

기공 메커니즘에 대한 CO₂의 역할은 무엇인가?¹

이준상^{2*}

What are the Possible Roles of CO₂ on Stomatal Mechanism?¹

Joon Sang Lee^{2*}

요 약

CO₂는 기공 메커니즘에 어떤 영향을 주는가? 햇빛에 의해 유도된 기공 열림에서 독립적인 CO₂의 효과를 분리해서 본다는 것은 어려운 일이기 때문에, CO₂에 의한 기공 열림 메커니즘은 아직 명확하게 밝혀지지 않은 실정이다. 기공은 또한 CO₂ 농도에 따라 다르게 반응 할 수 있다. 기공 열림과 닫힘의 식물의 생체적인 리듬도 관여하므로, CO₂의 반응에 대한 해석은 많은 요소들을 고려해야 한다. 세포간극 내강 (C_i)의 감소된 CO₂에서는 기공을 열린다는 것이 일반적으로 정해진 사실이다. 기공 열림의 정도를 결정하는 것은 삼투 물질이고, CO₂가 삼투 물질의 수송에 영향을 준다고 가정하는 것이 CO₂가 기공 메커니즘에 영향을 주는 유일한 방법이다. 그러나 CO₂가 어떻게 공변세포 내의 삼투물질 농도에 영향을 주는지 그 메커니즘은 불분명하다. 지금까지, CO₂는 공변세포의 삼투퍼텐셜을 증가시키는 이온과 유기물이 어떻게 공변세포 막을 통한 수송 메커니즘이 이루어지는지는 알려진 것이 없다. 따라서 이 연구에서는 CO₂에 의한 삼투물질들의 공변세포 막 투과성에 대해 초점을 두었다. 이를 일정한 농도의 CO₂에 노출할 때 CO₂-관련된 반응들이 나타난다. 빛에 의한 기공 열림의 가설은 K⁺, Cl⁻, 슈크로스 그리고 말산²를 포함하는 공변세포 내 삼투물질 농도의 증가에 있다. CO₂가 H⁺를 세포 밖으로 방출하는 것을 나타내는 막의 과분극 (hyperpolarization)을 유도했다는 보고가 있다. 이는 CO₂가 막 투과성에 관련된 첫 번째 증거이다. 온전한 앞에서 CO₂는 빛에 의해 유도된 막의 과분극보다 3~4 배까지 공변세포의 막 과분극을 유도했다. 이러한 결과들은 CO₂가 막 투과성에 영향을 주는 인지질 이중층과 수송단백질의 물리적인 특성에 변화를 초래한다는 것을 의미한다.

주요어: 공변세포, 막수송, 신호전달

ABSTRACT

How does CO₂ affect on the stomatal mechanism? The mechanism of stomatal opening by CO₂ is not clear as it is difficult to see CO₂ effect on light-induced stomatal opening. Furthermore, stomata may react differently according to the concentration of CO₂. The significance of the possible endogenous rhythms must consider to understand on CO₂-related response. It is clear that CO₂ has an effect on the accumulation of osmotic materials which determines the degree of stomatal apertures because it is known that stomata open in the condition of the reduced CO₂ concentration. However, it is not fully understood how CO₂ leads to the stomatal opening. It has been thought that CO₂ can not affect on the ion fluxes which determines the increase of osmotic potential in

1 접수 2015년 10월 20일, 수정 (1차: 2016년 1월 18일), 게재확정 2016년 1월 19일

Received 20 October 2015; Revised (1st: 18 January 2016); Accepted 19 January 2016

2 충북대학교 생물교육학과 Dept. of Biology Education, Chungbuk National Univ., Cheongju, 28644, Korea

* 교신저자 Corresponding author: Tel: +82-43-261-2730, Fax: +82-43-260-3361, E-mail: jslee0318@Chungbuk.ac.kr

guard cells. However, in this study, the changes of guard cell membrane permeability by CO₂ have been focused on. There are many reports that CO₂ related reactions are dominant when the leaf is exposed to certain amount of CO₂. The hypothesis of the stomatal opening by light is based on the increase of osmotic materials in guard cells including K⁺, Cl⁻, sucrose and malate²⁻. It was reported that CO₂ induced a big hyperpolarization indicating that H⁺ was extruded to the cell outside. It was also found that CO₂ caused guard cell membrane hyperpolarization in the intact leaf up to 3 or 4 times higher than that of light induced membrane hyperpolarization. These results represent that CO₂ can affect on the change of physical characteristics which affects on the change of the membrane permeability.

