

## 시설 재배 가지에서 칼리 시비 수준에 따른 점박이응애의 생물적 특성

김 주\* · 이상구<sup>1</sup> · 김정만 · 김태흥<sup>1</sup> · 임주락 · 전형권 · 신용규

전라북도농업기술원, <sup>1</sup>전북대학교 농업생명과학대학 생물자원과학부

## Bionomics of *Tetranychus urticae* Koch on Eggplants under Various Potassium Regimes in Controlled Environment

Ju Kim\*, Sang-Koo Lee<sup>1</sup>, Jeong Man Kim, Tae-Heung Kim<sup>1</sup>, Ju-Rac Lim, Hyoung-Gwon Chon and Yong-Kyu Shin

Jeollabuk-do Agricultural Research and Extension Services, Iksan 570-704, Korea

<sup>1</sup>Faculty of Biological Resources Science, Chonbuk National University, Chonju, Chonbuk 561-756, Korea

**ABSTRACT :** Development of *T. urticae* was studied on the leaves of eggplant grown in hydroponics with potash contents of 0 mM, 2 mM, 6 mM, and 12 mM. As the levels of potash increased, that of nitrogen decreased and that of P, K, Mg increased in the plant. While contents of crude protein and fiber decreased, those of ash and sugar increased. Carbohydrate content was the highest at 2 mM. Water contents increased as those of potash increased with the exception at 0 mM. Biomass was the heaviest as 552.7 g at 6 mM and the lightest at 0 mM. Leaf thickness and the content of chlorophyll increased as the content of potash increased. Laboratory leaf disc tests provided with various potash levels revealed that feeding and oviposition preferences of *T. urticae* were high at 6 mM and 12 mM, respectively. Ratio of damaged leaf by naturally occurring *T. urticae* on eggplants of 99 days post-transplant in the greenhouse was the highest at 6 mM. Development of immature stages of *T. urticae* shortened as the levels of potash increased with a less tendency in male than in female. No differences were detected in adult longevity and oviposition period but the number of eggs laid was the most as 84.7 at 6 mM and the least as 40.6 at 0 mM. There were no differences in the rate of egg hatch and the ratio of sex.  $R_0$ ,  $r_m$ , and  $\lambda$  were the highest at 6 mM and the lowest at 0 mM. T and Dt were the lowest at 6 mM and the highest at 0 mM. There was a descending trend of *T. urticae* development when levels of potash either gets high or low in the hydroponics.

**KEY WORDS :** Potassium application level, Feeding preference, Development period, Mortality, Fecundity, Sex ratio

**초 록 :** 칼리 0, 2, 6, 12 mM 수준으로 재배한 가지 잎을 먹이로 점박이응애의 발육을 조사하였다. 칼리 시비수준이 증가함에 따라 식물체내 K함량은 증가하였고, N함량은 감소하였으며 P, K, Mg는 증가하였다. 칼리 시비수준이 증가함에 따라 조단백질과 섬유소는 감소하였지만 회분과 설탕은 증가하였다. 탄수화물은 2 mM처리에서 높았다. 수분은 0 mM처리를 제외하고는 칼리수준이 높을수록 증가하였다. 칼리 시비수준에 따른 수량은 6 mM처리에서 주당 552.7 g으로 가장 많았고, 0 mM처리에서 가장 적었다. 잎두께와 엽록소함량은 칼리 시비수준이 높을수록 증가하였고, 식이선호성은 6 mM, 산란선호성은 12 mM처리에서 높았다. 온실에서 정식 99일후 자연 발생하는 점박이응애의 피해 엽률은 6 mM처리에서 가장 높았다. 점박이응애의 발육은 엽 내 칼리함량이 증가할수록 모든 영기에서 모두 짧아졌고 수컷이 암컷보다 짧은 경향이었다. 성충기간과 산란기간은 처리 간에 차이가 없었으나 산란 수는 6 mM처리에서

\*Corresponding author. E-mail: kimjul14@hanmail.net

84.7개로 가장 높고, 0 mM처리에서 40.6개로 가장 낮았다. 부화율과 성비는 큰 차이가 없었다.  $R_0$ ,  $r_m$ 과  $\lambda$ 는 6 mM이 가장 높고 0 mM이 가장 낮았다. T와 DT는 6 mM이 가장 적은 수치를 나타내었고, 0 mM이 가장 높았다. 엽내 칼리함량이 높거나 낮을 경우 점박이응애의 발생은 낮아지는 경향이였다.

**검색어** : 칼리공급수준, 식이선호성, 발육기간, 사망률, 산란수, 성비

우리나라 가지재배는 폴리에틸렌 필름이 공급되기 시작한 1970년대에 시설재배 27 ha, 노지 2,788 ha로 10a당 단수는 1,084 kg, 총생산량은 30,511톤으로 정점을 이루었다. 2001년에는 시설이 284 ha로 10배 증가한 반면, 노지는 582 ha로 약 5배가량 줄었다. 그러나 단수는 10a당 3,278 kg으로 3배 이상 증가하여, 생산량은 28,386톤으로 크게 줄지 않았다(MAF, 2003). 이는 노지재배에서 시설재배로 전환되면서 재배기간이 길어지고 단수가 높아짐에 따른 결과라고 볼 수 있다.

그러나 이러한 시설재배지는 작물이 연중 재배되므로 비료 및 퇴비를 매 작기마다 사용하여 노지재배보다 많은 비료를 투입하고, 자연강우의 차단과 보온으로 표층온도가 상승하여 양분의 용탈과 유실은 적은 반면 작물의 왕성한 증산에 의한 토양양분의 상승이동으로 염류 및 양분이 표층에 집적되게 된다(Lee *et al.*, 1993). 이러한 염류집적은 토양용액의 삼투압 상승, 무기성분간 농도 불균형, 토양입단 분산 등의 토양이화학성의 악화뿐만 아니라 작물체내 염기비의 불균형, 토양 중 식물독소의 집적, 토양병원균의 우점 등으로 작물의 안전다수확의 저해요인이다(Kang *et al.*, 1993). 시설재배지역의 토양 중 유효인산과 치환성 칼륨, 질산태 질소 함량은 경작 년 수가 늘어날수록 증가하였고, 이러한 현상은 작물의 염류장해 유발뿐만 아니라 이들이 유실될 경우 하천과 호수, 지하수를 오염시키는 원인이 될 수 있다(Yuk *et al.*, 1993). 가지도 노지재배에서 시설재배로 재배양식이 바뀌면서 재배환경 또한 변화하여 시설가지에서 토양내 염류집적은 식물체내 영양 불균형을 초래하여 비대 불량과의 비율이 높아지고

있다(Uhm *et al.*, 2001). 이러한 염류집적이 식물생리에 미치는 영향과 토양병해 발생에 대한 연구는 많이 이루어졌으나, 지상부에 발생하는 해충에 대한 연구는 부족한 실정이어서 이에 대한 연구가 필요하다. Rodriguez (1951)는 질소, 칼슘, 마그네슘의 공급이 점박이응애 피해와 정의 상관성이 있었지만 칼리는 무관하다고 하였으나, Yiem *et al.* (1993)은 사과나무에서 점박이응애의 발생이 높은 Fuji와 Starkrimson품종이 상대적으로 칼리함량이 높다고 하였다.

