

## Misconceptions and Truths of Morphological Characteristics in Plant Stomata

Dae Jae Kim and Joon Sang Lee\*

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

Received February 6, 2017 / Revised February 15, 2017 / Accepted February 22, 2017

The walls of guard cells have many different specialized features. Guard cells are present in leaves of bryophytes, ferns and almost all of the vascular plants. Guard cells show considerable morphological diversities. It is understood that the stomata show two types in terms of morphological characterizations of guard cells. The first type is only found in a few monocots including Poaceae and Cyperaceae. In rice and corn, guard cells have the morphological characteristics of dumbbell shape. The morphological characteristics of dumbbell shape always have subsidiary cells. The other type is found in every dicots and many monocots and they are kidney-shaped guard cells. The plants of kidney-shaped guard cells rarely have subsidiary cells except *Commelina communis* L. Therefore, it could be concluded that two types of the morphological characteristics of guard cells cannot divide according to monocots or dicots. Every plants in which stomatal characteristic features were all different, most of them belong to kidney-shaped guard cells. However in case of *Sedum sarmentosum*, guard cells were shown to be long and narrow lips type. In *Tradescantia virginiana*, the shape of guard cells could be called perfectly to half-moon type. Therefore, it could be concluded that kidney-shaped types are all different in some way, but dumbbell-shaped types are almost constant.

**Key words** : *Commelina communis* L., guard cells, stomata, subsidiary cells, terminal cells

### 기공의 형태적 특성

식물의 생존에 필요한 가장 핵심적인 생리현상은 광합성과 증산작용이다. 기공은 잎과 대기 사이의 CO<sub>2</sub>와 수분 교환의 95%를 맡고 있어서, 기공은 식물의 증산량과 광합성 활성에 매우 중요한 역할을 한다. 기공(stoma)은 그리스어로 입(mouth), 즉 구멍(pore)을 의미하며, 기공복합체(stomatal complex)는 공변세포와 부세포를 합친 개념이다. 공변세포는 모든 고등식물에서 볼 수 있으며, 선대류 같은 하등식물에도 존재한다. 보통 길이는 10~80 μm, 넓이는 수 μm~50 μm에 이른다. 기공연구에 많이 사용되는 닭의장풀(*Commelina communis* L.)의 공변세포는 길이 48 μm, 넓이 12 μm이고, 잠두(*Vicia faba*)는 길이 46 μm, 넓이 13 μm로 광학현미경으로 관찰할 수 있다. 기공은 대부분 잎의 윗면(adaxial, upper side)과 아랫면(abaxial, lower side)에 모두 분포하지만 밀도는 아랫면이 높다[15]. 공변세포의 가장 큰 특징은 공변세포벽의 구조이다. 이들 세포벽의 일부분은 두꺼워서 일반적인 표피세포(약 1 μm~2 μm)와는 달리 5 μm가 넘는 경우가 많다. 콩팥형의 공변세포는 바깥쪽의 세포벽(표피세포와 접촉하고 있는 벽)은 얇

고 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 마이크로피브릴(cellulose-microfibril)도 기공을 열리게 하는 데 역학적인 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[8, 14]. 식물과 대기 사이에 끊임없이 일어나는 수분과 이산화탄소의 교환은 기공을 통해 이루어진다. 식물은 서식하는 데에 있어서 가장 흔한 스트레스는 수분스트레스이다. 식물의 조상은 녹조(green algae)로, 오늘날의 콜레오카에테과(coleochaetophyceae)가 식물의 조상으로 추측된다[28]. 식물이 진화하여 육상 생활을 하게 되었을 때, 고사의 위험이 가장 큰 문제였다. 방수 효과가 있는 큐티클 층의 형성이 이 문제를 해결해 주었다. 대기에 노출된 식물체 표면을 덮는 큐티클 층은 수분 손실을 막는 효과적인 층으로 식물이 건조되는 것을 막는다. 그러나 수분 손실을 완전히 차단하면 광합성, 호흡 및 증산에 필요한 O<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O의 교환도 불가능해진다. 식물은 이런 딜레마를 기공 개폐의 조절로 해결하였다. 밤에는 광합성이 일어나지 않으므로 잎에서 CO<sub>2</sub>의 요구가 없어 기공을 작게 열거나 닫아서 수분손실을 줄이고, 햇빛이 비치는 아침에 수분 공급이 충분하면 광합성을 극대화하기 위해 잎 내의 CO<sub>2</sub> 요구가 증가하고 CO<sub>2</sub> 확산에 대한 기공의 저항은 감소한다[11]. 예외적으로, 선인장(Cactaceae), 난(Orchidaceae), 파인애플(*Ananas co-*

#### \*Corresponding author

Tel : +82-43-261-3360, Fax : +82-43-260-3361

E-mail : [jslee0318@chungbuk.ac.kr](mailto:jslee0318@chungbuk.ac.kr)

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.

mosus)과 용설란(*Agave spp.*)처럼 열대사막과 같이 햇빛이 매우 강하고 건조한 지대에 서식하는 식물들(CAM)은 낮에는 기공을 닫고 시원한 밤에 기공이 열린다[1, 10, 25]. 따라서 CAM 식물에서의 기공개폐 메커니즘은 다르다.