KEY WORDS: GUARD CELL, MEMBRANE TRANSPORT, SIGNAL TRANSDUCTION

연구 결과

CO₂ 농도의 감소는 기공이 열리는 생화학적 신호전달의 초기 반응이다. 식물이 빛을 받으면, 광합성 활성이 증가해서 세포간극 내강 속의 CO₂를 사용하여 유기물로 고정한다. 이로 인해, 세포간극 내강 속에 감소된 CO₂는 확산을 통해 대기로부터 공급받는다. 광합성적 CO₂ 고정이 증가할수록 세포간극 내강 속의 양은 CO₂의 감소하고, 더 많은 CO₂를 고정하기 위해 기공이 열린다는 것이 CO₂와 관련하여 밝혀진 CO₂-유도 기공 열림에 대한 정보의 전부에 가깝다. 이미 빛에 의한 기공 열림 메커니즘은 청색광 수용체들이 잇달아 발견되면서 빛에 의한 기공 열림과 앱시스산 (Abscisic acid)에 의한 기공 닫힘 메커니즘도 자세히 밝혀진 상태이다 (Taiz and Ziger, 2010).

CO₂에 의한 신호전달경로가 아직 밝혀지지 않았지만, 기공 메커니즘과 관련하여 가장 중요한 핵심적인 요소들은 팽압을 조절하는 삼투물질로, K⁺, Ca²⁺, Cl⁻, 말산²⁻ 그리고 슈크로스 등이 포함된다. 기공의 열림과 닫힘 반응은 이들 삼투물질들의 이동 경로에 의해서 결정된다고 볼 수 있다. 따라서 지난 20~30년은 이온 수송에 대한 연구가 주로 공변세포 막을 이용하며 이에 대한 연구는 아직도 진행 중이다. 이로 인해 원형질막의 수송 시스템에 대한 많은 비밀들이 밝혀지고 있다. 채널 연구는 범의발전에 의해 1개의 이온통로에 흐르는 pA (pico ampere)수준의 전류를 측정할 수 있게 되어 많은 이온 채널들이 발견되었으며, 이와 더불어 막 수송단백질에 대한 연구도 커다란 발전이 이루어졌다. 많은 무기물과 유기물, 심지어 펩티드와 색소들을 수송하는 단백질 (ATP-결합 카세트; ABC)과 펩티드 운반체들에 대한 정보도 이미 밝혀진 상태이다.

공변세포 막으로 슈크로스를 포함한 특정 이온이나 유기물 수송의 증가는 기공 열림을 유도한다. 세포간극 내강의

CO₂ 농도 변화는 CO₂-연관 기공반응에 첫 번째 신호로 작용할 수 있다. 지구상의 생명체는 태양에너지로부터 파생된 에너지에 의존하며 살아간다. 광합성은 태양에너지를 수확할 수 있는 가장 중요한 생물학적 반응 중의 하나이다. 고등 식물에서 광합성이 가장 활발한 조직은 잎의 엽육세포이다. 책상유조직의 엽록체는 광-수확안테나 복합체라는 특수한 구조를 가지고 있는 약 20~40개의 많은 엽록체들이 있다. 광합성의 명반응은 태양에너지를 포획하여 물을 산화시키며, 그 결과 산소가 방출되며 캘빈 회로에서 CO₂고정을 위한 ATP와 NADPH를 합성한다. 기공의 핵심적인 역할은 광합성을 최대화하는 동시에 증산작용을 최소화하는 것이다. 육상식물의 광합성과 증산작용은 길항적인 경쟁 관계에 있다. 식물은 대기의 건조로 인해 항상 수분스트레스의 위험에 노출되어 있다. 수분스트레스에 대한 식물의 방어 시스템은 기공크기의 조절을 통해 광합성량과 증산량을 결정한다. 햇빛이 비치는 화창한 아침에, 식물이 물의 공급을 충분히 받고 있으면 광합성이 활발하게 일어나며, 이로 인해 CO₂ 확산에 대한 기공저항이 감소되어 기공이 크게 열린다. 동시에 증산작용에 의한 수분 손실이 증가하지만, 식물의 가장 중요한 역할은 포도당을 합성하는 것으로, 수분이 충분히 공급되면 기공이 열리는 것이 식물의 생존에 유리하다. 광합성 활성이 증가하면 CO₂는 소비가 촉진되어 CO₂ 세포간극 내강의 CO₂ 농도는 감소하게 되어 기공이 열릴 것이다.

