

ORIGINAL ARTICLE

식물에 따른 공변세포의 형태적 특징과 개념화

이준상* · 박찬희

충북대학교 생물교육과

Morphological Characteristics and Conceptualization of Guard Cells in Different Plants

Joon-Sang Lee*, Chan-Hee Park

The Department of Biology Education, Chungbuk National University, Cheongju 28644, Korea

Abstract

The walls of guard cells have many specialized features. Guard cells are present in the leaves of bryophytes, ferns, and almost all vascular plants. However, they exhibit considerable morphological diversities. There are two types of guard cells: the first type is found in a few monocots, such as palms and corn, and the other is found in most dicots, many monocots, mosses, ferns, and gymnosperms. In corns, guard cells have a characteristic dumbbell shape with bulbous ends. Most dicot and monocot species have kidney-shaped guard cells that have an elliptical contour with a pore at its center. Although subsidiary cells are common in species with kidney-shaped stomata, they are almost always absent in most of the other plants. In this study, there were many different stomatal features that were associated with kidney-shaped guard cells, but not dumbbell shaped guard cells, which are present in most grasses, such as cereals. Each plant investigated exhibited different characteristic features and most of these plants had kidney-shaped guard cells. However, the guard cells of *Chamaesyce supina* Mold, were often more rectangular than kidney-shaped. In contrast, *Sedum sarmentosum* guard cells were of the sink ensiform type and in *Trifolium repens*, the guard cells exhibited a more rhombic shape. Therefore, kidney-shaped guard cells could be divided into a number of subtypes that need to be investigated further.

Key words : Guard cells, Stomata, Subsidiary cells, Phylogeny

1. 서론

공변세포는 모든 고등식물에서 볼 수 있고 선대류 같은 하등식물에도 존재하며, 크기는 비교적 작으나 종류에 따라 형태적 특징이 매우 다양하다. 보통 길이는 10~80 μm , 넓이는 수 μm ~50 μm 에 이른다. 기공 연구에 가장 많이 사용되는 식물들은 닭의장풀

(*Commelina communis* L.)과 잠두(*Vicia faba*)이다. 위 두 종을 가지고 주로 기공 생리학을 연구 해 왔으며 기공의 열림과 닫힘에 대한 생리적인 메카니즘은 밝혀졌지만, 논쟁의 여지가 남아있다(Kim and Lee, 2007). 닭의장풀(*Commelina communis* L.)의 공변세포는 길이 48 μm , 넓이 12 μm 이고, 잠두(*Vicia faba*)는 길이 46 μm , 넓이 13 μm 으로 광학현미경으로 관찰

Received 9 August, 2016; Revised 5 September, 2016;
Accepted 19 September, 2016

*Corresponding author : Joon-Sang Lee, The Department of Biology Education, Chungbuk National University, Cheongju 28644, Korea
Phone : +82-43-261-2730
E-mail : jslee0318@chungbuk.ac.kr

The Korean Environmental Sciences Society. All rights reserved.
© This is an Open-Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

할 수 있다. 기공은 대부분 잎의 윗면(abaxial, upper side)과 아랫면(abaxial, lower side)에 모두 분포하지만 밀도는 아랫면이 높다. 공변세포의 가장 큰 특징은 공변세포벽의 구조이다. 이들 세포벽의 일부는 두꺼워서 일반적인 표피세포(약 1 μm ~2 μm)와는 달리 5 μm 가 넘는 경우가 많다. 콩팥모양의 공변세포는 바깥쪽의 세포벽(표피세포와 접촉하고 있는 벽)은 얇고 안쪽의 세포벽은 두껍다. 이와 같은 구조는 공변세포의 팽압이 증가할 때 압력은 세포벽이 얇은 바깥쪽으로 작용하여 공변세포의 가운데 부분이 오목한 모양으로 열리게 된다. 이때 방사형으로 배열된 셀룰로오스 마이크로피브릴도 기공을 열리게 하는 데 역학적 힘을 제공한다. 공변세포가 물을 흡수하여 팽창할 때, 미세섬유는 길이방향으로 늘어나지 않으므로 세포는 직경이 커지는 대신 넓이가 증가한다. 두 공변세포의 끝은 서로 붙어있으므로 팽창하면 바깥쪽으로 굽어져서 안쪽에 기공이 열리게 된다(Kim and Lee, 2007).