C<sub>3</sub>와 C<sub>4</sub> 식물에서 기공개폐 메커니즘은 빛에 의한 신호 전달 경로를 통해 이루어지므로, CAM 식물에 적용할 수 없다. 즉, 포토트로핀(phototropin), 크립토크롬(cryptochrome), 그리고 제아크산틴(zeaxanthin)과 같은 광 흡수 색소가 기공 열림을 유도할 수 없다. 잎 내부의 CO<sub>2</sub> 농도의 변화는 기공 메커니즘에 영향을 미칠 수 있지만 CO<sub>2</sub> 농도에 따른 기공개폐 메커니즘은 아직 밝혀지지 않았다. CAM 식물에서 기공의 야간 반응에 대한 가장 가능한 이론은 광주기적인 24시간 리듬이다. 식물의 생체적 리듬에 관여하는 것으로 알려진 광 흡수 색소들인 피토크롬, 크립토크롬 그리고 광계 II의 광수확엽록소a/b결합단백질을 암호화하는 LHCb 패밀리(family)의 유전자 발현이 기공의 개폐를 조절하는 것으로 추측된다[24].

공변세포의 형태는 다양한데, 고등식물에서는 크게 2 가지로 분류되어 왔다. 옥수수와 같은 일부 제한된 단자엽식물에서 볼 수 있는 것과 모든 쌍자엽식물과 많은 단자엽식물에서 관찰할 수 있는 것이다. 옥수수의 공변세포는 끝이 공 모양을 한 아령형으로, 기공은 아령의 두 손잡이 사이에 길고 가느다란 구멍을 가진다. 아령형의 공변세포는 일반적으로 부세포에 둘러싸여 있다. 모든 쌍자엽식물과 많은 단자엽식물에서 관찰할 수 있는 공변세포는 콩팥형이다[17].

기공은 식물의 생존에 필수적인 진화적 파생형질이다. 수생 식물인 조류에는 기공이 없다. 선캄브리아 시기에 조류가 번성하였고 그 이후 5억 년 전 캄브리아기에 육상식물이 출현하였다[28]. 그 이후 조류의 세포벽에서는 볼 수 없는 파생물질들인 왁스(wax), 큐티클(cuticle), 슈베린(suberin), 리그닌(lignin), 실리카(silica)와 다양한 구조단백질이 수분스트레스를 피하기 위한 형질로 생성되었다.

식물 잎의 표피층 변화는 수분스트레스로부터 식물을 보호할 수 있는 중요한 진화적 결과이다. 표피층의 변화는 육상식물의 수분스트레스를 감소시켰다. 따라서 식물은 표피층을 통한 수분 손실은 무시할 수 있을 정도로 진화되어 갔다. 이끼와

솔이끼를 포함하는 선대류는 기공이 있지만 항상 열려있다.

Fig. 1의 A는 쇠비름이고, B는 돌나물이며 C는 크로바이다. 이들 쌍자엽식물들의 공변세포는 모두 콩팥형에 속한다. 쇠비름의 공변세포는 가장 전형적인 콩팥형으로 공변세포의 모양이 비교적 크며 뚜렷하다. 돌나물은 장미아강으로 다육식물이다. 다육식물은 고온 건조한 사막 생물군계에서 일반적으로 관찰되는 식물이다. 돌나물의 공변세포도 엽록체가 뚜렷하게 관찰되며, 다른 쌍자엽식물에서 관찰된 것과 같이 부세포가 없다. 공변세포의 형질은 콩팥형에 포함될 수 있다고 볼 수 있으나 기공의 크기와 공변세포 모양이 가늘고 매우 긴 입술(구순)형에 가깝다. 장미아강, 장미목 콩과의 여러해살이풀인 크로바의 공변세포 모양은 각이 진 사방형(rhombic type)이다 [16]. Fig. 5는 자주달개비(*Tradescantia virginiana*)의 기공 사진으로 공변세포는 완벽하게 반달형으로 콩팥형과는 뚜렷하게 분류된다. 따라서 대부분의 단자엽식물과 거의 모든 쌍자엽식물에서 관찰되는 공변세포의 콩팥형은 식물에 따라 그 모양이 다르다고 볼 수 있다.