따라서 본 시험에서는 시설가지의 주요 비료성분인 칼리의 시비수준에 따른 엽내 무기원소와 영양성분에 미치는 영향과, 엽내 칼리수준에 따른 점박이응애의 발생을 조사, 분석함으로써 해충종합관리(IPM)의 기초 자료로 삼고자 수행하였다.

## 재료 및 방법

가지(*Solanum melongena* L.)를 펄라이트 수경재배방식으로 칼리 시비수준을 달리하여 양액을 급액하였다. 칼리수준별로 무기원의 조성은 Table 1과 같은 기준으로 일일 주당 2 l를 급액하면서 식물을 재배하였고, 배액량이 25% 정도가 되도록 하여 무기염이 배지에 집적되는 것을 방지하였다. CI가 다르게 들어간 것은 비료염이 여러 원소들이 서로 결합된 화합물 형태로 되어 있었기 때문이다. 점박이응애를 사육하기 위한 잎은 식물체의 중간부위에서 완전히 전개되고 노화되지 않은 잎을 먹이로 사용하였다.

**Table 1.** Composition of nutrient solution on different potassium application levels in eggplant hydroponics

Potassium application level (mM)	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>
	(mM)							
0	6.0	4.0	1.0	0.0	1.5	1.0	1.0	0.0
2	7.0	3.0	1.0	2.0	1.5	1.0	1.0	0.0
6	9.0	1.0	1.0	6.0	1.5	1.0	1.0	0.0
12	10.0	0.0	1.0	12.0	1.5	1.0	1.0	4.0

전라북도농업기술원 육묘장에서 가지(품종: 축양)를 육묘하여 2005년 9월 17일에 정식하였다. 1/2000a 와그너 포트에 한냉사를 밑부분에 깔고 펠라이트를 채운 후 가지를 정식하고 줄기는 1자형 2본으로 유인 재배하였다.

### 칼리 시비수준에 따른 식물체의 무기물과 영양성분

칼리수준에 따른 식물체 엽의 무기성분 분석을 위해 2005년 2월에 상위 3엽을 채취하여 식물체를 건조(60°C, 24시간)시키고, 20 mesh체를 통과하도록 분쇄하여 항량병에 보관한 후 분말시료를 0.5 g 평량하여 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O 분해법에 따라 분해한 다음 여과하여 100 mL로 정용하였다. K, Ca, Mg, Na은 원자흡광분석법(Varian SpectrAA 55b)으로 분석하였고, 질소는 Kjeldahl증류법, 인산은 Lancaster법으로 분석하였다.

잎의 수분은 105°C 상압가열건조법, 영양분석은 가지 잎 1 kg을 채취하여 -70°C로 냉동시킨뒤 동결 건조시켜 약 60 mesh 크기로 분말화한 후, 조지방 함량은 Soxhlet 추출법, 조단백질 함량은 Kjeldahl법으로, 조섬유 함량은 H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-NaOH 분해법으로, 조회분은 직접회화법으로 측정하였다. 또한 총량에서 조회분, 조단백질, 조지방 및 조섬유의 양을 뺀 값을 탄수화물 양으로 나타내었다(Lee and Hwang, 1998). 칼로리는 K.F.D.A. (2005)의 기준에 따라 산출하였다(K.F.D.A., 2005). sucrose, glucose, fructose 등의 유리당은 초음파 추출기로 추출하여 HPLC로 분석하였다.

### 칼리 시비수준에 따른 가지의 수량과 잎의 생물적 특성

착과촉진제인 4-시피에이액제(4-CPA, 액제, 0.15%) 50 배액을 개화당일 살포하여 착과를 유도하였고, 전 생육기간 동안 수확적기에 도달한 가지의 수량을 조사하였다. 잎의 두께는 상위 4~5엽의 엽장이 15 cm전후인 잎을 채취하여 캘리퍼스 두께를 측정하였고, 엽의 무게는 지름 3.3 cm의 엽편을 만들어 정밀저울(Ohaus, Explorer E12140)로 무게를 조사하였다. 엽록소함량은 SPAD-502 (Minolta Co.)로 측정하였다.

### 칼리 시비수준에 따른 점박이응애의 식이 및 산란 선호성

직경 9.4 cm 높이 4.2 cm의 곤충사육용 페트리디쉬에 탈지면을 깔고 증류수를 포수시킨 후 칼리 수준별로 재배한 가지 잎을 직경 2 cm 정도의 엽편을 만들어 페트리디쉬

가장자리에 점박이응애가 이동 할 수 있도록 엽편이 겹치게 2반복 배열을 하여 3개의 페트리디쉬에 6반복 하였다. 엽편이 배열된 안쪽에 지름 3 cm 정도 되는 원형 플라스틱 조각을 잘라 엽편과 겹치게 얹은 다음, 점박이응애가 붙은 가지 잎을 플라스틱 조각위에 올려놓았다. 플라스틱 조각위에 가지 잎은 수분공급이 되지 않아 건조가 진행된 반면 질소 수준별로 진열해 놓은 가지 엽편은 수분이 공급됨에 따라 건조하지 않았고 플라스틱 조각위에 가지 잎의 건조가 진행됨에 따라 먹이 조건이 나빠지면서 점박이응애는 엽편으로 이동을 하였다. 이때 이동한 점박이응애의 수를 실체현미경으로 관찰하여 처리별 엽편에 모이는 점박이응애 수를 세어 식이 선호성을 조사하였고, 여기에 산란한 알의 수를 세어 산란 선호성을 조사하였다.

### 온실에서 칼리 시비수준에 따른 점박이응애의 기주 선호성과 피해수준

온실에서 칼리 수준에 의한 기주 선호성, 피해 엽률, 엽당마리수를 조사하기 위하여 2006년 5월 7일에 정식, 완전입의배치 3반복으로 상기와 동일한 방법으로 양액을 공급하였다. 생육과 발생 엽률 및 엽당마리수를 6월 5일, 7월 5일, 8월 5일 3회에 걸쳐 확대경을 이용 조사하였다.

### 칼리 시비수준에 따른 점박이응애의 발육 및 산란특성

칼리 시비수준에 따른 발육기간과 사충률, 성충기간과 산란특성, 부화율과 성비, 생명표 등은 항온기(27±1°C, 65±5% RH, 16L:8D)에서 칼리 시비수준에 따라 재배한 가지잎을 먹이로 하여 수행하였고 유의성 검정은 Duncan's multiple range test ( $p \leq 0.05$ )를 이용하여 분석하였다.

