

文章编号: 1001-1498(2010)03-0405-06

油茶无性系新梢生长期光合特性的研究

王 瑞, 陈永忠, 王湘南, 彭邵锋, 杨小胡, 王玉娟, 杨 杨

(湖南省林业科学院, 湖南 长沙 410004)

摘要: 以油茶无性系高产品种、中产品种和普通品种为试材, 采用 LI-6400P 便携式光合测定系统在新梢生长期对其净光合速率、蒸腾速率等日变化规律及光合-光响应曲线进行了比较研究。结果表明: 3 个品种净光合速率日变化曲线存在单峰和双峰两种类型, 高产品种与中产品种为单峰型, 普通品种为双峰型, 普通品种存在明显的光合午休现象, 3 个品种的净光合速率存在显著差异; 3 个品种上、下部叶片的蒸腾速率的日变化曲线均为单峰型, 水分利用效率的日变化曲线均为“U”型; 3 个品种的最大净光合速率在 $8.404 \sim 10.879 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间, 光饱和点在 $305 \sim 318 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间, 光补偿点在 $24 \sim 53 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间; 逐步回归分析表明, 影响高产品种叶片净光合速率的主导因子为气孔导度、胞间 CO_2 浓度和相对湿度; 气孔导度是影响中产品种净光合速率的主导因子, 普通品种净光合速率主要受气孔导度和胞间 CO_2 浓度的影响。

关键词: 油茶; 产量; 无性系; 光合特性; 新梢生长期

中图分类号: S794.4

文献标识码: A

Study on Photosynthetic Characteristics in Shoot-growing Stage of *Camellia oleifera* Clones

WANG Rui, CHEN Yong-zhong, WANG Xiang-nan, PENG Shao-feng, YANG Xiao-hu, WANG Yu-juan, YANG Yang
(Hunan Academy of Forestry, Changsha 410004, Hunan, China)

Abstract: Taking *Camellia oleifera* clones, including high-yield varieties, moderate-yield varieties and common varieties, as materials and using the Li-6400 portable photosynthesis system, the diurnal dynamics of net photosynthetic rate (Pn), transpiration rate, and light response curves of net photosynthetic rate (Pn) in the shoot-growing stage of *Camellia oleifera* were compared and studied. The results showed that: (1) The diurnal variation of net photosynthetic rate (Pn) presented a single peak curve and a double peak curve, the single peak curve existed in the high-yield and moderate-yield varieties, while the double peak curve existed in the common varieties, and the common varieties appeared an obvious midday depression. There were significantly differences of Pn among the three types of varieties, which provided references for high photosynthetic efficiency breeding of *Camellia oleifera*. (2) The diurnal variation curve of transpiration rate presented a single peak curve and the diurnal variation curve of WUE presented a U-shaped pattern. (3) The maximum net photosynthetic rate (Pn_{max}) was $8.404 - 10.879 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, light saturation point varied from 305 to $318 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and light compensation point varied from 24 to $53 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. (4) Stomatal conductance (Cond), intercellular CO_2 concentration (Ci) and air relative humidity were the dominant factors influencing the Pn of high-yield varieties. However, the dominant factors were stomatal conductance (Cond) for moderate-yield varieties, and Cond and Ci for common varieties.

Key words: *Camellia oleifera*; yield; clones; photosynthetic characteristic; shoot-growing stage

收稿日期: 2009-04-20; 修回日期: 2009-12-05

基金项目: 国家科技部科技支撑项目“油茶高产优质培育技术研究”(2006BAD18B02-04); 国家林业局重点推广项目“湘林系列油茶新品系繁育及配套丰产技术示范与推广”

作者简介: 王瑞(1983—), 女, 山东东营人, 硕士, 主要从事经济林育种与栽培研究。

油茶(*Camellia oleifera* Abel.)是我国特有的木本油料树种,与油棕(*Elaeis guineensis* Jacq.)、油橄榄(*Olea europaea* L.)、椰子(*Cocos nucifera* L.)并称世界四大木本食用油料树种,油茶浑身都是宝,集食用、药用、工业用、观赏于一身,其果实榨取的茶油为高级保健食用油,不饱和脂肪酸在 90% 以上,油质优于橄榄油^[1]。当前各地在油茶良种选育、丰产栽培以及综合加工利用等方面取得了显著进展^[2-13],而对它的生理活动研究很少。研究植物光合作用的日变化规律,不仅可以掌握植物与环境因子之间的关系,而且也可为栽培、育种提供理论依据^[14]。为了从光合生理方面了解油茶优良无性系新品种的产量性状,本文研究了新梢生长期油茶无性系的净光合速率、蒸腾速率、水分利用效率、光合-光响应曲线以及净光合速率的影响因子,旨在为制订相应的栽培措施促进新梢生长提供依据。

