

오대산과 울릉도 산마늘의 광합성 특성

한상섭¹ · 김하선² · 이경철^{1*}

¹강원대학교 산림환경과학대학 산림자원조성학전공, ²강원도 산림개발연구원

Photosynthetic Responses in the leaves of *Allium ochotense* and *Allium microdictyon*

Sang-Sup Han¹, Ha Sun Kim², and Kyeong-Cheol Lee^{1*}

¹Division of Forest Resources, College of Forest and Environmental Sciences, Kangwon National University, Chuncheon 200-701, Korea

²Forest Research Institute of Kangwon Province, Chuncheon 200-140, Korea

ABSTRACT : This study was conducted to investigate the net photosynthetic rate, stomatal transpiration, stomatal conductance, water use efficiency, and intercellular CO₂ concentration in *Allium ochotense* leaves and *Allium microdictyon* leaves. The light compensation point was 4.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ in *Allium ochotense* leaves and 5.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ in *Allium microdictyon* leaves. The light saturation point was approximately 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ in between *Allium ochotense* leaves and *Allium microdictyon* leaves. The photosynthetic rate of *Allium ochotense* leaves was higher than that of *Allium microdictyon* leaves. On the other hand, at more than 30°C, it appeared that the values of net photosynthetic rates of *Allium microdictyon* leaves were higher than that of *Allium ochotense* leaves. These results suggest that growth of those *Allium ochotense* plants are appropriate for relatively cool temperature site compared to *Allium microdictyon* plants.

Keywords : Photosynthetic Responses, *Allium ochotense*, *Allium microdictyon*

서 론

옛부터 우리 조상들은 산림에서 자생하는 식물자원을 일반 식량에 대응하는 구황작물로 이용하여 왔다. 최근 생물 다양성협약(CBD, 1992)의 채택으로 식물자원의 배타적 권리가 인정됨에 따라 국가 간 식물유전자원의 확보와 산업화 경쟁이 심화되고 있으며, 각종 국제협약단체는 식물자원의 이용 및 개발에 대한 상업적 권리를 제도화 하고 있다(산림청, 2009). 이러한 국제적인 추세에 따라 우리나라의 산채 자원에 대한 적극적인 개발과 활용 역시 우리세대의 중요한 과제로 부각되고 있는 실정이다.

산채는 우리나라의 산림자원을 개발하고 활용하는데 중요한 부분을 차지하며, 산림청 통계자료에 따르면 산채는 전체 임산물 생산액의 약 5%를 차지하고, 강원도가 약 30%를 차지하여 가장 많이 생산하고 있는 것으로 보고되

었다(산림청, 2008). 자연산 산채류 중 무기성분과 비타민이 풍부하여 우수한 식품으로 평가 받는 산마늘은 백합과에 속하는 다년생 식물로서 우리나라에서는 지리산, 오대산, 설악산의 높은 지대와 울릉도에 자생하고 있으며(이창복, 2003). 내륙의 산마늘이 해발 1,000 m 내외의 고지대에 분포하는 반면, 울릉도 산마늘의 경우 울릉도 해안 저지대 뿐만 아니라 해발 900m 내외의 고지대에도 분포하는 특징을 보인다(산림청, 2009)

최상태 등(1993)은 야생 산마늘의 생육환경과 식품영양가를 평가하여 산마늘이 타 *Allium*속보다 식품 성분함량이 풍부하여 식품가치가 높다고 하였고, 산마늘 추출물에 항동맥경화 효과(김태균 등, 2000), 항돌연변이와 세포독성 억제효과(함승시 등, 2004)가 있다는 연구결과가 이미 보고된 바 있다.

최근에는 산마늘의 식품성분과 수확 후 생리특성(정진철

등, 2005), 시비처리에 따른 생리적 반응(조민석 등, 2010), 광도변화에 따른 생리적 반응(권기원 등, 2009) 등 산마늘의 생리특성에 관한 연구가 활발히 진행되고 있으나, 내륙의 산마늘(*Allium microdictyon* prokh.)과 울릉도 산마늘(*Allium ochotense* prokh.)에 대한 비교 연구는 미흡한 실정이다.