## 결과 및 고찰

### 칼리 시비수준에 따른 식물체의 무기물과 영양분석

본 실험에 적용한 칼리 시비량을 각각 0, 2, 6, 12 mM로 달리하였을 때 식물체 엽내의 무기물의 변화는 Table 2와 같다. 칼리 시비량이 증가함에 따라 엽내 칼리량도 각각 0.12, 0.94, 2.64, 3.45%로 증가하였으며( $F = 552.1$ ,  $df = 3, 11$ ,  $p = 0.0001$ ), 처리간에 유의성이 인정되었다. 그러나 N는 칼리시비량이 증가할수록 각각 4.23, 3.55, 3.60, 2.83%로 감소하였고( $F = 100.22$ ,  $df = 3, 23$ ,  $p = 0.0001$ ), P는 0 mM처리에서 0.61, 12 mM처리시 1.05%로 칼리수

**Table 2.** Mineral contents in fresh eggplant leaves grown at different potassium application levels in hydroponics

Potassium application level (mM)	N	P	K	Ca	Mg	Na	Cu	Fe	Mn	Zn
	----- (%) -----						----- (mg·kg <sup>-1</sup> ) -----			
0	4.23 a <sup>z</sup>	0.61 c	0.12 d	0.76 b	0.47 ab	0.03 a	4.30 a	75.67 a	315.52 a	27.21 a
2	3.55 b	0.86 b	0.94 c	0.99 a	0.55 a	0.02 a	6.93 a	71.18 a	246.71 ab	28.29 a
6	3.60 b	0.80 b	2.64 b	1.15 a	0.18 c	0.02 a	4.69 a	66.21 a	200.33 bc	38.05 a
12	2.83 c	1.05 a	3.45 a	0.99 a	0.40 b	0.02 a	4.13 a	61.71 a	123.53 c	27.36 a

<sup>z</sup> Mean separation within columns by Duncan's multiple range test at  $p \leq 0.05$ .

**Table 3.** General composition of fresh eggplant leaves on different potassium application levels in hydroponics

Potassium application level (mM)	Calory (Kcal·100 g <sup>-1</sup> )	Moisture	Ash	Protein	Lipid	Carbo-hydrate	Fiber	Free sugar content			β-carotene	Vitamin C
								Fructose	Glucose	Sucrose		
	----- (%) -----						----- (mg·kg <sup>-1</sup> ) -----			----- (mg·kg <sup>-1</sup> ) -----		
0	51.60b <sup>z</sup>	82.26bc	2.53d	4.86a	0.35d	7.26b	2.74a	0.87a	0.85a	0.46c	64.24c	84.69b
2	60.72a	81.38c	2.79c	4.80a	1.00a	8.13a	1.90b	0.20b	0.25b	0.59bc	152.07a	98.82a
6	51.27b	82.98b	2.90b	4.47b	0.45c	7.33b	1.87b	0.19b	0.18b	0.77b	45.64d	72.53c
12	49.37b	83.42a	3.56a	3.41c	0.76b	7.22b	1.63c	0.15b	0.29b	1.15a	107.09b	79.33bc

<sup>z</sup> Mean separation within columns by Duncan's multiple range test at  $p \leq 0.05$ .

준이 증가함에 따라 증가하는 경향이었으며( $F = 552.1$ ,  $df = 3, 23$ ,  $p = 0.0001$ ), Ca은 6 mM이 1.15%로 가장 높고 0 mM이 0.76%로 가장 낮았다. Mg은 2 mM이 0.55%로 가장 높았고, 6 mM이 0.18%로 가장 낮았다. Mn은 칼리 시비량이 증가할수록 각각 315.52, 246.71, 200.33, 123.53 mg·kg<sup>-1</sup>으로 감소하였고, Na, Cu, Fe, Mn, Zn 등은 처리 간에 차이가 없었다. 6 mM처리에서 전체적으로 균형적인 엽내 무기물 함량을 보이고 있다. Kim *et al.* (2005)은 국화(Biaritz)에서 칼리시비량을 달리하였을 때 칼리 수준이 증가할수록 N, Ca, Mg, Fe, Mn 등은 감소하였고, P, K 등은 증가하였으며, Na은 경향이 없다고 하여, 본 실험과 N, P, K는 일치하였고, Mg, Fe, Mn은 비슷한 경향이었으나 Ca은 반대였다. Marschner (1995)는 K가 양이온으로 같은 양이온인 Ca, Mg, Fe 및 Mn은 흡수가 저해되고 P의 증가 원인은 P가 음이온으로 양이온의 흡수량이 증가할 때 음이온의 흡수를 촉진하는 상호작용에 기인한다고 하였다.

일반 영양성분의 변화는 Table 3과 같다. 칼리 시비수준을 달리했을 때 칼로리는 2 mM에서 60.72 Kcal로 가장 높았고 칼리 시비수준이 높은 12 mM에서 오히려 49.37 Kcal로 가장 낮았다. 수분은 각각 82.26, 81.38, 82.98, 83.42%로 12 mM수준에서 가장 높았다. 회분은 칼리 시비수준이 증가할수록 각각 2.53, 2.79, 2.90, 3.56%으로 증가하였고( $F = 189.15$ ,  $df = 3, 11$ ,  $p = 0.0001$ ), 조단백질

은 4.86, 4.80, 4.47, 3.41%로 감소하였다( $F = 63.25$ ,  $df = 3, 11$ ,  $p = 0.0001$ ). 조지방은 2 mM에서 1.00%로 가장 높고 6 mM에서 0.45%로 낮았으며, 탄수화물은 2 mM처리에서 8.13%로 높고 12 mM은 7.22%로 가장 낮았다. 조섬유는 칼리 시비수준이 증가할수록 각각 2.74, 1.90, 1.87, 1.63%로 감소하였다( $F = 46.77$ ,  $df = 3, 11$ ,  $p = 0.0001$ ). 비타민C는 2 mM처리에서 98.82 mg·kg<sup>-1</sup>로 가장 높았고, 6 mM처리에서 72.5 mg·kg<sup>-1</sup>로 낮았으며, 과당은 칼리 시비수준이 증가할수록 감소하였다. 포도당은 0 mM처리에서 높고 6 mM처리에서 낮았으며 설탕은 칼리함량이 증가할수록 증가하였다. 당 전체로 볼 때 0 mM처리가 가장 높았고, 다음은 12 mM, 6 mM, 2 mM순이었다. β-carotene은 2 mM처리에서 152.07 mg·kg<sup>-1</sup>로 가장 높고 6 mM처리에서 45.64 mg·kg<sup>-1</sup>로 낮았다. 엽내 영양성분은 2 mM처리에서 비교적 높은 영양성분을 함유하고 있었다.