1 研究区自然状况

试验地位于湖南省浏阳市,111°53' ~ 114°15' E, 27°51' ~ 28°41' N,为亚热带季风湿润气候,年均温度 16 ~ 18℃,年日照时数 1 300 ~ 1 800 h,年平均降水量 1 200 ~ 1 700 mm,立地条件好,适合油茶生长。

2 材料与方法

2.1 试验材料

供试材料为湖南省林业科学院位于浏阳市沙市镇的油茶丰产示范林。参试的油茶无性系按其产量情况划分为高产品种、中产品种和普通品种。详情见表 1。

表 1 参试品种的基本特征

品种	树形	树高/ m	冠幅/ (m × m)	叶厚/ mm	树龄/ a	产油量/ (kg · hm ⁻²)
高产品种	紧凑	3.0	2.5 × 2.3	0.50	10	720.43
中产品种	紧凑	2.9	2.7 × 2.7	0.56	10	622.25
普通品种	开张	2.4	2.3 × 2.2	0.45	10	217.47

2.2 试验方法

2.2.1 油茶光合作用日变化的测定 光合作用日变化的测定于 2007 年 5 月 22—24 日进行,测定仪器为美国拉哥公司(LI-COR)生产的开放式气体交换 LI-6400p 便携式光合测定系统。各品种选择生长状况基本一致的向阳的健康成熟当年生叶片作供试材料,测定部位为树冠当年成熟新梢第三、四位

叶,每项指标测 3 株树,每株树选取中上层、中下层各 3 个叶样,每片叶记录 5 次数据,取平均值。测定具体时间为 7:00—18:00,每隔 2 h 观测 1 次,中午 11:00—14:00 每隔 1 h 观测 1 次。其测量参数包括:净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度、叶温、相对空气湿度。

2.2.2 油茶叶片光合-光响应曲线的测定方法 采用 LI-6400p 光响应自动测定程序,叶室为红蓝光源叶室,空气 CO₂ 浓度设定为恒值 400 μmol · mol⁻¹,温度为 22℃,人工光源控制光合有效辐射,将光强从 0 升至饱和点以上,光合有效辐射设定值为:0、20、40、60、100、150、200、300、400、600、800、1 000、1 200、1 400、1 600、1 800、2 000、2 400 μmol · m⁻² · s⁻²。其测量参数包括:净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度、叶温、相对空气湿度等。利用非直角双曲线拟合,根据拟合曲线计算光饱和点和光补偿点。

非直角双曲线公式为:

$$P_n = (uQ + A - \text{SQRT}((uQ + A)(uQ + A) - 4kuQA)) / (2k) - R$$

式中, P_n 为净光合速率, Q 为光强, R 为暗呼吸, A 为最大净光合速率, u 为直线的斜率, k 为曲线形状参数^[15]。

2.2.3 水分利用效率的计算方法 采用 Fischer and Turne 的方法计算水分利用效率,水分利用效率 = 净光合速率 / 蒸腾速率。

2.3 数据处理

采用 Microsoft Excel 2003 和 SPSS13.0 统计分析软件系统进行处理分析。

3 结果与分析

3.1 环境因子的日变化

光合有效辐射的日变化曲线均为单峰型,从 7:00—13:00 一直升高,最高峰出现在 13:00,峰值为 1 850 μmol · m⁻² · s⁻¹,13:00 以后光合有效辐射迅速降低,18:00 降至 1 天中最低水平。

空气温度的变化趋势与光合有效辐射相同,也呈单峰型,全天在 29.64 ~ 36.83℃ 之间变化,最低值出现在早上 7:00,最高值出现在 13:00。

空气相对湿度的日变化曲线均为“U”型,清晨与傍晚高,中午相对较低,全天在 48.62% ~ 67.53% 之间变化,最高值出现在早上 7:00,谷值出现在 12:00。