식물과 대기 사이에 끊임없이 일어나는 수분과 이산화탄소의 교환은 기공을 통해 이루어진다. 식물의 생존에 필요한 중심적인 생리현상은 광합성과 증산작용이다. 기공은 잎과 대기사이의 CO₂와 수분 교환의 95%를 맡고 있어서, 기공이 직·간접적으로 식물의 증산량과 광합성 활성을 조절한다고 볼 수 있다(Lee and Bowling, 1995). 식물에서 관찰되는 가장 흔한 스트레스는 수분스트레스이다. 식물이 진화하여 육상생활을 하게 되었을 때, 고사의 위험이 가장 큰 문제였다. 방수효과가 있는 큐티클층의 형성이 이 문제를 해결해 주었다. 대기에 노출된 식물체 표면을 덮는 큐티클층은 수분 손실을 막는 효과적인 층으로 식물이 건조되는 것을 막는다. 그러나 수분 손실을 완전히 차단하면 광합성, 호흡 및 증산에 필요한 O₂, CO₂, H₂O의 교환도 불가능해진다. 이런 딜레마는 기공의 진화와 발달로 해결할 수 있게 되었다. 밤에는 광합성이 일어나지 않으므로 잎에서 CO₂ 요구가 기공을 작게 열거나 닫아서 수분손실을 줄이고, 햇빛이 비치는 아침에 수분 공급이 충분하면 광합성을 극대화하기 위해 잎 내의 CO₂ 요구가 증가하고 CO₂ 확산에 대한 기공의 저항은 감소한다. 증산작용은 뿌리로부터 물과 무기물을 흡수할 수 있는 장력의 기울기차를 생성하여 생장에 중요하다. 공변세포의 형태는 다양한데, 고등식물

에서는 2 가지로 나눌 수 있다. 잔디 같은 초본류의 단자엽식물에서 볼 수 있는 것과 쌍자엽식물에서 발견되는 것이다. 단자엽식물의 공변세포는 끝이 공모양의 아령형으로, 기공은 아령의 두 손잡이 사이에 길고 가느다란 구멍을 가진다. 닭의장풀에서는 기공의 개폐 조절을 위해 공변세포와 접하고 있는 부세포에 둘러싸여 있지만 대부분의 식물에서 부세포는 발견되지 않는다(Fig. 1, 2). 현재까지 피자식물문의 쌍자엽식물과 단자엽식물의 기공 형태를 크게 콩팥형과 아령형으로 나누어서 분류해 왔으나, 본 연구에서 많은 단자엽식물이 콩팥 형태를 보이는 것을 관찰하였다. 따라서 기존의 단자엽식물과 쌍자엽식물의 기공 형태에 대한 일반적인 이해의 한계를 살펴보고 기공 모양의 형태적 특성의 개념화를 시도하였다.

2. 재료 및 방법

2.1. 기공 관찰

실험 재료는 충북대학교 캠퍼스, 청주의 들 그리고 산에서 채취하여 사용하였다. 실험재료로는 국화아강에 속하는 개망초(*Erigeron annuus* (L.) Pers.), 쥐똥나무(*Ligustrum obtusifolium* Siebold & Zucc), 코레우스(*Solenostemon scutellarioides*)를 사용하였다. 조록나무아강의 돌나물(*Sedum sarmentosum*), 장미아강의 박태기나무(*Cercis chinensis*), 애기땅빈대(*Chamaesyce supina* Mold)와 크로바(*Trifolium repens*), 석죽아강의 쪽(*Persicaria tinctoria*)과 쇠비름(*Portulaca oleracea* L.)이 사용되었다. 실험재료들이 시들지 않게 야외에서 채취한 후 물에 젖은 상태에서 실험실로 가져온 후 표피를 벗겼다. 표피를 벗기기 위해서 종이여과지위에 슬라이드글라스를 놓고 면도날로 잎 뒷면에 살짝 일직선으로 누른 후 두 개의 핀셋을 이용하여 엽육세포와 표피를 분리하였다(Lee and Bowling, 1992). 표피를 분리할 때 엽육세포가 손상되지 않도록 표피를 벗길 때 엽육세포와 표피를 90° 각도를 유지하여 표피의 손상을 최소화 하였다. 벗긴 표피를 플라스틱 petri-dish로 옮긴 후 가장 잘 벗겨진 샘플을 카메라를 장착한 현미경(Olympus)을 이용하여 400 또는 1,000배로 확대하여 찍었다. 닭의장풀을 실험재료로 가장 많이 사용하는 이유는 세 가지이다.

첫 번째로 표피가 잘 벗겨진다. 두 번째로 기공이 커서 관찰이 용이하다. 세 번째는 대부분의 기공생리학 연구가 닭의장풀로 이루어졌기 때문에 실험 결과의 비교가 편리하다. 그러나, 대부분의 식물에서는 표피가 잘 벗겨지지 않으며 표피가 분리될 때 표피 손상이 일어나는 것이 일반적이다. 표피를 엽육세포와 분리한다는 것은 동물의 피부를 벗겨내는 것과 같이 식물에서는 커다란 스트레스이며 온전한 *in tact* 상태에서의 생리학적 실험은 쉽지 않다. 따라서 많은 식물의 기공 관찰에 어려움이 있었으며 기공 사진이 선명하지 못한 것이 아쉬운 점이였다.