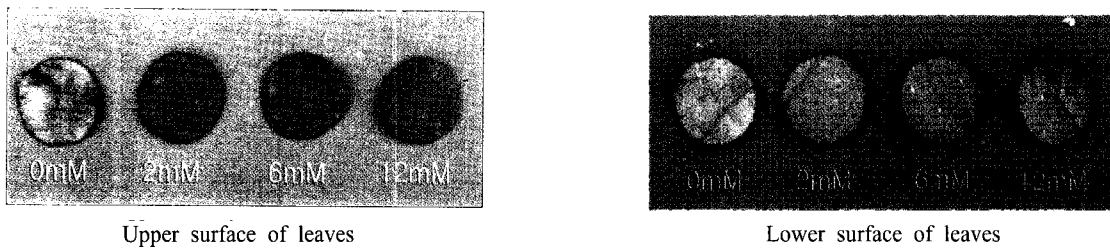
#### 칼리 시비수준에 따른 가지의 수량과 잎의 생물적 특성

칼리 시비수준을 달리하였을 때 수량과 잎의 생물적 특성은 Table 4와 같다. 칼리 시비수준을 달리하였을 때 수량은 6 mM처리에서 주당 552.7 g으로 가장 높았고, 다음은 2 mM, 12 mM순이었으며, 0 mM수준에서 가장 낮은 수량을 나타내었다( $F = 199.79$ ,  $df = 3, 23$ ,  $p = 0.0001$ ). 식물체

**Table 4.** Yield, leaf thickness, and chlorophyll contents (mean±SD) of fresh eggplant leaves on different potassium application levels in hydroponics

Potassium application level (mM)	Yield (g/plant)	Leaf thickness (mm)	Chlorophyll content (Spad unit)
0	71.1±24.7 d <sup>z</sup>	0.24±0.05 b	24.4±9.98 b
2	472.8±50.8 b	0.25±0.02 b	51.2±4.63 a
6	552.7±31.5 a	0.26±0.03 ab	53.8±3.41 a
12	299.8±35.7 c	0.28±0.03 a	54.1±3.29 a

<sup>z</sup> Mean separation within columns by Duncan's multiple range test at  $p \leq 0.05$ .



**Fig. 1.** Photograph of eggplant leaves grown at different potassium application levels in hydroponics.

의 엽두께는 칼리 시비수준이 증가할수록 각각 0.24, 0.25, 0.26, 0.28 mm로 증가하였고( $F = 3.39$ ,  $df = 3, 56$ ,  $p = 0.0244$ ) 통계적 유의성이 있었다. 엽록소함량 또한 증가하였는데 0 mM은 24.4 (Spad unit)로 매우 현저히 낮았으며, 2 mM과 6 mM, 12 mM은 칼리 시비수준이 증가할수록 증가하였지만 통계적 차이는 없었다( $F = 159.47$ ,  $df = 3, 118$ ,  $p = 0.0001$ ). 먹이로 사용한 가지 잎 엽편은 칼리수준 6 mM과 12 mM처리의 엽색이 짙고 0 mM처리에서 가장 옅었다(Fig. 1).

### 칼리 시비수준에 의한 점박이응애의 식이 및 산란 선호성

엽내 칼리 시비수준에 따른 점박이응애의 식이 선호성을 알아보기 위하여 칼리함량에 따라 재배한 가지 잎을 지름 2 cm의 엽편을 만들어 식이 선호성을 조사한 결과는 Table 5와 같다. 0 mM처리의 잎에는 점박이응애의 선호성이 현저히 떨어졌다. 6 mM에서 가장 높은 선호성을 보였고, 12 mM과 2 mM처리는 뒷면에 선호성이 높았고

**Table 5.** Diet preference (Mean±SD) of *T. urticae* to fresh eggplant leaves grown at four different potassium application levels in the laboratory

Potassium application level (mM)	Site of leaves	Post treatment in days				
		1	2	3	4	5
0	Upper	1.0±0.71(3.6 <sup>y</sup> ) b <sup>y</sup>	2.1±1.88(2.2) cd	6.1±2.74(4.5) c	7.6±3.85(3.7) d	12.3±5.41(4.3) c
	Lower	0.0±0.00(0.0) b	1.4±1.56(1.5) d	3.9±1.24(2.9) c	5.3±2.17(2.6) d	10.0±4.95(3.5) c
	Average	0.5±0.71	1.8±1.67	5.0±2.31	6.4±3.19	11.2±5.04
2	Upper	0.5±0.87(1.8) b	9.1±3.35(9.7) bc	11.4±3.36(8.4) c	20.3±9.53(10.0) bcd	26.1±8.66(9.0) bc
	Lower	0.4±0.41(1.5) b	10.2±1.48(10.8) bc	22.8±11.19(16.8) ab	45.0±22.68(22.2) a	48.0±22.03(16.6) a
	Average	0.5±0.65	9.7±2.51	17.1±9.84	32.7±20.94	37.1±19.57
6	Upper	4.4±4.98(16.1) b	17.9±6.42(19.1) ab	22.4±6.88(16.5) ab	31.9±13.26(15.7) abc	50.2±22.41(17.4) a
	Lower	8.8±6.11(32.1) a	24.9±11.16(26.5) a	32.3±13.93(23.8) a	40.0±16.26(19.7) a	54.2±20.47(18.7) a
	Average	6.6±5.75	21.4±9.34	27.4±11.60	35.9±14.63	52.2±20.35
12	Upper	1.7±0.83(6.2) b	10.0±3.54(10.7) bc	13.3±5.56(9.8) bc	15.5±5.63(7.6) cd	35.6±8.20(12.3) ab
	Lower	10.6±4.84(38.7) a	18.3±9.88(19.5) ab	23.5±6.42(17.3) ab	37.5±14.57(18.5) ab	52.8±19.98(18.2) a
	Average	6.2±5.69	14.1±8.24	18.4±7.80	26.5±15.60	44.2±17.02

<sup>z</sup> percentage[(No./Total No. per day)×100]

<sup>y</sup> Mean separation within columns by Duncan's multiple range test at  $p \leq 0.05$ .

앞면은 낮아지는 경향이였다. 0 mM은 엽이 황화되어 엽록소가 없어 점박이응애가 기피한 것으로 생각되고, 2 mM의 경우도 상대적으로 먹이의 조건이 나빠 기피현상이 있는 것으로 생각된다. Norris *et al.* (1980)은 식물색이 변화되면 곤충이 회피한다고 하였다. 비교적 칼리함량이 높고 엽색이 짙은 6 mM과 12 mM에 대한 선호성이 높았다(5일차;  $F = 6.55, df = 7, 39, p = 0.0001$ ). Leite *et al.* (1999)은 토마토에서 엽 내 칼리함량이 2%에서 4%로 증가할 때 *Aculops lycopersici* (혹응애의 일종)의 밀도가 낮아진다고 하였고 본 실험에서 엽내 칼리함량이 6 mM 처리의 2.64%까지는 선호성이 증가하였으나 12 mM처리인 3.45%에서는 선호성이 떨어져 유사한 경향이였다.