기공 열림은 분명하게 K⁺, Cl⁻, 말산²⁻ 그리고 슈크로스 등이 공변세포로의 유입을 통해 삼투압이 증가했기 때문이다. 그러나 CO₂가 삼투압의 증가와 관련한 주요 삼투조절이온들의 수송에 어떻게 관여하는지는 아직까지 밝혀지지 않았다. 지금까지 알고 있는 것은 세포간극 내강 속의 CO₂ 농도가 낮아지면 기공 열림을 유도한다는 것이다 (Flexas *et al.*, 2012; Singh *et al.*, 2013; Singsaas *et al.*, 2004). 세포간극 내강 속의 CO₂ 농도가 감소하면 기공은 열리고

슈크로스과 같은 광합성 산물의 생성을 증가하기 위해 더 많은 CO₂를 필요로 한다. CO₂의 대기 농도 (C_a)는 현재 약 0.04%이며 이는 C_i 보다는 높은 농도이다. C_i 감소는 동화율의 증가를 나타낸다. 빛에 의한 기공 열림 메커니즘은 주요 삼투 물질이 K⁺과 슈크로스에 의한 삼투압의 증가인 것으로 밝혀지고 있지만, 이에 대한 논쟁도 치열하다. K⁺과 관련된 실험은 인위적으로 잎의 표피세포를 분리해서 K⁺을 처리 한 후의 결과이며, 슈크로스는 공변세포 내에 있는 엽록체의 활성으로 인해 기공이 열리는 데 필요한 삼투물질인 슈크로스를 충분히 만들 수 있는지는 아직도 논쟁 중이다. 환경의 변화에 대한 신호 감지와 기공이 열리는 데 필요한 모든 삼투물질이 공변세포에서 이루어진다고 보고 있다 (Melis and Zeiger, 1982; Taiz and Zeiger, 2010). 그러나 기공은 광합성을 최대화하고 수분스트레스에 대한 저항 메커니즘을 발달시키는 방향으로 진화 해 왔다. 기공의 가장 중요한 역할은 광합성이다. 그리고 광합성이 가장 활발하게 일어나서 대부분의 광합성 산물을 생성하고 식물의 다른 수용부인 줄기나 뿌리에 슈크로스를 공급하는 곳은 엽육세포이다. 따라서 기공 열림에 대한 환경적인 신호의 감지와 삼투물질들이 엽육세포의 기여가 분명히 있어야 한다고 보고 있다 (Kim and Lee, 2007; Lee and Bowling, 1992; Outlaw, 1989). 공변세포 내에 있는 엽록체는 루비스코의 활성 및 기타 광합성 활성이 엽육세포의 엽록체와 다르다고 발표하였다 (Outlaw, 1989).

광-의존 기공 열림의 신호전달체계의 시작은 원형질막의 H⁺-ATPase의 활성이며 이로 인해 세포벽으로 H⁺를 방출하는 것이다. 빛에 의해 반응하는 기공의 첫 번째 반응은 세포벽에서 관찰되는 산성화이다. 세포질의 막퍼텐셜 (membrane potential)은 -200~-100 mV 사이에 있다. 이 과정에서, 세포벽으로 H⁺의 수송은 공변세포 세포질의 막퍼텐셜은 -10~-20 mV 증가한 과분극 (hyperpolarization)이 일어난다 (Lee and Bowling, 1993a). 약알칼리성에 가까운 세포질과는 달리 세포벽은 pH 5.5~6.5에서 원형질막의 H⁺-ATPase의 활성으로 인해 H⁺ 방출은 pH를 pH 5.5~6.5로 낮아진다. 세포벽으로 H⁺의 수송은 많은 삼투물질 이온 및 유기물 수송에 신호로 작용하는 것으로 알려졌다. 초기 기공 열림 반응에서 필수적인 공변세포벽의 산성화가 낮은 CO₂ 농도에서도 일어나는지는 밝혀지지 않았다. 지금까지는 CO₂와 H⁺-ATPase 활성과의 관계는 알려진바 없다. CO₂는 기체로 실험적인 상황에서 직접 처리하는 것은 매우 어려운 과정이다. 그렇다면 낮은 CO₂ 농도에서 유도된 기공 열림이나 높은 CO₂ 농도에서의 기공 닫힘은 어떻게 일어나는 것일까? CO₂에 의한 기공 메커니즘은 엽육세포의 역할을 고려해 봐야 한다. 기공 열림 메커니즘에 대한 관점은 두 가지로 나눌 수 있다. 첫 번째는 공변세포가 환경적인 신호를 모두 감지하며 아울