3. 결과 및 고찰

초기 피자식물의 연구에서는 기공의 모양은 크게 두 가지로 분류되었다(Fig. 1). 쌍자엽식물은 콩팥모양이며 단자엽식물은 아령모양으로 이해되었다. Fig. 1의 다른 특징적인 결과는 콩팥모양에서는 부세포가 없으나 아령모양에서는 부세포가 있다.

Fig. 2는 쌍자엽식물에서 공변세포와 공변세포를 둘러싸고 있는 부세포의 배열에 따른 기공의 유형으로 나눈 것이다. 부세포는 기공의 생리적 연구에 가장 많이 사용되는 닭의장풀(*Commelina communis* L.)에서 뚜렷하게 구별 된다(Fig. 3). Fig. 2에서 설명하고 있는 부세포는 정의가 애매하다. Fig. 3에서 닭의장풀

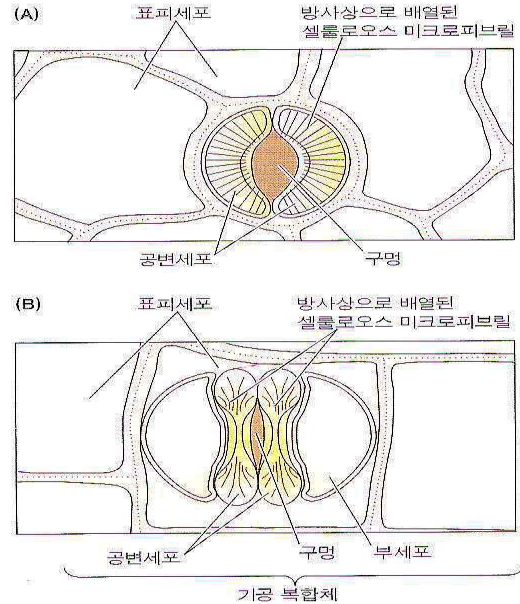


Fig. 1. The radial alignment of the cellulose microfibrils in guard cells and epidermal cells of a kidney-shaped stoma (A) and a grass-like stoma (B) (Meidner and Mansfield, 1968).

은 부세포의 형태학적 특징이 뚜렷하게 나타났지만 자주달개비(*Tradescantia virginiana*)는 부세포가 없다. 부세포는 파생형질로 볼 수 있으며 대부분의 식물에는 존재하지 않는다(Fig. 4~13, Fig. 15).

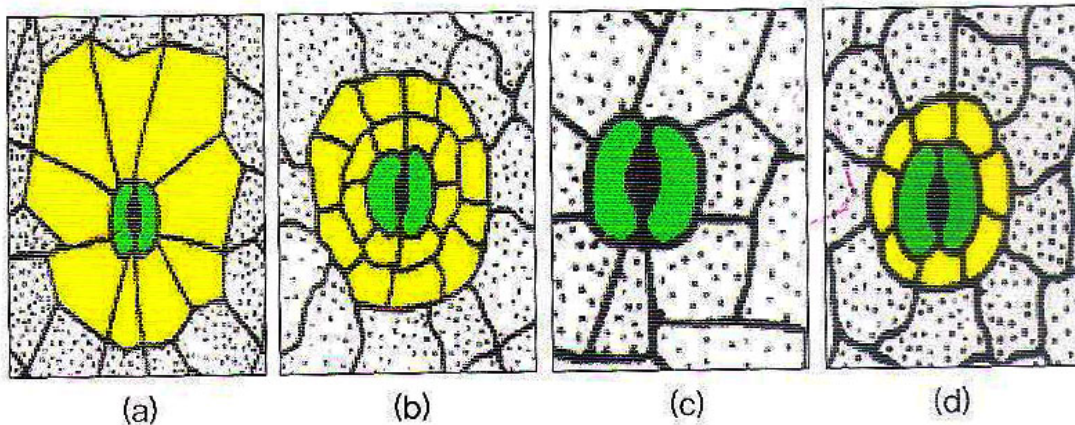


Fig. 2. The types of stomata according to the arrangement of the subsidiary cells that surround guard cells of dicotyledon (Park et al., 2006).

닭의장풀의 가장 큰 특징은 다른 식물에서 볼 수 없는 부세포의 뚜렷한 파생형질이다(Fig. 3). 기공의 형질을 비교하는 두 번째의 특징은 부세포이다. 그러나 부세포와 표피세포의 분류는 쉽지 않은 과정이다. 대부분의 식물은 공변세포와 표피세포로 이루어져 있다. 부세포는 체관의 동반세포처럼 공변세포의 기공 조절에 관여하는 것으로 생각된다. 그러나 많은 식물에서 부세포가 없는 것은 기공 열림의 조절에 부세포