울릉도 산마늘은 대부분의 기존 연구들에서 한반도 내륙의 고산지대에 분포하는 광의의 산마늘의 한 분류군으로 취급되어 왔으며(Yu et. al., 1981; Lee, 1996; Woo, 2000), Yoo et. al.(1998a,b)의 연구에서는 내륙의 산마늘과 울릉도 산마늘의 이질성이 제기된 바 있다(산림청, 2009). 산림청 국립산림품종관리센터(2009)에서는 내륙의 산마늘과 울릉도 산마늘의 외부형태학적 특성과, 울릉도 산마늘의 자생지 환경에 관한 연구결과를 보고하였으나 울릉도 산마늘과 내륙의 산마늘의 적지환경 구명에 필요한 광합성과 수분특성 등 생리반응에 대한 비교 연구는 아직까지 보고된 바 없다.

이 연구는 내륙형의 오대산 산마늘과 울릉도 산마늘을 대상으로 하여 효율적인 보육과 관리를 위한 기초자료를 제공하고자 엽의 광합성 속도, 증산속도, 기공전도도, 수분이용효율, 엽육세포간극의 CO₂농도 변화 등을 측정하여 비교 고찰하였다.

재료 및 방법

본 연구의 시료는 강원도 춘천시 사북면 지암리 화악산 강원도 산림개발연구원 시험림에서(Table 1)에서 생육시킨 5년생의 오대산(*Allium microdictyon* prokh.)과 울릉도 산마늘(*Allium ochotense* prokh.)을 대상으로 생육이 양호한 개체를 사용하였다. 측정은 오대산과 울릉도 산마늘의 5년생 건전엽을 대상으로 2010년 4~5월에 맑은 날을 택하여 광합성이 활발한 09:00~15:00시경 까지 휴대용 광합성 측정장치(Ultra Compact Programmable Photosynthesis System, LCpro+, ADC, UK)를 이용하여 단위 엽면적당 순광합성 속도(net photosynthetic rate; Pn), 기공증산속도(stomatal transpiration rate; E), 기공전도도(stomatal conductance; gH₂O), 수분이용효율(water use efficiency; WUE), 엽육세

포간극의 CO₂ 농도(intercellular CO₂ concentration; Ci) 등을 엽당 5회 측정하여 평균값을 얻었다.

측정시 휴대용 광합성 측정장치에 부착된 LED light source를 이용하여 PPFD (Photosynthetic Photon Flux Density)를 광도를 조절하였다. 4 m 높이의 공기유입안테나를 사용하여 대기로부터 CO₂를 공급받은 후 챔버안의 CO₂ 농도가 대기의 CO₂농도와 비슷해지면, 엽챔버로 잎을 집은 다음 5분정도 경과 후 CO₂농도의 변화가 안정될 때 측정을 시작하였다.

측정된 모든 자료는 Data Logger에 자동 저장이 되며, 단위 잎표면적당 순광합성속도, 기공증산속도, 기공전도도, 엽육세포간극의 CO₂ 농도는 Caemmerer and Farquhar(1981)의 식으로 자동 계산했으며, 수분이용효율의 계산은 순광합성속도를 증산속도로 나눈 값, 즉 $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{mmolH}_2\text{O}^{-1}$ 로 나타내었다.

대기 속의 CO₂농도(air CO₂ concentration; Ca)에 대한 엽육세포간극의 CO₂농도(intercellular CO₂ concentration; Ci)의 비율은 Ci/Ca^{-1} 로 나타냈고, 광-광합성곡선은 다음의 Kume and Ino(1993)식에 의해 나타냈다.

$$P_n = P_n \max [1 - \exp(-\Phi P/P_n \max)] - R$$

여기서 P_n=순광합성속도, Φ=순양자수율, P=광도, P_n max=최대광합성속도, R=호흡속도를 의미한다.