산란선호성의 경우도 식이선호성과 비슷한 경향을 보였다(Table 6). 0 mM은 산란을 전혀하지 않았고, 칼리함

량이 높은 12 mM에서 엽당 15.4개로 가장 높은 선호성을 보였으며, 다음은 6 mM에 산란수가 많았다(5일차  $F = 9.71, df = 7, 39, p = 0.0001$ ). 산란은 식이선호성과는 달리 뒷면보다는 앞면을 선호하는 경향이였다. 이러한 차이는 뒷면과 앞면의 구조적 차이에 기인하는 것으로 생각되며 이를 증명하기 위하여 추가적인 연구가 필요할 것으로 판단된다.

**온실에서 칼리 시비수준에 따른 점박이응애의 기주 선호성과 피해수준**

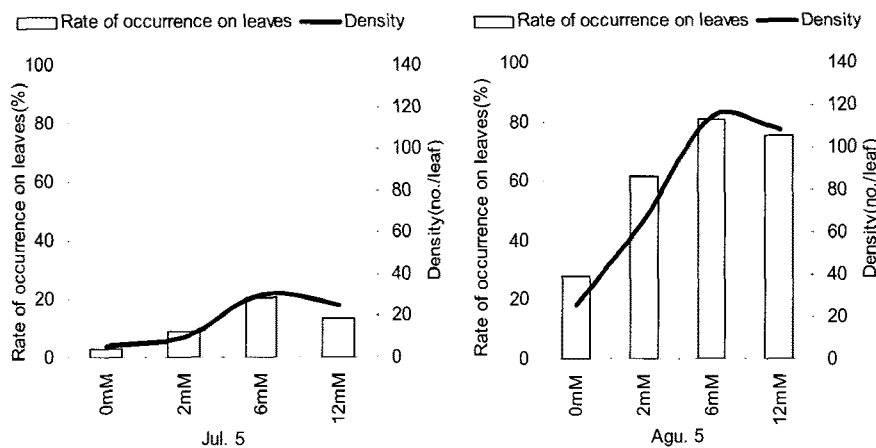
칼리 시비수준에 따른 점박이응애의 자연발생 밀도를 살펴본 결과는 Fig. 2와 같다. 정식 28일(6월 5일)후에는 칼리 시비수준에 따라서는 응애의 발생이 없었다. 정식

**Table 6.** Oviposition preference (Mean±SD) of *T. urticae* to fresh eggplant leaves grown at four different potassium application levels in hydroponics

Potassium application level (mM)	Site of leaves	Post treatment in days				
		1	2	3	4	5
0	Upper	0.0±0.00(0) <sup>a</sup> <sup>y</sup>	0.0±0.00(0) c	0.0±0.00(0) d	0.0±0.00(0) c	0.0±0.00(0) c
	Lower	0.0±0.00(0) a	0.0±0.00(0) c	0.0±0.00(0) d	0.0±0.00(0) c	0.0±0.00(0) c
	Average	0.0±0.00	0.0±0.00	0.0±0.00	0.0±0.00	0.0±0.00
2	Upper	0.0±0.00(0) a	2.0±2.42(9.9) bc	2.5±3.28(6.6) cd	8.6±5.31(13.4) b	11.5±7.83(14.8) b
	Lower	0.0±0.00(0) a	1.1±1.24(5.4) bc	5.6±3.85(14.8) bc	8.1±5.49(12.7) b	9.9±6.42(12.7) b
	Average	0.0±0.00	1.5±1.87	4.1±3.74	8.4±5.10	10.7±6.80
6	Upper	0.6±0.89(40.0) a	4.0±0.71(19.8) ab	6.4±0.55(16.8) abc	12.0±1.22(18.7) ab	16.0±2.55(20.5) b
	Lower	0.5±0.51(33.3) a	2.8±1.64(13.9) bc	4.8±2.77(12.6) c	9.0±5.15(14.0) b	9.8±5.59(12.6) b
	Average	0.5±0.69	3.4±1.35	5.6±2.07	10.5±3.87	12.9±5.24
12	Upper	0.4±0.41(26.7) a	3.8±1.92(18.8) ab	9.8±1.30(25.8) a	16.4±4.16(25.6) a	19.0±2.92(24.4) a
	Lower	0.0±0.00(0) a	6.5±5.03(32.2) a	8.9±5.92(23.4) ab	10.0±7.13(15.6) b	11.7±6.38(15.0) b
	Average	0.2±0.34	5.1±3.85	9.4±4.07	13.2±6.45	15.4±6.04

<sup>z</sup> percentage [(No./Total No. per day)×100]

<sup>y</sup> Mean separation within columns by Duncan's multiple range test at  $p \leq 0.05$ .



**Fig. 2.** Percentage of occurrence and density of *T. urticae* at varying potassium levels in greenhouse.

58일(7월 5일)후에는 칼리 시비수준이 비교적 높은 6 mM 처리에서 높은 발생밀도와 피해엽률을 보였고, 다음은 12 mM 처리이었다. 정식 99일(8월 5일)후에는 모든 처리에서 점박이응애의 발생이 있었고 6 mM 수준이 가장 높은 밀도(108.4마리/엽)와 발생률(81%)을 보였으며, 다음은 12 mM (108.4마리/엽, 75.6%)에서 발생이 높았다. 먹이의 질이 나쁘다고 생각되는 0 mM 처리에서는 엽당 25.4마리, 28%의 발생 엽률을 나타내었다. 이러한 경향은 엽편에서의 선호도와 같은 양상이었다. Fig. 3은 칼리 시비수준에 따른 점박이응애의 피해에 따른 생육사진으로 0 mM은 칼리의 부족으로 생육이 부진하고 엽색이 옅었으나, 6 mM은 점박이응애의 피해에 의해 생육이 떨어지고 엽색이 옅어지는 경향이였다.