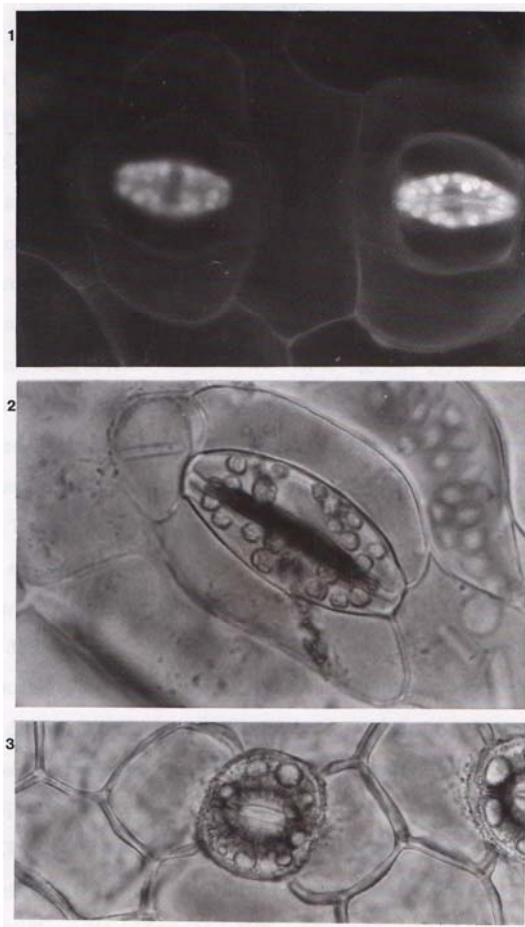


Fig. 3. A micrograph of the stomata of *Commelina communis* taken under the fluorescent microscope to highlight the chlo in the guard cells(x315). 2, A micrograph of the stomata of *Commelina communis*(x315). 3, A micrograph of the stomata of *Tradescantia virginiana* showing no chloroplasts in guard cells(x315) (Lee, 2012).

의 역할이 분명하게 밝혀지지 않았기 때문이다. 대부분의 공변세포는 엽록체를 가지므로 표피세포와 뚜렷이 구별된다. 그러나 부세포는 엽록체를 가지지 않으므로 표피세포와의 구별이 쉽지 않다. 공변세포와 표피세포의 가장 큰 차이점은 엽록체의 유무이지만 또한 표피세포가 일반적으로 크다. 부세포와 표피세포의 구분은 공변세포와의 관계, 크기 또는 형태적 특징에 의해 구분될 수 있다. 닭의장풀은 단자엽식물이나 공변세포는 콩팥형이다. 따라서 콩팥형과 아령형의 일반적인 분류는 단자엽식물과 쌍자엽식물을 분류하는데 적용할 수가 없었다.

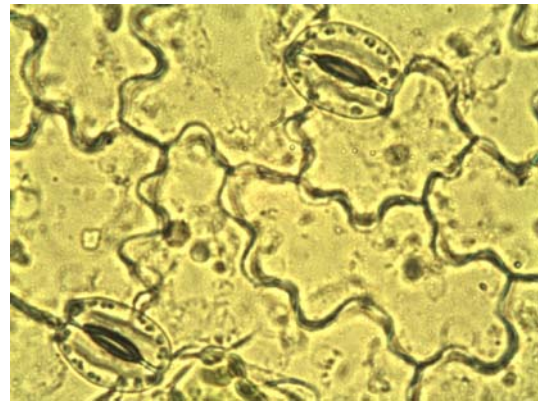


Fig. 4. A micrograph of the stomata of *Erigeron annuus* (L.) PERS(x1000).

국화아강은 콩팥모양으로 부세포가 없으며 공변세포에 엽록체가 뚜렷이 구별된다. 최근에 분자분류학적 결과를 토대로 분계분석하여 작성한 피자식물계통 그룹(angiosperm phylogeny group: APG)의 분류체계가 활발하게 연구되고 있다. APG의 분류체계는 기존의 분류체계 중, 속, 과, 목, 강, 문, 계란 개념을 뛰어넘어 그룹(group)으로 분류하였다. APG 분류체계에서 기존의 식물을 진정쌍자엽군과 단자엽군으로 나누었으며 진정쌍자엽군에는 장미군과 국화군을 제외하고는 하등 또는 고등 피자식물군으로 나누었으며 단자엽군은 비닭의장풀군과 닭의장풀군으로 나누었다 (Lee, 2002; Park et al., 2006). APG분류체계에서는 오와과아강의 철쭉나무목, 장미아강의 감탕나무목, 층층나무목과 미나리아재비목을 장미군으로 편입

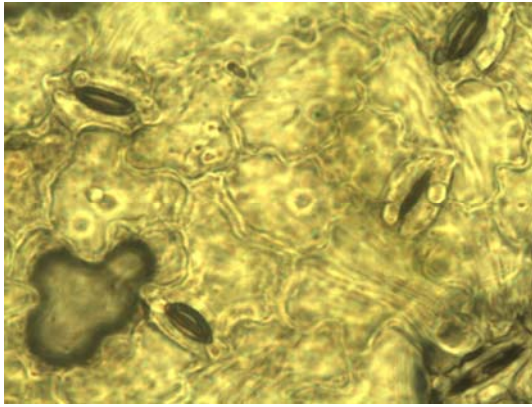


Fig. 5. A micrograph of the stomata of *Ligustrum obtusifolium* Siebold & Zucc(x1,000).