약광 조건에서 광합성능력의 지표가 되는 순양자수율(apparent quantum yield)은 광도 0~100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 영역에서의 직선회귀식 $y=ax + b$ 에 의해 구하였다. 여기서 a는 순양자수율, y절편인 b는 암호흡속도, x절편인 $-b/a$ 는 광보상점, 광포화점은 상대광합성속도가 80%이상을 보인 광도를 광포화점으로 하였다.

결과 및 고찰

오대산과 울릉도 산마늘의 초기광도에 따른 순광합성 속도를 Fig. 1에 나타내었으며, Fig. 2에서 광-광합성 속도를 비교하였다. PPFD 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 이하의 초기광도에서

Table 1. General characteristics of study site

Cultivated Location	Altitude	Slope	Direction	Upper Crown
Chuncheon Wha-ak M.T.	402m	15°	NE	Birch Plantation

는 광도와 순광합성속도의 관계가 직선적이며(Kim and Lee, 2001a,b), 이 직선의 기울기는 순양자수율, 직선과 횡축이 만나는 점은 암호흡, 종축과 만나는 지점이 광보상점에 해당한다.

오대산과 울릉도 산마늘의 광-광합성 곡선은 광도가 0~200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 까지 급격히 증가하다가 광도가 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 이상에서는 서서히 증가하는 경향을 보였다. 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 이후 광포화에 도달하여, 순광합성속도는 오대산 산마늘이 울릉도 산마늘 보다 더 높았다. 오대산 산마늘의 광보상점은 4.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 울릉도 산마늘의 5.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 보다 다소 낮게 측정되었으며, 25°C 에서 광도가 0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 일 때 나타나는 암호흡 역시 오대산 산마늘이 다소 낮게 나타났다.

최대순광합성속도를 평균으로 하는 광합성 능력(Kim and Lee, 2001a)은 오대산 산마늘이 14.3 $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 나타나 울릉도 산마늘의 13.9 $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 보다 높게 나타났다. Larcher(1995)가 보고한 바에 따르면 양지식물(Heliophytes)의 경우 광보상점은 20~40 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 광포화점은 1000~1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 에 분포하며, 음지식물(Sciophytes)의 경우는 광보상점이 5~10 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 광포화점은 100~200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 에 분포한다고 하였는데, 실험결과 오대산과 울릉도 산마늘의 경우 광보상점은 음지식물과 유사하게 나타났으나, 광포화점은 양지식물과 음지식물의 중간 정도의 분포를 보이는 것을 알 수 있었다.

순양자수율(apparent quantum yield)은 비교적 낮은 광조건에서 광합성 능력(photosynthetic capacity)의 지표가 되

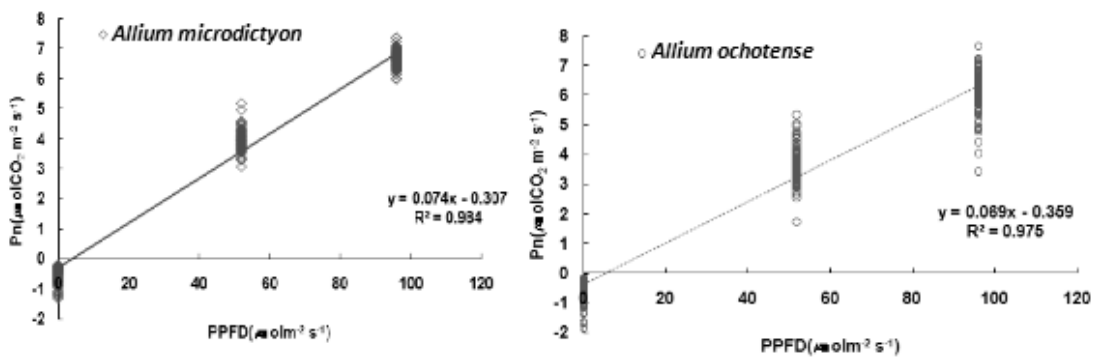


Fig. 1. Net photosynthetic response in two *Allium* species leaves.