3.2 不同产量油茶无性系光合作用的日变化

3.2.1 净光合速率的日变化 图 2 显示了 3 个品

种上、下部叶片的净光合速率日变化曲线,从图中可以看出,3个品种上、下部叶片的光合作用日进程趋

势一致,存在双峰和单峰两种类型。

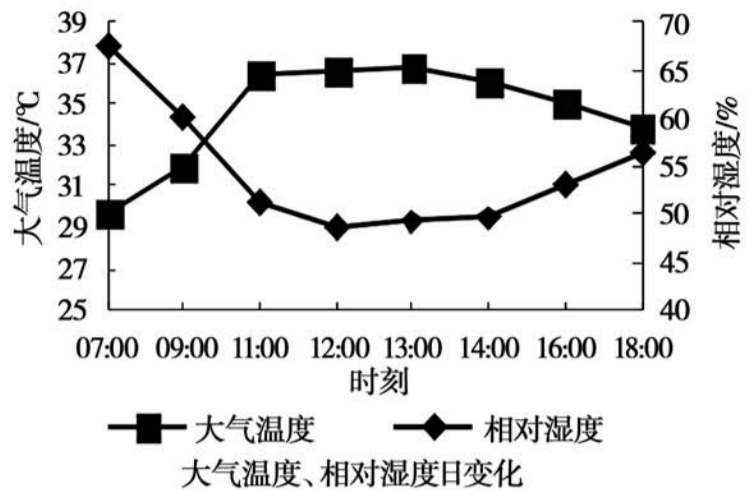
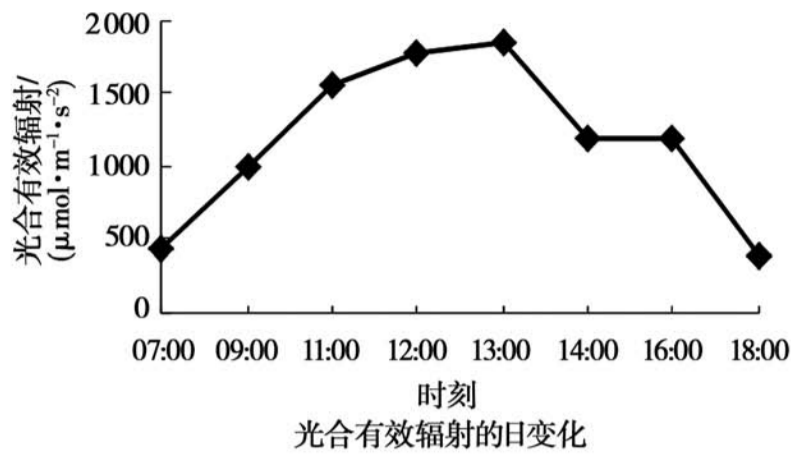


图1 光合有效辐射、大气温度和相对湿度的日变化

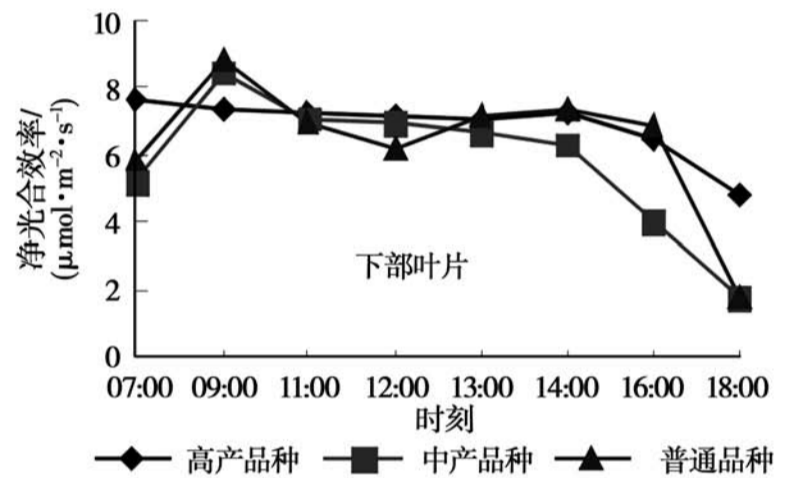
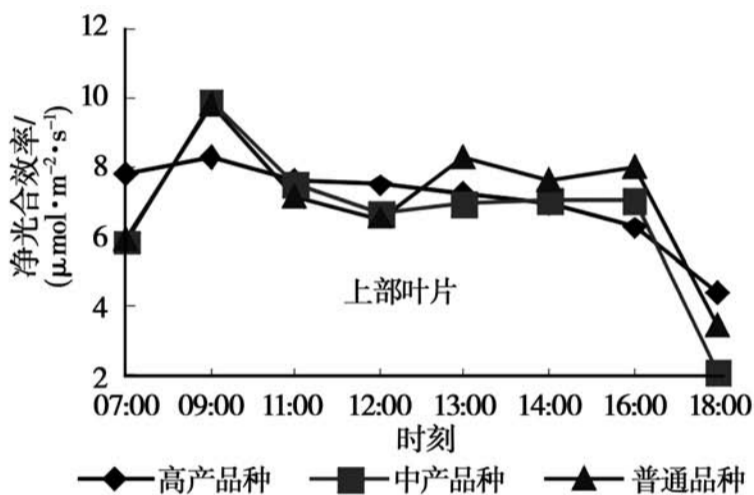