### 점박이응애의 발육기간과 생존율

칼리 시비수준을 달리하여 재배한 가지 잎을 먹이로 점박이응애를 사육하면서 각 태별 발육기간을 살펴본 결과는 Table 7과 같다. 난기간은 6 mM 처리에서 약간 짧았으나 의미를 찾을 수 없었고, 유충기간은 칼리함량이 적은 0 mM과 2 mM 처리에서는 암컷 모두 1.9일, 수컷 1.8일, 1.6일이었으며, 칼리함량이 높은 6 mM과 12 mM 처리에서는 각각 암컷 모두 1.4일, 수컷 1.4일, 1.5일이였다(Female;  $F = 4.11$ ,  $df = 3, 69$ ,  $p = 0.0098$ , Male;  $F = 2.89$ ,  $df = 3, 85$ ,  $p = 0.0406$ ). 전약충에서는 칼리함량이 증가할수록 짧아졌는데 0, 2, 6, 12 mM 처리에서 암컷은 각각 1.7, 1.3, 1.2, 1.1일이었고( $F = 6.81$ ,  $df = 3, 69$ ,  $p = 0.0005$ ), 수컷은 1.7, 1.2, 1.3, 1.0일이였다( $F = 13.71$ ,  $df = 3, 85$ ,  $p =$

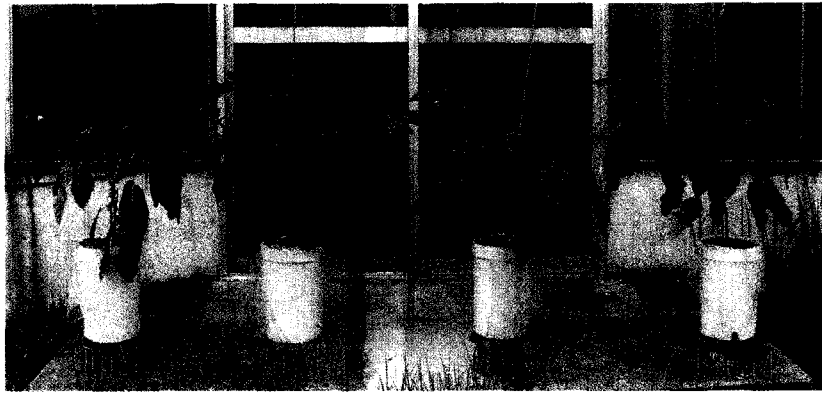


Fig. 3. Eggplants with *T. urticae* occurrence at different potassium application levels in hydroponics.

Table 7. Development period in days (mean±SD) for egg and nymphal stages of *T. urticae* on leaves of eggplant grown at various potassium application levels in the laboratory

Potassium application level (mM)	Sex (No.)	Egg period (days)	Developmental period of immature (days)			
			Larva	Protonymph	Deutonymph	Total
0	Female (7)	3.7±0.47 A <sup>z</sup>	1.9±0.86 A	1.7±0.47 A	2.0±0.55 A	5.6±1.22 A
	Male (12)	3.7±0.48 a <sup>y</sup>	1.8±0.38 a	1.7±0.48 a	1.8±0.38 a	5.3±0.76 a
	Pooled (20)	3.7	1.9	1.7	1.9	5.5
2	Female (16)	3.5±0.52 AB	1.9±0.62 A	1.3±0.45 B	1.9±0.34 AB	5.0±1.03 B
	Male (24)	3.5±0.51 a	1.6±0.50 ab	1.2±0.38 bc	1.5±0.51 ab	4.3±0.44 b
	Pooled (40)	3.5	1.7	1.2	1.7	4.6
6	Female (22)	3.3±0.46 B	1.4±0.49 B	1.2±0.39 B	1.6±0.49 B	4.2±0.59 C
	Male (14)	3.1±0.36 b	1.4±0.51 b	1.3±0.47 b	1.4±0.51 b	4.1±0.66 b
	Pooled (36)	3.2	1.4	1.2	1.5	4.2
12	Female (18)	3.6±0.51 AB	1.3±0.49 B	1.1±0.32 B	1.6±0.51 B	4.0±0.69 C
	Male (24)	3.5±0.51 a	1.5±0.51 b	1.0±0.00 c	1.9±0.65 ab	4.1±0.88 b
	Pooled (42)	3.5	1.4	1.1	1.6	4.0

<sup>z</sup> Female <sup>y</sup> Male, Mean separation within columns by Duncan's multiple range test at  $p \leq 0.05$ .

0.0001). 후약층에서도 같은 경향으로 암컷 2.0, 1.9, 1.6, 1.6일이었고( $F = 3.00$ ,  $df = 3$ ,  $69$ ,  $p = 0.0366$ ) 수컷은 1.8, 1.5, 1.4, 1.9일이었다( $F = 2.37$ ,  $df = 3$ ,  $85$ ,  $p = 0.0761$ ). 약층 전기간은 암컷 5.6, 5.0, 4.2, 4.0일( $F = 11.32$ ,  $df = 3$ ,  $69$ ,  $p = 0.0001$ ), 수컷 5.3, 4.3, 4.1, 4.1일( $F = 15.92$ ,  $df = 3$ ,  $85$ ,  $p = 0.0001$ )로 칼리함량이 증가할수록 암수 모두 짧아졌다. 12 mM의 경우는 암컷보다 수컷의 발육기간이 길었으나 다른 처리에서는 암컷의 발육기간이 다소 길었다. Jansson and Ekblom (2002)은 비료를 주지 않은 처리와 질소와 칼리의 비율을 1.55:1, 0.82:1로 급액한 페튜니아에서 감자수염진딧물(*Macrosiphum euphorbiae*)의 발육기간을 조사하였는데, 무시층의 경우는 칼리비율이 높아질수록 발육기간이 짧아졌다고 하였다.

Auclair (1967)은 목화진딧물을 인공먹이로 사육할 때 당 함량을 10~35% 범위에서 6단계로 먹이를 공급하면 당 함량이 높아질수록 성장이 빠르다고 하였다. 본 실험에서 먹이 조건이 나쁜 0 mM을 제외하고는 칼리 성분이 증가함에 따라 당 함량이 증가하였고, 점박이응애의 발육이 빨라진 것으로 생각된다. Kairo and Murphy (1999)는 측백나무에서 칼리수준을 3수준으로 하여 *Cinara* sp. (진딧물)의 발육을 조사한 결과 칼리함량이 증가할수록 8.5, 8.5, 10.5일로 칼리함량이 높은 처리가 발육기간이 길었다고 하여 본 실험과 다른 결과를 보였다.

Table 8에서 보논바와 같이 칼리함량이 높을수록 사충률은 모든 영기에서 낮아졌다. 유충 사망률은 0, 2, 6,

12 mM처리에서 각각 10.3, 5.8, 4.3, 0.0%였고, 전약층은 17.2, 9.6, 8.7, 4.2%, 후약층은 27.6, 7.7, 8.7, 8.3%, 전유충기간 동안 55.2, 23.1, 21.7, 12.5%를 나타내어 칼리함량과 사충률과는 깊은 관계가 있었다. 특히 0 mM에서 사충률이 높았는데 이는 식물체의 색택이 황백색이고 엽록소가 매우 적어 세포내 영양물질 또한 적고, 섬유질이 상대적으로 많아 섭식기작에 저해가 있어 높아진 것으로 생각된다. 발육기간별 사충률은 후약층 높고, 다음은 유충, 전약층 순으로 사충률이 낮아졌다.