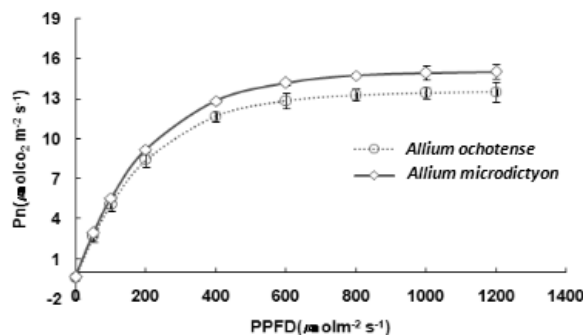


Fig. 2. Light curve in two *Allium* species leaves.

Table 2. Light compensation, light saturation point, dark respiration rate, photosynthetic capacity and apparent quantum yield of two *Allium* species leaves

Species	Light compensation point ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Light saturation point ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Dark respiration ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Photosynthetic capacity ($\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	Apparent quantum yield ($\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
<i>Allium microdictyon</i>	4.2	800	-0.31	14.3	0.074
<i>Allium ochotense</i>	5.2	800	-0.36	13.9	0.069

고, 빛에너지를 화학에너지로 변화시키는 광화학계(photosystem)의 활성을 나타내는 것으로(Evans, 1987; Wilmotte and Moore, 1973; 김판기와 이은주, 2001a), 외부의 스트레스를 비교적 받지 않고 자란 식물의 경우 25°C에서 대기 중 CO₂ 농도가 350 μmolCO₂·m⁻²·s⁻¹일 때 약 0.04~0.06 molCO₂·m⁻²·s⁻¹의 범위를 보이고, 중간, 종내의 차이가 거의 없다고 알려져 있다. 그러나 생육환경에 따라서는 0.07

molCO₂·m⁻²·s⁻¹이상과 0.04 molCO₂·m⁻²·s⁻¹이하의 범위를 나타내는 경우도 있다(김판기와 이은주, 2001a). 산마늘의 순양자수율을 비교하여 보면 오대산 산마늘이 0.074 molCO₂·m⁻²·s⁻¹, 울릉도 산마늘이 0.069 molCO₂·m⁻²·s⁻¹의 값을 나타내어 비슷한 경향을 보였고, 이는 생육이 가장 활발한 시기에는 광조건이 약할 경우에도 높은 순양자수율로 인해 광합성이 활발히 일어나는 것을 알 수 있었다(Table 2).

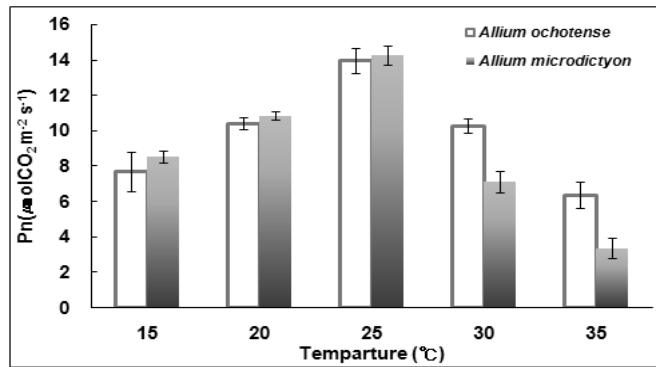


Fig. 3. Change of temperature on net photosynthetic rate in two *Allium* species leaves.