러 기공이 열리는 데 필요한 모든 삼투물질들을 공변세포 내에서 자족할 수 있다는 것이다. 이 경우에는 공변세포 내의 엽록체가 완벽하게 광합성을 수행하여 기공 열림에 필요한 모든 삼투 물질을 공급할 수 있다고 보는 것이다. 그러나 공변세포 엽록체가 엽육세포의 엽록체와 똑 같은 광합성 활성을 가지는지는 의문이다. 닭의장풀의 공변세포 내 엽록체의 수는 약 10~12개이며 엽육세포에는 약 40개 정도의 엽록체가 있으며, 이들의 크기, 모양, 루비스코의 활성은 다른 것으로 알려졌다 (Kim and Lee, 2007; Lee and Bowling, 1992, 1993a, 1993b, 1995; Lee *et al.*, 1996; Lee, 2010, 2013). Lee (2010)는 빛에 의한 기공 열림에 엽육세포가 관여되었다고 발표했다 (Lee and Bowling, 1992, 1993a, 1993b, 1995; Lee, 2010). Lee와 Bowling (1993a)은 기공 크기에 대한 CO₂-관련된 기공 열림은 공변세포 막의 투과성에 영향을 준다고 발표하였다.

생물학적 막과 인지질 이중층 인공적인 막에서 O₂, CO₂, H₂O와 같은 비극성이거나 극성이 약한 분자는 막 투과성이 같으나, 전기적인 전하를 띤 물질의 경우의 투과성은 매우 다르다. 하지만, 세포 영양이나 대사와 관련된 물질들의 대부분은 직접적으로 인지질 이중층을 통과하는 것이 아니라 막단백질의 도움에 의해 수송된다. 이 수송 단백질은 세 그룹으로 나눌 수 있다: 채널, 운반체 그리고 펌프이다. 1차 능동 수송의 대표적인 예는 H⁺-ATPase와 Ca²⁺-ATPase로 같은 에너지인 ATP를 사용하여 H⁺와 Ca²⁺를 펌프한다. 2차 능동은 H⁺와 더불어 다른 한 물질을 수송하는 데, 이때, 에너지로 양성자 기울기를 사용한다.

C_a는 식물의 발달, 계절적인 발달과 더불어 광합성과 식물의 성장에 영향을 준다. 이와 같이, CO₂의 증가는 기공 형태의 발생과정에도 영향을 줄 수 있다 (Kim, 2012). 지난 50년 동안에 CO₂농도는 80 ppm까지 증가했다. 이 시기에 C₃와 C₄식물 모두에서 기공밀도나 기공지수는 감소하였지만, 기공의 크기는 증가했다. C₃와 C₄식물의 형태학적 특성도 크게 차이가 났다 (Kim, 2012).

기공 열림 동안에 주요 삼투 물질들은 채널, 운반체 또는 ATPase-관련 수송 단백질들을 통해 공변세포로 수송되거나 방출된다. 청색광에 의한 기공 열림의 신호전달체계가 밝혀졌다 (Kuiper, 1964; Hsiao *et al.*, 1973; Ogawa *et al.*, 1978; Morison, 1987; Zeiger, 1983; Lin, 2000; Kinoshita *et al.*, 2003). 청색광 수용체에 의한 분자생물학적 기공 메커니즘에 대한 연구가 최근 크게 발전하였으나, 적색광과 CO₂ 수용체에 대한 발견은 보고되지 않았다. 적색광에 대한 수용체는 아마도 피토크롬이 관여할 것으로 추측되나, 기체인 CO₂에 대해서는 연구가 전무하다 (Zeiger and Taiz, 2010). 엽육세포가 광합성의 동화작용의 주된 세포인 것은 명백하다. 엽육세포에서 일어나는 전체 광합성 과정은