### 점박이응애의 성충기간 및 산란 특성

칼리함량에 의한 성충기간은 암수 모두 통계적 유의성이 없었다(Table 9). 암컷의 경우 0 mM이 6.4일로 다른 처리(2 mM 8.0일, 6 mM 7.9일, 12 mM 7.9일) 보다 짧았고, 수컷은 0 mM이 4.8일로 가장 짧았으며, 6 mM이 5.7일로 가장 길었고 2 mM, 12 mM순이었다. 암컷의 산란 전기간, 산란기간, 산란 후기간 모두 통계적 유의성이 없었다. 산란전기간은 0.0일에서 0.3일로 거의 차이가 없었고, 산란후기간은 0.1일에서 0.3일로 산란 전기간에 비해 약간 길었다. 산란기간은 2 mM처리에서 7.9일로 가장 길었고, 6 mM 7.5일, 12 mM 7.4일로 큰 차이가 없었으며 0 mM이 5.9일로 짧은 경향이었다. Jansson and Ekblom (2002)은 비료를 주지 않은 처리와 질소와 칼리의 비율을 1.55:1, 0.82:1로 급액한 페튜니아에서 감자수염진딧물의

**Table 8.** Age-specific mortality of *T. urticae* on leaves of eggplant grown at various potassium application levels in the laboratory

Potassium application level (mM)	No. eggs tested	Immature stage mortality (%)			
		Larva	Protonymph	Deutonymph	Total
0	58	10.3	17.2	27.6	55.2
2	52	5.8	9.6	7.7	23.1
6	46	4.3	8.7	8.7	21.7
12	48	0.0	4.2	8.3	12.5

**Table 9.** Oviposition period and longevity, fecundity (Mean±SD) of *T. urticae* on leaves of eggplant grown at various potassium application levels in the laboratory

Potassium application level (mM)	No. adults tested	Pre-oviposition period (day)	Oviposition period (day)	Post-oviposition period (day)	Longevity		No. eggs oviposited	Oviposition rate (eggs/day)
					Female	male		
0	7	0.3±0.49 a <sup>z</sup>	5.9±2.85 a	0.3±0.49 a	6.4±2.15 a	4.8±1.11 a	40.6±22.87 b	4.1±2.67 a
2	8	0.0±0.00 a	7.9±2.23 a	0.1±0.35 a	8.0±2.07 a	5.2±1.09 a	81.0±32.11 a	6.8±4.79 a
6	11	0.2±0.40 a	7.5±2.50 a	0.3±0.47 a	7.9±1.97 a	5.7±1.07 a	84.7±33.73 a	7.7±4.96 a
12	9	0.1±0.33 a	7.4±2.30 a	0.3±0.71 a	7.9±1.54 a	5.1±1.84 a	61.4±25.03 ab	6.1±3.43 a

<sup>z</sup> Mean separation within columns by Duncan's multiple range test at  $p \leq 0.05$ .



산란기간을 조사하였는데, 무시충의 경우 성충기간과 산란기간이 칼리함량이 높아질수록 길어졌고, 유시충의 성충수명은 1.55:1의 처리에서 가장 길었으나 산란기간은 칼리함량이 많은 처리에서 길어졌다고 하였다.

산란수는 Table 9과 같이 6 mM과 2 mM처리에서 각각 84.7개, 81.0개로 많았고, 12 mM 61.4개, 0 mM 40.6개로 칼리 처리수준 2 mM과 6 mM처리에서 점박이응애 산란에 유리한 것으로 생각되었다( $F = 3.60, df = 3, 34, p = 0.0243$ ). 그러나 일일 산란수는 6 mM처리가 7.7개로 가장 많았고 2 mM 6.8개, 12 mM 6.1개, 0 mM 4.1개이었으나 통계적 차이는 없었다. 페튜니아에서 감자수염진딧물의 유시충은 칼리가 많을수록 산자수가 증가하였고 무시충은 질소가 많을수록 많았다고 하였으나 통계적 유의성은 적었다고 하였다(Jansson and Ekblom 2002). 이러한 결과는 칼리함량이 높거나 낮은 경우보다 엽내 K함량이 0.94~2.64% 정도 존재하는 것이 점박이응애 산란에 적합한 것으로 생각된다.

Fig. 4는 칼리함량에 따른 일일산란수를 그림으로 나타낸 것인데, 산란기간에는 큰 차이가 없었으나 산란 2~6일 사이에 칼리 2 mM과 6 mM에서 산란수가 많았다. 그러나 0 mM은 산란기간동안 일일산란수가 적었다. 이러한 결과는 칼리를 사용하지 않을 경우 점박이응애의 산란에

큰 영향을 미친 것으로 생각된다.

**점박이응애의 부화율과 성비**

칼리함량에 따른 부화율은 처리 간에 통계적 차이가 없었다(Table 10). 그러나 0 mM은 84.8%로 부화율이 90% 이상인 다른 처리보다 떨어지는 경향이였다. 성비에 있어서 통계적 차이는 없었으나 6 mM에서 0.75로 암컷비율이 가장 높았고, 12 mM이 0.72, 2 mM과 0 mM이 0.69를 나타내었다.

**점박이응애의 생명표**

발육기간, 산란 수, 성비 등을 토대로 생명표를 작성한 결과는 Table 11와 같다. 순증가율( $R_0$ )은 칼리수준별로 각각 14.7, 43.0, 51.8, 38.6로 칼리 6 mM처리수준에서 높았고, 다음은 2 mM, 12 mM순이었으며 0 mM이 가장 낮았다. 평균세대기간( $T$ )은 칼리함량이 증가할수록 각각 11.4, 10.4, 9.7, 9.8일로 감소하는 경향이였으며, 배가기간( $DT$ )은 6 mM이 1.7로 가장 낮았고 0 mM이 2.9로 가장 높았다. 내적자연증가율( $r_m$ )은 6 mM이 0.41로 가장 높고 12 mM 0.37, 2 mM 0.36, 0 mM 0.23이었다. 이러한

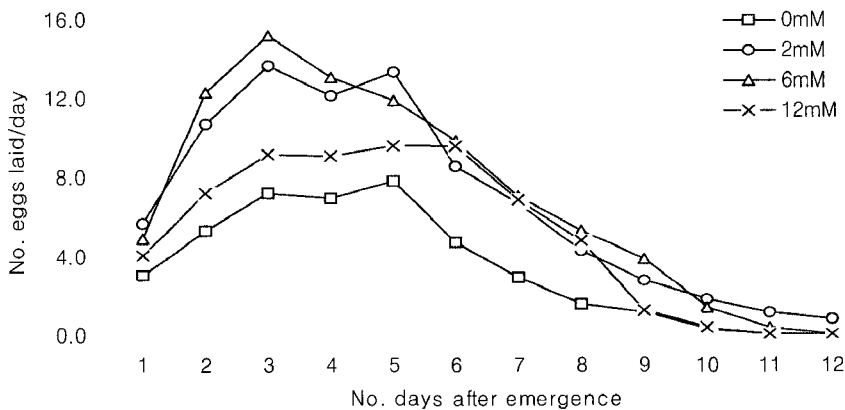


Fig. 4. Daily fecundity changes of *T. urticae* on leaves of eggplant grown at various potassium application levels in the laboratory.