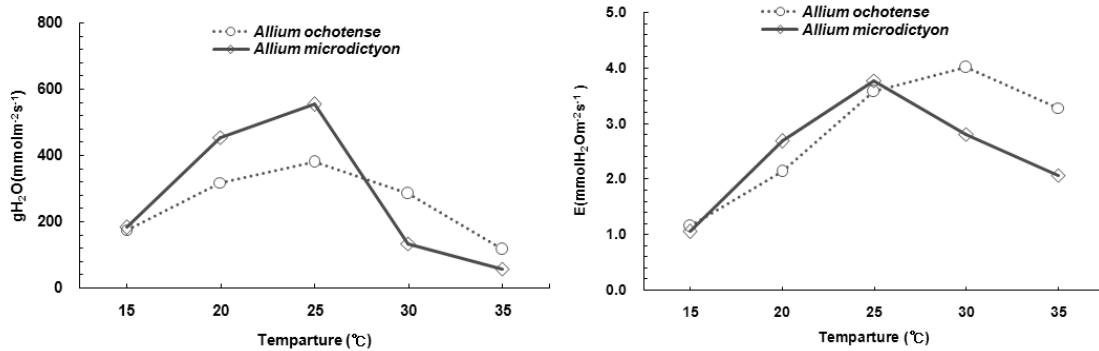


Fig. 4. Changes of temperature on stomatal conductance(gH₂O) and stomatal transpiration rate(E) in two *Allium* species leaves.

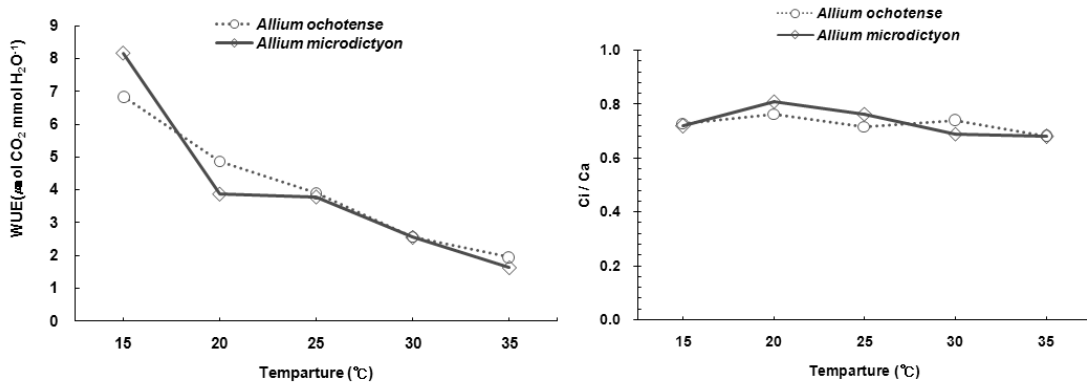


Fig. 5. Changes of temperature on water use efficiency(WUE) and intercellular(Ci)/ atmospheric CO₂ concentration(Ca) in two *Allium* species leaves.

온도 변화에 따른 오대산과 울릉도 산마늘의 순광합성속도를 알아보기 위해 포화광도 $1,200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 을 유지한 후 온도를 변화시켜 순광합성속도를 산출하였다(Fig. 3). $15\sim 25^\circ\text{C}$ 에서는 오대산 산마늘이 울릉도 산마늘 보다 다소 높은 순광합성속도를 보였으며, 30°C 이후의 고온에서는 울릉도산마늘의 순광합성속도가 오대산 산마늘과 비교해 더 높은 것을 알 수 있었다.

오대산과 울릉도 산마늘의 최대순광합성속도는 25°C 로 나타났으며, 35°C 에서 오대산 산마늘은 $3.4 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 울릉도 산마늘은 $6.4 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 나타나 오대산 산마늘이 고온역에서 심한 감소를 보였다.