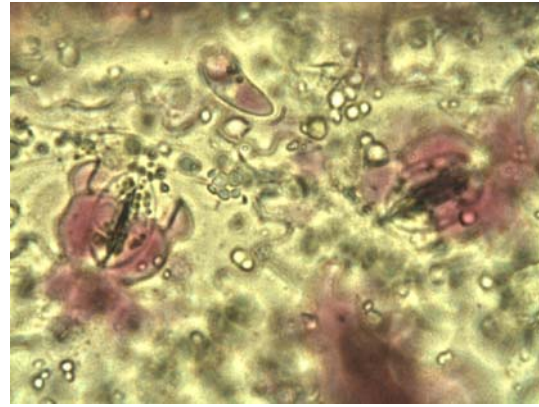


Fig. 6. A micrograph of the stomata of *Solenostemon scutellarioides*(x1,000).

시켰다. 개망초는 부세포를 가지고 있지 않다.

쥐똥나무는 현삼목의 국화아강이다. 쥐똥나무는 부세포가 없으며 콩팥모양의 공변세포로 개망초와 쥐똥나무의 공변세포는 형태적 특성이 유사하다. 쥐똥나무나 개망초는 닭의장풀과는 달리 표피가 잘 벗겨지지 않아서 뚜렷한 차이를 설명하기는 쉽지 않다. 같은 계급에 있는 식물들의 형질적 특성은 유사한 것으로 추측된다. 형태적 특징이 완벽하게 똑같은 경우는 많지 않은 것으로 사료되며 국화아강의 쥐똥나무의 공변세포는 콩팥형이지만 공변세포가 약간 길쭉한 형질적 특성인 장타원형에 속한다.

콜레우스(Coleus)는 인도네시아 자바섬이 자생지

인 열대식물로 자생지에서는 여러해살이 식물이지만 온대지방인 우리나라에서는 한해살이 식물로 취급한다. 콜레우스는 국화아강의 통화식물목 꿀풀과로 콩팥형으로 분류될 수 있다.

돌나물은 장미아강으로 다육식물이다. 다육식물은 고온 건조한 사막 생문군계에서 일반적으로 관찰되는 식물이다. 대부분의 다육식물이 석죽아강으로 분류되었는데, Cronquist는 장미아강으로 분류하였다(Lee, 2002). Fig. 7에서 보듯이 수분 증산을 막기 위해 공변세포가 함몰되어 있다. 돌나물의 공변세포도 엽록체가 뚜렷하게 관찰되며 아울러 표피세포와 모양이 다른 부세포가 공변세포를 둘러싸고 있다. 돌나물의

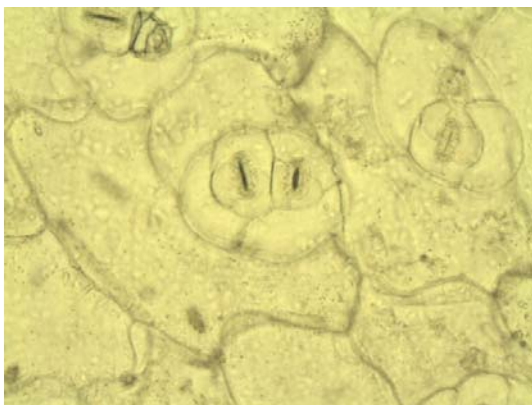


Fig. 7. A micrograph of the stomata of *Sedum sarmentosum* (x400).

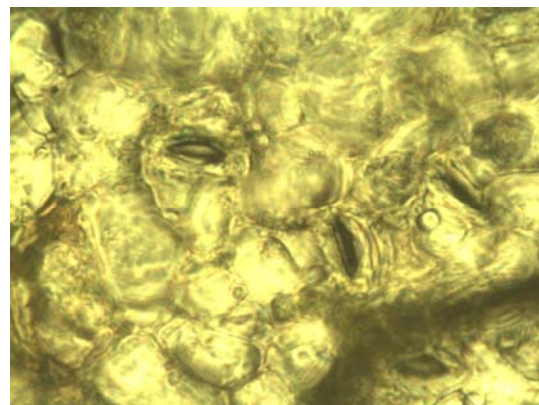


Fig. 8. A micrograph of the stomata of *Cercis chinensis* (x 1000).