图2 油茶无性系上、下部叶片净光合速率的日变化曲线

3.2.1.1 净光合速率的日变化

高产品种:上、下部叶片净光合速率的日变化曲线较平稳,不存在明显的峰值,自7:00—16:00净光合速率一直保持较高水平,直至下午18:00才稍有降低,无光合午休现象,有效光合时间长,表现出了较高的生长优势。上、下部叶片最高值分别出现在9:00和7:00,峰值分别为 8.278 、 $7.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

中产品种:上、下部叶片净光合速率的日变化曲线均为典型的单峰型,7:00以后随着气温的升高、光强的增加,净光合速率增强,均在9:00出现最高峰,峰值分别为 9.90 、 $8.45 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,随着光合有效辐射的继续增强,出现光合午休现象,11:00—16:00一直保持较低水平,至18:00达到1天中最低值。

普通品种:上、下部叶片净光合速率的日变化曲线为典型的双峰型,午间存在明显的“光合午休现象”。9:00出现全天最高峰,峰值分别为 9.79 、 $8.77 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,随着光合有效辐射的继续增强,11:00—13:00出现光合午休现象,13:00以后净光合速率稍有回升,出现次高峰,16:00以后净光合速

率一直下降,18:00达到1天中最低值。

3.2.1.2 净光合速率差异性分析 表2为3个品种间净光合速率的方差分析,由显著水平(0.001)可知,3个品种的净光合速率存在显著差异。LSD显著性分析结果(表3)也表明,高产品种与中产品种、普通品种3者之间均存在显著差异,显著水平为0.05,3个品种在光合速率上的差异与它们本身的生理遗传特性有关。不同品种间净光合速率差异性的存在说明以净光合速率为指标选育高光效品种是可行的。

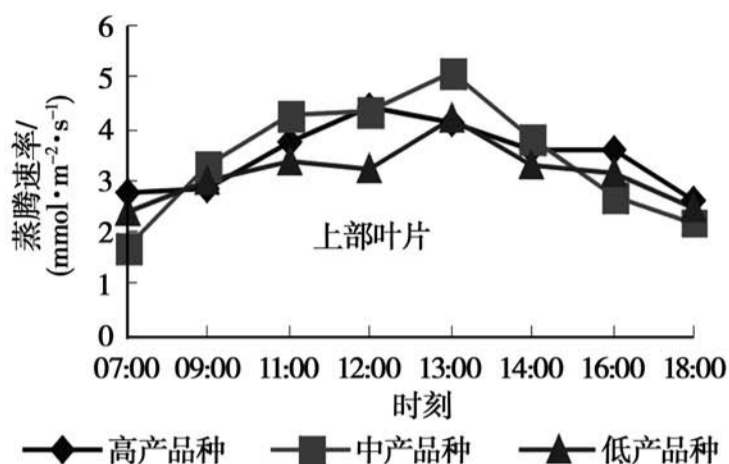
表2 净光合速率单因素方差分析

变异来源	平方和	自由度	均方	F值	显著水平
处理间	4.036	2	2.018	27.277	0.001
处理内	0.444	6	0.074		
总变异	4.480	8			