온도 변화에 따른 오대산과 울릉도 산마늘의 기공전도도와 기공증산속도를 Fig. 4에 나타냈다. 온도가 15°C 일 때 오대산과 울릉도 산마늘이 거의 비슷한 값을 나타냈으며, $30\sim 35^\circ\text{C}$ 의 고온에서는 울릉도 산마늘의 기공전도도는 완만히 감소하는 반면 오대산 산마늘의 기공전도도는 큰 폭으로 감소하는 것을 알 수 있었다. 울릉도 산마늘의 기공전도도는 $115\sim 379 \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 범위를 나타냈고, 오대산 산마늘은 $60\sim 550 \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 범위를 나타내어 오대산 산마늘이 울릉도 산마늘보다 온도변화에 매우 민감한 반응을 보인 것을 알 수 있었다.

온도에 따른 기공증산속도의 변화는 오대산 산마늘이 $1.06\sim 3.78 \text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 범위를 보였고, 울릉도 산마늘은 $1.16\sim 4.02 \text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 범위를 나타냈다. 온도가 15°C 일 때 오대산과 울릉도 산마늘의 기공증산속도는 약 $1.06\sim 1.16 \text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 비슷한 값을 보였고, 오대산 산마늘은 25°C 에서 $3.78 \text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 가장 높은 기공증산속도를 보였으며, $30\sim 35^\circ\text{C}$ 에서는 급격하게 감소하였다. 울릉도 산마늘은 30°C 에서 $4.02 \text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 가장 높은 기공증산속도를 보였다. 위의 결과를 통해 오대산 산마늘이 울릉도 산마늘과 비교해 온도가 $30\sim 35^\circ\text{C}$ 일 때 기공전도도와 기공증산속도가 크게 감소하므로 고온이 순광합성속도에 제한적인 인자로 작용하였을 것이라 생각된다.

Fig. 5에 나타낸 것처럼 오대산과 울릉도산마늘의 수분이용효율은 온도가 증가할수록 감소하는 경향을 나타냈고, 15°C 에서 가장 높은 수분이용효율을 보였다. 온도가 15°C 일 때 오대산 산마늘의 수분이용효율이 $8.15 \mu\text{molCO}_2\cdot\text{mmolH}_2\text{O}^{-1}$ 의 값을 나타내어 울릉도 산마늘의 $6.84 \mu\text{molCO}_2\cdot\text{mmolH}_2\text{O}^{-1}$ 보다 높았으나, 20°C 에서는 울릉도 산마늘의 수분이용효율이 더 높은 값을 보였다. 오대산 산마늘은

온도가 $20\sim 25^\circ\text{C}$ 일 때 수분이용효율이 거의 차이가 없었으나 울릉도 산마늘은 온도가 올라갈수록 직선적으로 감소하는 경향을 보였다.

수분이용효율이 가장 낮은 값을 보인 35°C 에서는 오대산 산마늘이 $1.62 \mu\text{molCO}_2\cdot\text{mmolH}_2\text{O}^{-1}$, 울릉도 산마늘이 $1.94 \mu\text{molCO}_2\cdot\text{mmolH}_2\text{O}^{-1}$ 의 값을 나타냈다. 이 결과를 통해 오대산과 울릉도 산마늘은 온도가 증가 할수록 순광합성속도는 감소하고, 수분소비량이 빠르게 증가하여 수분이용효율의 감소를 가져왔다는 것을 알 수 있었다.

온도변화에 따른 대기중 이산화탄소 농도에 대한 엽육세포간극의 CO_2 농도(Ci/Ca)는 오대산과 울릉도 산마늘 모두 온도가 20°C 일 때 가장 높은 값을 보였으며, 오대산 산마늘이 $0.68\sim 0.76$, 울릉도 산마늘은 $0.68\sim 0.77$ 의 범위를 나타내어 온도변화로 인한 차이는 크지 않았다.