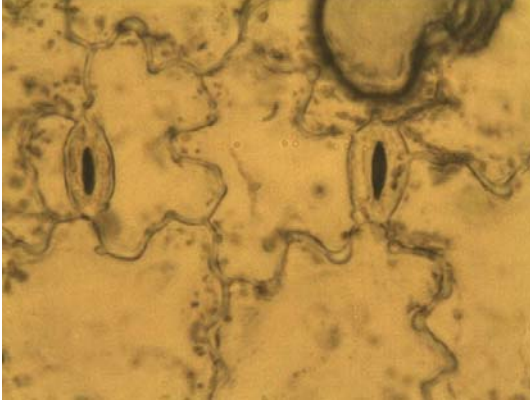


Fig. 9. A micrograph of the stomata of *Chamaesyce supina* MOLD(x1,000).

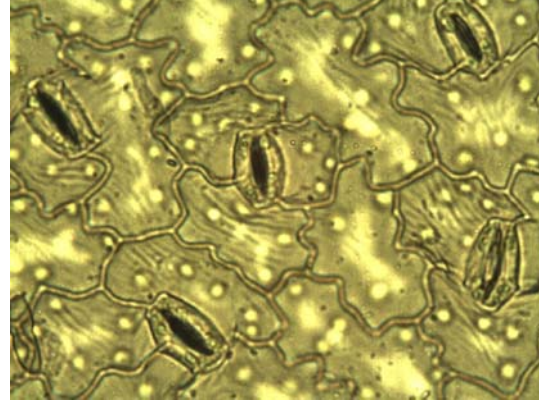


Fig. 10. A micrograph of the stomata of *Trifolium repens* (x1,000).

공변세포를 둘러싸는 세포는 일반적인 표피세포와 크기와 배열이 선명하게 다르다. 공변세포의 형질은 쌍자엽식물의 콩팥모양에 포함될 수 있다고 볼 수 있으나 기공의 크기와 공변세포 모양이 수분 소실을 최소한으로 하는 방향으로 진화되어 입술형태에 가깝다.

박태기나무는 식물 종수가 가장 많은 콩과에 속한다. Cronquist 분류체계 따르면 콩과는 장미아강으로 콩팥모양이며 부세포가 없다. 박태기나무는 표피를 벗기는 데 쉽지 않으며, 표피에 엽육세포가 붙어 있어서 사진이 선명하지 못하다. 공변세포를 둘러싼 표피세포의 배열 유형이 보이질 않는다. 공변세포를 둘러싸고 있는 표피세포의 배열이 종에 따라 다양함을 알

수 있다. 공변세포의 모양은 관찰한 기공들에서 차이가 거의 없는 콩팥형을 띄고 있다. 이들은 또한 공통적으로 부세포를 가지고 있지 못한 것이 기공 연구에 가장 많이 사용되는 대표적인 식물인 닭의장풀과 구별된다.

애기땅빈대는 대극과의 한해살이풀로 쌍떡잎식물강의 장미아강의 대극목에 속한다. 박태기나무는 본 실험에서 관찰한 두 개의 장미아강에 속하는 식물종이다. 애기땅빈대도 콩과에 속하는 박태기나무처럼 표피를 벗기는 데 어려움이 있었다. 기공의 모양은 애기땅빈대와 박태기나무가 길쭉한 공변세포를 가지고 있어 기공의 형질상태에 따라 다르게 분류할 수 있다는



Fig. 11. A micrograph of the stomata of *Persicaria tinctoria* (x1,000).

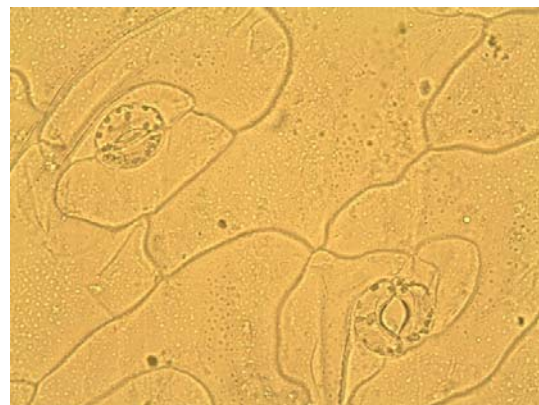


Fig. 12. A micrograph of the stomata of *Portulaca oleracea* L.(x400).