表3 净光合速率各处理间差异性比较

处理	均值 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	5% 显著水平
高产品种	7.05	A
中产品种	6.22	B
低产品种	6.71	C

3.2.2 蒸腾速率的日变化 植物蒸腾速率受光照强度、湿度、温度等多因素综合影响,蒸腾速率的变



化是环境因素与植物生理因素综合作用的结果。

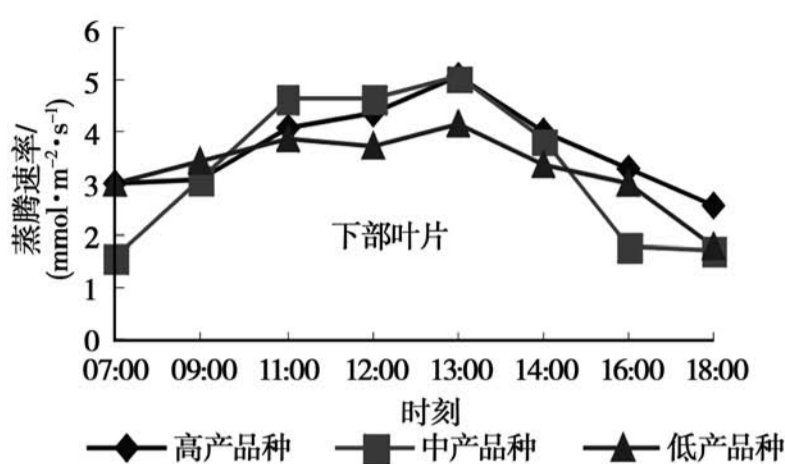


图3 油茶无性系上、下部叶片蒸腾速率的日变化曲线

图3显示的是3个品种上、下部叶片的蒸腾速率日变化曲线,从图中可以看出3个品种的蒸腾速率日变化曲线均为单峰型,与光合有效辐射和温度的变化趋势基本一致。

新梢生长期,植物体内外潜热交换强烈,叶、气饱和蒸汽压差增大,有利于水分从叶内逸出,蒸腾速率较大。上部叶片:高产品种、中产品种与普通品种蒸腾速率峰值分别出现在12:00、13:00和13:00,分

别为4.40、5.09、4.16 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。下部叶片:高产品种、中产品种与普通品种的峰值均出现在13:00,分别为5.05、5.04、4.14 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

3.2.3 水分利用效率的日变化 图4显示的是3个品种水分利用效率上、下部叶片的日变化曲线,3个品种上、下部叶片水分利用效率的日变化趋势一致,均呈“U”型,但不同品种出现峰值的时间及峰值的大小不一致。

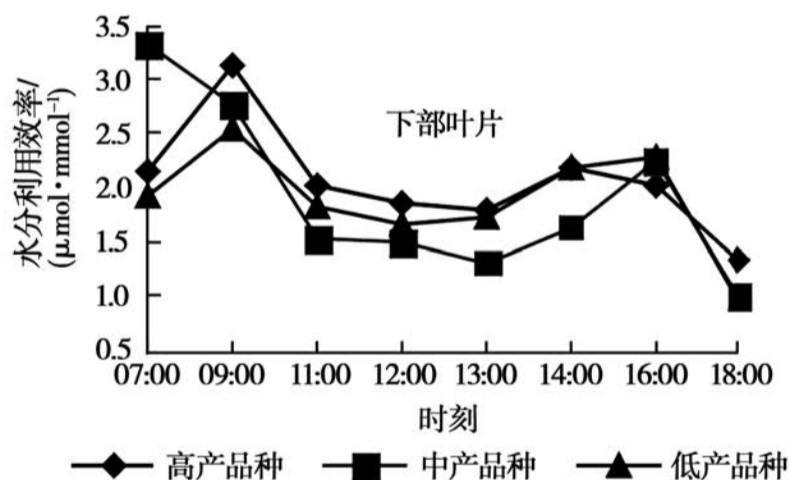
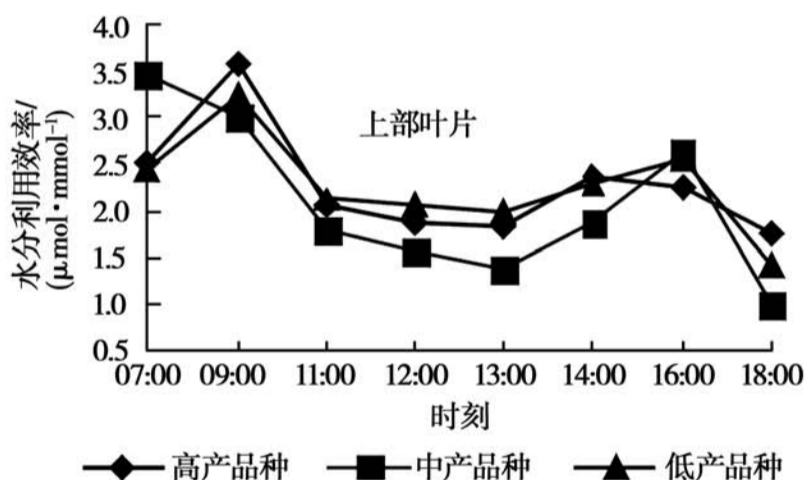