결 론

오대산과 울릉도 산마늘의 광합성 반응을 측정된 결과 오대산 산마늘의 광보상점은 $4.2 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 울릉도 산마늘의 $5.2 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 보다 다소 낮게 측정되었으며, 오대산과 울릉도 산마늘 모두 약 $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 에서 광포화가 일어났고, 최대 광합성 능력은 오대산 산마늘이 $14.3 \mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 나타나 울릉도 산마늘의 $13.9 \mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 보다 높게 나타났다. 오대산과 울릉도 산마늘의 순광합성속도가 가장 높은 온도는 25°C 로 나타났으며, 30°C 이상의 고온에서는 울릉도산마늘의 순광합성속도가 더 높은 것을 알 수 있었다. 이는 오대산 산마늘이 울릉도 산마늘과 비교해 온도가 $30\sim 35^\circ\text{C}$ 일 때 기공전도도와 기공증산속도가 크게 감소하여 순광합성속도에 제한적인 인자로 작용하였으며, 오대산 산마늘이 울릉도 산마늘 보다 서늘한 환경조건에서 생육시켜야 함을 알 수 있었다.

감사의 글

본 연구는 농진청 산채류 산지농법 실용화 연구비 지원에 의해 수행되었으며, 이에 감사드립니다.

인용문헌

김태균, 김승희, 강석연, 정기경, 최돈하, 박용복, 류종훈, 한형미. 2000. 동맥경화유발 토끼와 형질전환 마우스에서 산마늘 추출

- 물의 항동맥경화 효과. 생약학회지. 31(2): 149-156.
- 권기원, 김길남, 조민석. 2009. 광도변화에 따른 산마늘, 곰취, 곤달비의 생리적 반응. 한국임학회지. 98(1): 106-114.
- 산림청 국립산림품종관리센터. 2009. 한국 산림자원식물 특성 연구(1). 피디코리아. 충주. pp. 1-36.
- 산림청. 2008. 임산물생산통계.
- 이창복. 2003. 원색 대한식물도감. 향문사, 서울. pp. 910.
- 정진철, 옥현충, 허온숙, 김충국, 김승열, 김원배. 2005. 산마늘의 식품 성분과 수확 후 생리적 특성. 한국원예학회. 23(2): 164-169.
- 조민석, 김길남, 박관수, 이수원. 2010. 시비처리에 따른 산마늘, 곰취, 곤달비의 생리적 반응. 생물환경조절학회지. 19(2): 97-108.
- 최상태, 이준탁, 박우철. 1993. 야생 산마늘의 생육 환경과 영양평가. 한국농화학학회지. 36(6): 502-509.
- 함승시, 최승필, 최형택, 이득식. 2004. 산마늘 추출물의 항돌연변이원성 및 세포독성 효과. 한국식품저장유통학회지. 11(2): 221-226.
- Larcher, W. 1995. Physiological Plant Ecology. Springer-Verlag., Berlin. 506pp.
- Caemmerer, S. and Farquhar, G.D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*. 353: 376-387.
- Kim, P. G. and E. J. Lee. 2001a. Ecophysiology of photosynthesis 1: Effects of light intensity and intercellular CO₂ pressure on photosynthesis. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology*. 3(2), 126-133.
- Kim, P. G. and E. J. Lee. 2001b. Ecophysiology of photosynthesis 2: Adaptation of the photosynthetic apparatus to changing environment. *Korean Journal of Agricultural and Forest Meteorology*. 3(3), 171-176.
- Kume, A. and Ino, Y. 1993. Comparison of ecophysiological response to heavy snow in two varieties of *Acuba japonica* with different areas of distribution. *Ecological Reserch*. 8: 111-121.
- Evans, J. R. 1987. The dependence of quantum yield on wavelength and growth irradiance. *Australian Journal of Plant Physiology*. 14, 69-79.
- Wilmotte, A. and Moore, P. D. 1973. Adaptation to light intensity in *Silene alba* and *S. dioica*. *Oikos* 24, 458-464.

(Received December 11, 2010; Accepted December 21, 2010)