Table 10. Rate of hatching and sex ratio (Mean±SD) of *T. urticae* on leaves of eggplant grown at various potassium application levels in the laboratory

Potassium application level (mM)	No. eggs tested	Hatchability (%)	Sex ratio (%)
0	284	84.8±9.01 a <sup>z</sup>	0.69±0.102 a
2	648	91.9±4.14 a	0.69±0.093 a
6	932	89.1±6.71 a	0.75±0.078 a
12	553	90.1±5.87 a	0.72±0.074 a

<sup>z</sup> Mean separation within columns by Duncan's multiple range test at  $p \leq 0.05$ .

**Table 11.** Life table statistics (mean±SD) of *T. urticae* on leaves of eggplant grown at various potassium application levels in the laboratory

Potassium application level (mM)	$R_0$	$r_m$	$\lambda$	T	DT
0	14.65± 8.93	0.24±0.05	1.27±0.07	11.37±1.89	2.93±0.65
2	43.04±14.26	0.36±0.04	1.44±0.06	10.38±1.14	1.91±0.21
6	51.83±13.83	0.41±0.02	1.50±0.03	9.74±0.52	1.71±0.07
12	38.60±12.09	0.37±0.04	1.45±0.06	9.77±0.87	1.85±0.21

$R_0$ ; net reproductive rate (female/female),  $r_m$ ; intrinsic rate of increase (female/female/day), DT; doubling time (day),  $\lambda$ ; finite rate of increase (female/female/day), T; mean generation time (day).

결과를 종합적으로 검토해보면 칼리함량이 비교적 높은 6 mM이 점박이응애의 발육에 좋은 것으로 생각된다. Kairo and Murphy (1999)는 칼리를 낮은 수준, 중간 수준, 높은 수준으로 시비한 측백나무에 *Cinara* sp. (진딧물)의 발육을 조사한 결과 칼리함량이 증가할수록 순증가율( $R_0$ )은 각각 8.89, 12.63, 13.00이었고, 내적자연증가율( $r_m$ )은 0.10, 0.12, 0.11%이었으며, 기간증가율( $\lambda$ )은 1.11, 1.13, 1.11 평균세대기간(T)은 21.85, 21.13, 23.32일, 배수기간(DT)은 6.93, 5.78, 6.30일로 본 실험과는 다소간 차이를 보였다.

이상의 결과를 종합해 볼 때 배양액 내 칼리 시비수준을 높여주면 엽내의 칼리함량 또한 증가하게 되고, N함량은 감소하였으나 P의 함량은 증가하였다. 수분함량은 0 mM을 제외하고는 칼리 시비수준이 증가할수록 증가하였고, 조단백질과 섬유소의 함량은 감소하는 경향이였다. 또한 잎의 두께는 두꺼워지고 엽록소함량은 증가하였다. 점박이응애는 칼리수준 6 mM에서 식이선호성을 보였고, 발육속도는 칼리함량이 증가할수록 빨라지는 경향이였으며, 사충률은 감소하였다. 산란 수는 2 mM과 6 mM에서 높았다. 이러한 결과는 칼리수준 6 mM (엽내칼리 함량 2.64%)에서 가장 높은 순증가율( $R_0$ )을 보여 점박이응애의 발생이 많을 것으로 생각되었다.

## Literature Cited

- Auclair, J.L. 1967. Effects of pH and sucrose on rearing the cotton aphid, *Aphis gossypii*, on a germ-free and holidic diet. *J. Insect Physiol.* 13: 431-446.
- Jansson, J. and B. Ekblom. 2002. The effect of different plant nutrient regimes on the aphid *Macrosiphum euphorbiae* growing on petunia. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 104: 109-116.
- K.F.D.A. 2005. Food code. Korean Food Industry Association. pp. 41-42.
- Kairo, M.T.K. and S.T. Murphy. 1999. Temperature and plant nutrient effects on the development, survival and reproduction of *Cinara* sp. nov., and invasive pest of cypress trees in Africa. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 92: 147-156.
- Kang, H.W., U.G. Kang and Y.T. Jung. 1993. Influence of electric conductivity on changes of microorganisms and chemical properties of rhizosphere soils on controlled horticulture. *RDA. J. Agri. Sci.* 35(1): 308-314.
- Kim, J.M., J.M. Choi, H.J. Chung, and J.S. Choi. 2005. Effect of potassium concentration in fertigation solution on growth and nutrient uptake of cut chrysanthemum 'Biarritz'. *J. Kor. Flower Res. Soc.* 13(3): 161-168.
- Lee, B.Y. and J.B. Hwang. 1998. Some Components analysis for Chinese water chestnut processing. *Korean J. Food Sci. Technol.* 30(3): 717-720.
- Lee, Y.H., Y.K. Shin, and G.S. Rhee. 1993. Studies on chemical properties of soils under the plastic house cultivation of vegetables. *J. Korean Soc. Soil Sci. Fert.* 26(4): 236-240.
- Leite, G.L.D., M. Picanco, R.N.C. Guedes, and J.C. Zanoncio. 1999. Influence of canopy height and fertilization levels on the resistance of *Lycopersicon hirsutum* to *Aculops lycopersici* (Acari: Eriophyidae). *Experimental and Applied Acarology* 23: 633-642.
- M.A.F. 2003. Production output by crops and years. Ministry of Agriculture and Forestry.
- Marschner, H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd ed. Academic Press Inc., San Diego. USA.
- Norris, D.M. and M. Kogan. 1980. Biochemical and morphological bases of resistance. In "Breeding plants resistance to insect" (ed. Maxell and Jennings). pp. 23-61.
- Rodriguez, J.G., 1951. Mineral nutrition of the two-spotted spider mite, *Tetranychus bimaculatus* Harvey. *Ann. Ento. Soc. Amer.* 44: 511-525.
- Uhm, M.J., S.G. Han, K.C. Kim, Y.H. Moon, and J.S. Choi. 2001. Properties of plastic film house soils and physiological disorder of eggplant. *Korean Journal of Soil Science and Fertilizer* 34(3): 192-198.
- Yiem, M.S., J.H. An and Y.I. Lee, 1993. Relationships between morphological characteristics of apple leaf and resistance to two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae* Koch). *RDA. J. Agri. Sci.* 35(2): 464-470.
- Yuk, C.S., J.J. Kim, S.D. Hong and B.G. Kang. 1993. Salt accumulation in horticultural soils of PE film house in Chungbuk area. *J. Korean Soc. Soil. Sci. Fert.* 26(3): 172-180.

(Received for publication May 21 2008;  
revised September 17 2008; accepted September 17 2008)