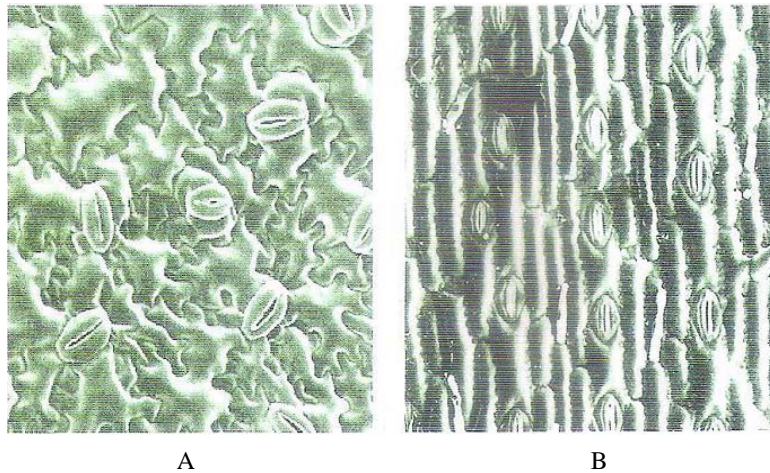


Fig. 13. A micrograph of the stomata of *Vigna sinensis* (A) A micrograph of the stomata of *Zea mays* (B) (Lee, 2012).

중요한 근거가 된 종이다. 애기땅빈대(*Chamaesyce supina* MOLD)의 공변세포는 크기는 콩팥형에 속하지만 섬세하게 정의하면 장타원형에 가깝다고 할 수 있다.

장미아강, 장미목 콩과의 여러해살이풀인 크로바는 공변세포가 앞서 관찰한 장미아강의 애기땅빈대와 박태기나무와는 달리 공변세포의 너비가 비교적 얇고 길쭉한 편이다. 크로바의 공변세포 모양은 각이진 사방형(rhombic type)이라 불리는 것이 더 명확한 것 같다.

마디풀목은 Cronquist 분류에 의하면 석죽아강에 속한다, 마디풀목에는 마디풀과 하나만 존재하는 것으로 알려져 있다(Lee, 2002). 석죽아강은 석죽아목과 마디풀목으로 나누어진다. 쪽의 공변세포에는 엽록체가 약 10여개 있는 것으로 보인다. 공변세포는 콩팥모양이다.

Cronquist 분류체계에 따르면 쇠비름과는 쌍떡잎식물강의 석죽아강에 속한다. 석죽아강에는 석죽목에 선인장과, 명아주과, 비름과, 석죽과 등이 포함되며, 석죽아강의 마디풀목에는 마디풀과만 있다(Lee, 2002). 공변세포의 모양이 비교적 크며 선명하여 공변세포 내에 녹색의 엽록체들이 보인다. 공변세포를 둘러싸는 표피세포가 비교적 다른 표피세포와 달리 작아서 구별된다. Fig. 12에는 기공이 활짝 열린 공변세포가

있으며 이 열린 기공의 크기는 공변세포 크기와 비슷하다. 닭의장풀의 기공이 활짝 열릴 때의 기공의 크기는 약 18 μm에 달한다(Lee and Bowling, 1992).

Fig. 13의 A의 동부는 명확한 콩팥모양이며 부세포를 보이지 않으며 B의 옥수수는 아령형을 보이고 있다. 아령형인 옥수에서도 부세포를 찾아볼 수 없다.

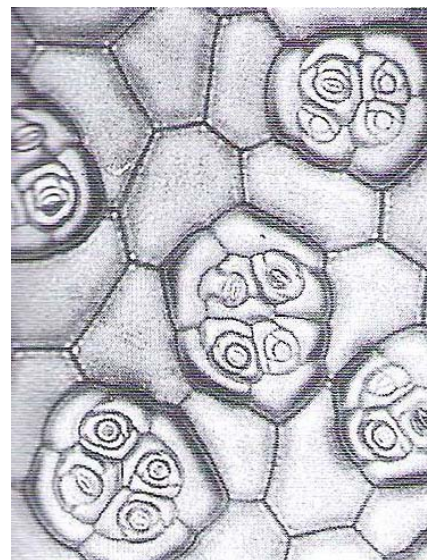


Fig. 14. A micrograph of the stomata of *Bengonia semper-florense* (Lee, 2012).



Fig. 15. A micrograph of the stomata of *Allium cepa* (x100) (Lee, 2012).

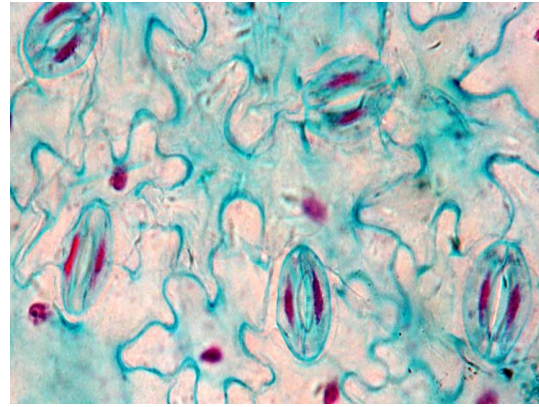


Fig. 16. A micrograph of the stomata of *Vicia faba* L. (x233) (Lee, 2012).

Fig. 14의 사철베고니아도 공변세포는 콩팥모양을 보이고 있으나, 기공이 밀집되어 있으며 부세포가 뚜렷이 구별된다.