图4 油茶无性系上、下部叶片水分利用效率的日变化曲线

上午水分利用效率较高,最高峰出现在7:00—9:00,此时,光照逐渐增强,气孔开度逐渐增大,净光合速率增加较快,而空气相对湿度较大,蒸腾速率处于较低的水平,所以水分利用效率较高,而后,由于光照强度继续增强,气温上升,空气的相对湿度明显下降,叶内外水蒸气压差的上升,引起气孔部分关闭而限制了 CO_2 由气孔外向气孔内的扩散,净光合速率开始下降,而蒸腾作用持续上升,导致水分利用效率下降明显,直至16:00—18:00才有所回升。

3.3 油茶无性系光合作用的光响应曲线

光照强度对植物的光合作用有显著的影响,不同的光照强度对植物的光合作用影响不同,同一植

物在不同的生长时期对光照强度的响应也是不同的,其光合速率在强光和弱光下均有差异。

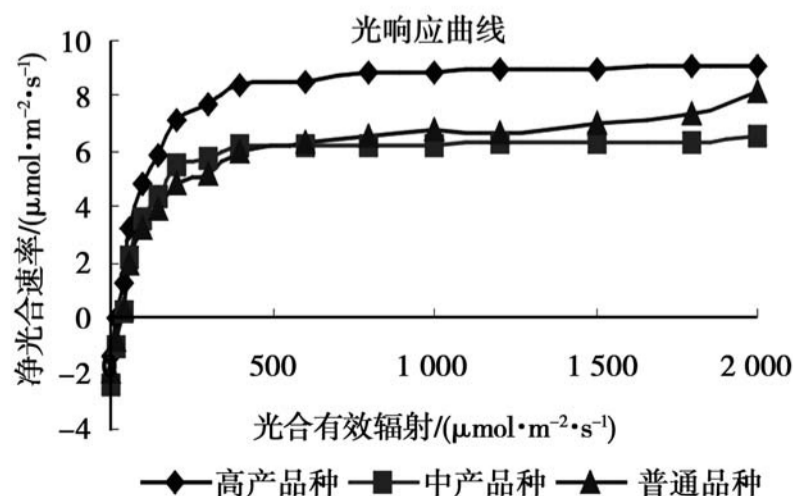


图5 3个油茶品种新梢生长期的光响应曲线

图5为3个品种不同生长时期的光响应曲线,在模拟光辐射下,3个品种的净光合速率均呈现出相似的变化趋势。在弱光下,光强是油茶单叶光合效率的限制因素,随着光强增加,单叶光合速率上升较快。图中明显看出,在适宜的温度和相同光强条

件下,高产品种的净光合速率始终明显高于中产品种和普通品种。

根据测定数据,利用非直线双曲线拟合计算出各品种不同月份的最大净光合速率、光补偿点、光饱和点,结果见表4。

表4 3个油茶品种新梢生长期叶片的光合特征值

品种	回归方程	R^2	最大净光合速率 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光饱和点 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
高产品种	$y = 0.037x - 0.902$	0.977	10.879	24	318
中产品种	$y = 0.034x - 1.803$	0.962	8.559	53	305
普通品种	$y = 0.031x - 1.386$	0.964	8.404	45	316