CO₂-연관 기공 열림을 유도할 수 있다. 말산²⁻과 아스파르트산은 C₄ 광합성적 탄소환원 회로의 첫 번째 안정된 생성물이다. 지난 수십 년 동안 C_i는 광-유도 기공 열림에서 중요한 신호전달자인지 아니면 C_j가 기공 메커니즘에 어떤 역할을 하는지는 중요한 주제였다 (Jarvis and Morison, 1981). C₄ 식물에서는 C_i/C_a의 표준 비율은 C₃식물보다 낮다. Ramos와 Hall (1982, 1983)은 C₄ 광합성적 경로가 C_i에 의한 기공 열림에 매우 큰 민감도를 가진다고 발표하였다. 그러나 높은 습도와 중간 광도에서는 C₃와 C₄초본식물의 기공은 CO₂에 대한 비슷한 기공크기 반응을 보였다, 이는 두 식물 그룹 사이에 CO₂감수성은 유전적으로 큰 차이가 없다는 것을 나타낸다 (Morison and Gifford, 1983). *Eucalyptus*, *Commelina*와 *Triticum* 잎의 기공 컨덕턴스 (stomatal conductance)는 C_i의 큰 변화가 일반적으로 일어나는 낮은 광도 (0-250 $\mu\text{mole m}^{-2}\text{s}^{-1}$)에서 민감하다. 높은 광도 (250-2,000 $\mu\text{mole m}^{-2}\text{s}^{-1}$)에서, 기공 컨덕턴스는 CO₂에 더 큰 민감성을 보여주었으나, 이 광도에서 C_i는 정상적인 C_a에서 광도를 증가해도 감소하지 않았다. CO₂를 처리하자 퍼텐셜 차이 (potential difference; PD)는 *T. virginiana*에서는 -10~-15 mV, *C. communis* L.에서는 -42 mV 과분극을 보였다. 과분극의 포화는 지연 시간이 없이 1~6초 내에 일어났다. PD에 대한 CO₂의 효과는 빛에 의한 반응보다 훨씬 더 크고 빠르게 일어났다.

카르보닐시아니드-엠-클로로페닐히드라존 (carbonylcyaniide-m-chlorophenylhydrazon; CCCP)는 순환적 인산화의 억제 효과가 크다.

CCCP를 침투시킨 잎 디스크에 CO₂를 처리하자 약 -25 mV의 급격한 과분극이 일어났다 (Lee and Bowling, 1993a). NaN₃의 정확한 작용 부위는 알려지지 않았지만, 명반응을 억제하는 것으로 발표되었다 (Spanswick, 1973). 위 결과들로부터, CO₂에 의한 기공 메커니즘의 조절은 전체적인 광합성 과정이 관여된 것이 아니라, 원형질막의 투과성에 영향을 주는 것으로 추측된다. CO₂의 농도 변화는 공변세포막의 수송단백질에 의한 삼투물질인 이온 및 슈크로스의 수송 등의 변화를 초래하는 것 같다. 결국 CO₂에 의한 기공 메커니즘의 조절은 공변세포의 팽압에 영향을 주는 삼투물질의 수송에 대한 막 투과성의 변화로 인해 일어나는 것으로 생각된다.

감사의 글

이 논문은 2014년도 충북대학교 학술연구지원사업의 연구비 지원에 의하여 연구되었음.