쌍자엽식물과 외떡잎에서 콩팥모양의 공변세포가 가장 일반적인 형태이다. 콩팥형과 아령형의 공변세포에서 부세포는 존재하지 않는 경우가 매우 흔하다. 기공 연구에 가장 많이 사용되는 실험재료는 닭의장풀아강의 닭의장풀과 장미아강의 콩과에 속하는 잠두이다(Fig. 16).

4. 결론

단자엽식물과 쌍자엽식물의 기공 형태에 대한 일반적인 이해의 한계를 살펴보고, 기공 모양의 형태적 특성의 개념화를 시도하기 위한 결과는 다음과 같다.

첫 번째로, 기공의 분류는 닭의장풀과 같이 기공복합체(공변세포 + 부세포 + 말단세포)로 구성되어 있는지, 아니면 공변세포와 부세포로 이루어지는지(돌나물과 사철베고니아), 그리고 마지막으로 대부분의 식물에서 관찰할 수 있듯이 부세포가 없는 것으로 분류할 수 있다. 실제로 기공복합체인 공변세포, 부세포 그리고 말단세포를 가지는 경우는 본 실험에서는 닭의장풀에서만 유일하였다.

두 번째로, 공변세포의 형태는 기존의 콩팥형과 아령형에서 좀 더 세분화하면 콩팥형(개망초, 콜레우스, 쇠비름, 박태기나무, 양파, 사철베고니아, 동부), 장타

원형(귀퉁나무, 잠두와 애기땅빈대), 잎술형(돌나물), 사방형(크로바), 반달형(자주달개비) 그리고 아령형(옥수수)으로 분류할 수 있었다.

세 번째로 공변세포 내에 엽록체의 유무에 따른 분류가 있다. 대부분의 식물은 공변세포에 엽록체를 가지나, 공변세포에 엽록체가 없는 식물은 자주달개비, 양파 그리고 펠라고니움속(*Pelagonium zonale*. cv. *chlesia* Gem.) 식물 세 종류가 알려졌다. 생리학적으로 공변세포 내의 엽록체가 기공이 열리는 데 필요한 모든 삼투물질을 공급한다고 주장하는 이론과 엽육세포가 삼투물질 공급에 관여한다는 이론으로 논쟁의 여지가 남아 있으므로 공변세포 내 엽록체가 없는 데도 불구하고 빛을 받으면 기공이 열리고 암실에서는 기공이 닫히는 식물의 존재는 기공메카니즘의 논쟁을 종식시키는 데 매우 중요하다.

지난 수 백 년 동안 외부 형태적 특징은 물론이고 화학, 해부학, 발생학, 생태학, 고식물학 등이 식물의 계통분류체계를 수립하는 연구에 활용되어 왔다. 따라서 분류체계에 많은 변화가 있을 것으로 기대하지만, 일반적으로 상·하위 분류군을 막론하고 크게 달라진 것이 없다. 그 이유는 식물의 계통 경로를 현시점에서 완벽하게 해명할 수가 없고, 또 다른 이유는 전형 질적 유연관계에 의해서 작성된 분류체계가 계통발생을 기초로 작성된 분류체계와 대체로 일치하기 때문이다.

REFERENCES

- Kim, D. J., Lee, J. S., 2007, Current theories for mechanism of stomatal opening, *J. Plant Biol.*, 50, 523-526.
- Kuiper, P. J. C., 1964, Dependence upon wavelength of stomatal movement in epidermal tissue of *Senecio odoris*, *Plant Physiol.*, 39, 952-955.
- Lee, G. B., 2012, *Plant morphology*, Life Sci., 387.
- Lee, J. S., Bowling, D. J. F., 1995, Influence of the mesophyll on stomatal opening, *Aust. J. Plant Physiol.*, 22, 357-363.
- Lee, J. S., 2010, Stomatal opening mechanism of CAM plants, *J. Plant Bio.*, 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.
- Lee, J. S., Bowling, D. J. F., 1992, Effect of the mesophyll on stomatal opening in *Commelina communis*, *J. Exp. Bot.*, 43, 951-957.
- Lee, J. S., Bowling, D. J. F., 1993a, 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, *Kor. J. Bio.*, 36, 383-389.
- Lee, J. S., Bowling, D. J. F., 1993b, 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., Bowling, D. J. F., 1995, Influence of the mesophyll on stomatal opening, *Australian J. Plant Physiol.*, 22, 357-363.
- Lee, Y. S., 2002, *Plant systematics*, Usung, 575.
- Meidner, H., Mansfield, T. A., 1968, *Physiology of stomata*, McGraw Hill, 179.
- Park, H. D., Park, J. H., Park, S. J., Jung, B. G., 2006, *Plant systematics*, World Sci., 280.
- Taiz, L., Zeiger, E., 2010, *Plant physiology*, Sinauer Associates Inc, 812.