最大净光合速率、光补偿点、光饱和点及光合量子效率等光合生理参数是反映树木光合特性的主要指标。植物叶片的最大光合速率反映了其利用光能的能力,从表中看出,3个品种最大净光合速率差异较大,高产品种最大净光合速率最大,中产品种与普通品种接近,说明高产品种具有最大的光合作用能力,可以作为高光效育种的优质材料。在3个品种中,高产品种的光补偿点最低,说明其利用弱光的能力较强,可以较好的在弱光条件下进行光合作用。3个品种的光饱和点接近,在 $305 \sim 318 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间。

3.4 净光合速率日变化与各影响因子间的回归分析

为了了解油茶光合作用的主要影响因子,对油茶无性系不同产量类型叶片的净光合速率和各环境因子进行了逐步回归分析,建立了回归方程。

逐步回归方程各变量的代号为: Y : 净光合速率, X_1 : 气孔导度, X_2 : 胞间 CO_2 浓度, X_3 : 空气温度, X_4 : 叶面温度, X_5 : 参比室 CO_2 浓度, X_6 : 光照强度, X_7 : 相对湿度。

表5 油茶无性系净光合速率与环境因子的多元逐步回归分析

品种	逐步回归方程	回归系数
中产品种	$Y = 0.114 + 55.883X_1$	$R^2 = 0.946^{**}$
普通品种	$Y = 40.154 + 72.321X_1 - 0.169X_2$	$R^2 = 0.976^{**}$

新梢生长期,油茶无性系叶片处于旺盛生长期,未发育成熟,且不同品种成熟程度不同,导致环境因子对高产品种净光合速率的影响均不显著。从回归方程(表5)可以看出,中产品种的净光合速率主要受气孔导度的影响,普通品种与气孔导度为首要正相关,与胞间 CO_2 浓度为第二位负相关。可见,气孔导度是影响2个油茶品种净光合速率的主要生理生态因子。

4 结论

(1) 3个品种净光合速率日变化曲线存在单峰和双峰两种类型,高产品种与中产品种为单峰型,高产品种上、下部叶片峰值分别为 8.278 、 $7.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,中产品种峰值分别为 9.90 、 $8.45 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,普通品种为双峰型,普通品种存在明显的光合午休现象,3个品种的净光合速率存在显著差异。

(2) 3个品种上、下部叶片蒸腾速率的日变化曲线均为单峰型,上部叶片蒸腾速率峰值分别为 4.40 、 5.09 、 $4.16 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。下部叶片峰值分别为 5.05 、 5.04 、 $4.14 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-2}$ 。水分利用效率的日变化曲线均为“U”型。

(3) 3个品种的最大净光合速率分别为 10.879 、 8.559 、 $8.404 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光饱和点在 $305 \sim 318 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,光补偿点在 $24 \sim 53 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间。

(4) 逐步回归分析表明,影响高产品种叶片净光合速率的主导因子为气孔导度、胞间 CO_2 浓度和相对湿度;气孔导度是影响中产品种净光合速率的主导因子,普通品种净光合速率主要受气孔导度和胞间 CO_2 浓度的影响。

5 讨论

(1) 光合作用是树木在生长发育进程中复杂的生理代谢活动,由于不同树种间遗传特性的差异,树种间的光合特性与能力也存在明显差异^[16-19]。与前人研究结果相同,油茶因遗传特性的差异,参试的3个品种的净光合速率存在显著差异,并且高产品种的净光合速率明显高于中产品种和普通品种,这为以净光合速率为指标进行高光效育种提供了理论依据,也同时说明高产品种是优质材料,值得在生产

中推广应用。高品种的最大净光合速率明显高于其他两个品种也证实了这一点。

(2) 植物的水分利用效率是指植物每消耗一单位水分所产生的干物质质量,是光合速率与蒸腾速率共同作用的结果^[20-22]。中品种具有较低的水分利用效率是由于其具有较低的净光合速率和较高的蒸腾速率所致,新稍生长期(5月份)叶片未完全发育成熟,在参试的3个品种中,中品种的物候期比高产、普通品种晚,叶片成熟度低于高产、普通品种,所以导致净光合速率低,中品种蒸腾速率高是由于其处于旺盛生长期,植物体内外潜热交换强烈,叶、气饱和蒸汽压差增大,有利于水分从叶内逸出,蒸腾速率较大。