REFERENCES

- Flexas, J., Barbou, M.M., Brendel, O., Cabrera, H.M., Carriqui, M. and A. Diaz-Espejo(2012) Mesophyll diffusion conductance to CO₂. *Plant Sci.* 194:70-84.
- Hsiao, T.C., Allaway, W.G. and L.T. Evans(1973) Action spectra for guard cell Rb²⁺uptake and stomatal opening in *Vicia faba*. *Plant Physiol.* 51:82-88.
- Jarvis, P.G. and J.I.L. Morison(1981) The control of transpiration and photosynthesis by the stomata. In: Jarvis, P.G., T.A. Mansfield(eds), *Stomatal physiology*, Cambridge University Press, England, pp. 247-279.
- Kim, C.Y.(2012) Stomatal responses of C₃ and C₄ cyperus species (Cyperaceae) in Korea to elevated CO₂ concentration. M.S.D. Thesis, Sungshin Women's University, Seoul, 357pp.
- Kim, D.J., J.S. Lee(2007) Current theories for mechanism of stomatal opening. *J. Plant Biol.* 50: 523-526.
- Kinoshita, T., Emi, T., Tominaga, M., Sakamoto, K., Shigenaga, A., Doi, M. and K. Shimazaki(2003) Blue-light and phosphorylation-dependent binding of a 14-3-3 protein to phototropins in stomatal guard cells of broad bean. *Plant Physiol.* 133: 1453-1463.
- Kuiper, P.J.C.(1964) Dependence upon wavelength of stomatal movement in epidermal tissue of *Senecioodoris*. *Plant Physiol.* 39: 952-955.
- Lee, J.S., D.J.F. Bowling(1992) Effect of the mesophyll on stomatal opening in *Commelina communis*. *J. Exp. Bot.* 43: 951-957.
- Lee, J.S., D.J.F. Bowling(1993a) The effect of a mesophyll factor on the swelling of guard cell protoplasts of *Commelina communis* L. *J. Plant Physiol.* 142: 203-207.
- Lee, J.S., D.J.F. Bowling(1993b) Influence of the mesophyll on the change of electrical potential difference of guard cells induced by red light and CO₂ in *Commelina communis* L. and *Tradescantia virginiana* L. *J. Plant Biol.* 36: 383-389.
- Lee, J.S., D.J.F. Bowling (1995) Influence of the mesophyll on stomatal opening. *Australian J. Plant Physiol.* 22: 357-363.
- Lee, Y., Choi, Y.B., Suh, S., Lee, J.S., Assmann, S.M., Joe, C.O., Kelleher, J.F. and R.C. Crain(1996) Abscisic acid-induced phosphoinositide turn over in guard cell protoplasts of *Vicia faba*. *Plant Physiol.* 110: 987-996.
- Lee, J.S.(2010) Stomatal opening mechanism of CAM plants. *J. Plant Biol.* 53: 19-23.
- Lee, J.S. (2013) Do really close stomata by soil drying ABA produced in the roots and transported in transpiration stream? *American J. Plant Sci.* 4: 169-173.
- Lin, C.(2000) Plant blue-light receptors. *Trends. Plant Sci.* 5: 337-342.

- Melis, A. and E. Zeiger(1982) Modulation of guard cell photophosphorylation by CO₂. *Plant Physiol.* 69: 642-647.
- Morison, J.I.L. and R.M. Gifford(1983) Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity. *Plant Physiol.* 71: 789-796.
- Morison, J.I.L.(1987) Intercellular concentration and stomatal response to CO₂. *Proceeding of the 1st Symposium on Stomatal function*, Stanford, California, pp. 229-251.
- Ogawa, T., Ishikawa, K., Shimada, K. and K. Shibata(1978) Synergistic action of red and blue light and action spectra for malate formation in guard cells of *Vicia faba* L. *Planta* 142: 61-65.
- Outlaw, W.(1989) Critical examination of the quantitative evidence for and against CO₂ fixation by guard cells. *Physiologia Plantarum* 77: 275-281.
- Ramos, C. and A.E. Hall(1982) Relationships between leaf conductance, intercellular CO₂ partial pressure and CO₂ uptake rate in two C₃ and C₄ plant species. *Photosynthetica* 16: 343-355.
- Ramos, C. and A.E. Hall(1983) Effects of photofluorescence rate and intercellular partial pressure on leaf conductance and CO₂ uptake rate in *Capsicum* and *Amaranthus*. *Photosynthetica* 17: 34-42.
- Singh, S.K., Badgular, G., Reddy, V.R., Fleisher, D.H. and J. A. Bounce(2013) Carbon dioxide diffusion across stomata and mesophyll and photo-biochemical processes as affected by growth CO₂ and phosphorus nutrition in cotton. *J. Plant Physiol.* 170: 801-813.
- Singsaas, E.L., Ort, D.R., E. and H. Delucia(2004) Elevated CO₂ effects on mesophyll conductance and its consequences for interpreting photosynthetic physiology. *Plant Cell Environ.* 27: 41-50.
- Spanswick, R.M.(1973) Evidence for an electrogenic ion pump in *Nitella translucens*. *Biochim. Biophys. Acta* 289: 387-398.
- Zeiger E.(1983) The biology of stomatal guard cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 34: 441-475.
- Zeiger, E. and L. Taiz(2010) *Plant physiology*(5nd ed.). Sinauer Associates Inc., Sunderland, 881pp.