要提高水分利用效率需从提高光合速率和降低蒸腾速率两个方面进行,随着叶片的成熟,中品种的净光合速率会逐渐升高。而在降低蒸腾速率方面,由于气孔是蒸腾作用水分散失的主要途径,所以使气孔关闭可以降低蒸腾速率,但气孔的关闭也必然同时限制CO₂的进入,并不利于提高水分利用率,所以不能通过关闭气孔的方法实现水分利用率的提高,可以从温度,湿度等环境因素去考虑,另外水分利用效率低的品种不耐干旱,在栽植时应选择水分充足的立地条件才能发挥其产量优势。

参考文献:

- [1] 庄瑞林. 中国油茶[M]. 北京: 中国林业出版社, 1988
- [2] 陈永忠, 杨小胡, 彭邵锋, 等. 我国油茶良种选育研究现状及发展策略[J]. 林业科技开发, 2005, 19(4): 1 - 4
- [3] 陈永忠, 王德斌, 彭邵锋, 等. 油茶“XL”系列优良无性系和优良家系的选育[J]. 林业科技开发, 2004, 18(5): 17 - 20
- [4] 陈永忠, 王德斌, 彭邵锋, 等. 油茶优良杂交组合选育研究[J]. 中南林业科技大学学报, 2008, 28(4): 81 - 89
- [5] 陈永忠, 彭邵锋, 王湘南, 等. 油茶高产栽培系列技术研究——配

- 方施肥试验[J]. 林业科学研究, 2007, 20(5): 650 - 655
- [6] 陈永忠, 王湘南, 彭邵锋, 等. 植物生长调节剂对油茶果实含油率的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2007, 27(1): 25 - 29
- [7] 王湘南, 陈永忠, 彭邵锋, 等. 5个油茶良种[J]. 林业科学, 2008, 44(4): 173 - 174
- [8] 陈永忠, 肖志红, 彭邵锋, 等. 油茶果实生长特性和油脂含量变化的研究[J]. 林业科学研究, 2006, 19(1): 9 - 14
- [9] 奚如春, 邓小梅, 龚春, 等. 高亚油酸含量油茶优良无性系的选育[J]. 林业科学研究, 2006, 19(1): 158 - 164
- [10] 庄瑞林, 黄爱珠, 董汝湘, 等. 油茶19个高产新品种的选育研究[J]. 林业科学研究, 1992, 5(11): 619 - 627
- [11] 何方, 何柏. 油茶栽培分布与立地分类的研究[J]. 林业科学, 2002, 32(5): 64 - 72
- [12] 唐光旭, 唐仕斌, 李勇. 油茶林地土壤的研究[J]. 江西林业科技, 2002(1): 20 - 24
- [13] 李克瑞. 山茶属27种植物油脂理化性质及脂肪酸组成的研究[J]. 中南林学院学报, 1984, 4(2): 101 - 108
- [14] 李六林, 季兰. 杂种榛子不同方位叶片光合作用的日变化[J]. 林业科学, 2006, 42(12): 47 - 53
- [15] 刘宇锋, 萧浪涛, 童建华, 等. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J]. 农业基础科学, 2005, 21(8): 76 - 79
- [16] 潘瑞炽, 董愚得. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 1998: 106 - 112
- [17] 黄义松, 牛德奎, 赵中华, 等. 3个油茶优良无性系光合作用及生理特性研究[J]. 江西农业大学学报, 2007, 29(2): 51 - 53
- [18] 张国良, 安连荣, 代焕琴, 等. 柿幼树光合特性的研究[J]. 河北农业大学学报, 2000, 23(3): 51 - 53
- [19] 李国泰. 8种园林树种光合作用特征与水分利用效率比较[J]. 林业科学研究, 2002, 15(3): 291 - 296
- [20] 胡新生, 王世绩. 树木水分胁迫生理与耐旱性研究进展及展望[J]. 林业科学, 1998, 34(2): 77 - 89
- [21] 姜卫兵, 俞开锦, 高光林, 等. 梨不同砧穗组合光合特性[J]. 园艺学报, 2002, 29(6): 569 - 570
- [22] 赵宗方, 凌裕平, 吴建华, 等. 梨树的光合特性[J]. 果树科学, 1993, 10(3): 154 - 156