닭의장풀(*Commelina communis* L.)은 Cronquist의 분류에 따르면 단자엽식물강, 닭의장풀아강, 닭의장풀과이다. 닭의장풀은 완전한 기공복합체((공변세포(guard cell), 부세포(subsidiary cell), 말단세포(terminal cell))로 구성되어 있다(Fig. 2). 공변세포가 아령형인 경우는 부세포를 가지나, 말단세포는 없다. 따라서, 말단세포는 닭의장풀에서 유일하게 관찰할 수 있다.

닭의장풀은 기공개폐 메커니즘 연구에서 가장 많이 사용되는 실험재료로 표피가 엽육세포와 잘 분리되어 표피세포의 손상이 적고 표피로부터 엽육세포를 완전히 분류할 수 있는 장점이 있다. 기공의 크기는 비교적 큰 편이며, 대부분의 기공에 대한 연구가 닭의장풀로 이루어져서 실험결과의 비교와 해석이 용이하다. 공변세포와 부세포 또는 표피세포와의 가장 큰 차이점은 엽록체의 유무이다(Fig. 2). 닭의장풀 공변세포는 약 10~12 개의 엽록체를 가지고 있다. 기공을 분류하는 두 번째 특성은 부세포이다. 그러나 부세포와 표피세포의 분류 기준은 명확하지 않다. 대부분의 기공은 부세포가 없이 공변세포로만 되어있다. 표피세포와 공변세포를 분류하는 가장 큰

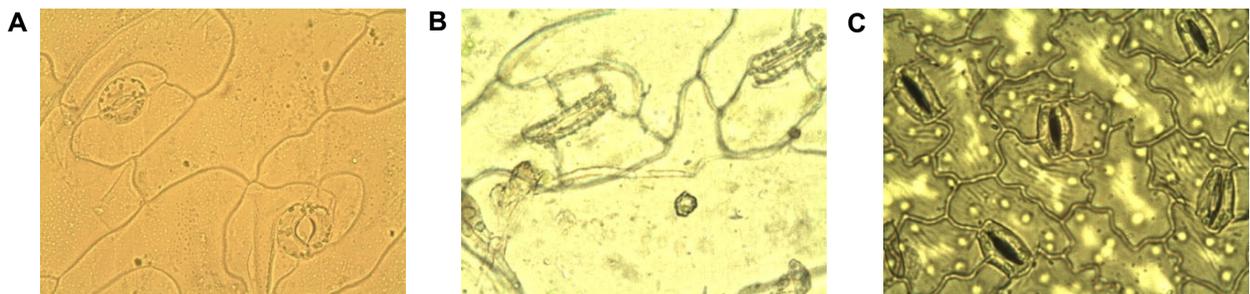


Fig. 1. Micrographs of the stomata of *Portulaca oleracea* L. (x400) (A), *Sedum sarmentosum* L. (x1,000) (B) and *Trifolium repens* L. (x1,000) (C). The guard cell of all three plants has chloroplasts [5, 16].

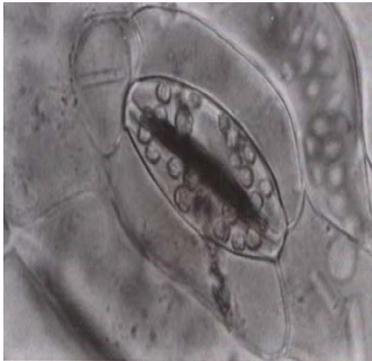


Fig. 2. A micrograph of stoma in *Commelina communis* L. (×315) [16].

차이는 엽록체의 유무이다. 일반적으로 표피세포는 엽록체가 없으며 광합성을 하지 않는다. 부세포와 표피세포는 어떻게 구분할 수 있을까? 부세포에도 엽록체가 없다. 따라서 많은 분류학자들이 표피세포를 부세포로 분류하여 부세포의 형태에 따라 식물의 분류를 시도하였다[21]. 부세포는 기공모세포로부터 유래한다. 식물의 세포분열은 부등분열을 하여 작은 기공모세포와 큰 표피세포가 뚜렷이 구분된다. 부세포와 표피세포의 가장 큰 차이점은 크기와 형태적 차이이다.

Fig. 3은 분리한 닭의장풀의 엽육세포이다. 각 엽육세포에는 약 40~60 개의 엽록체를 가지고 있어서 식물의 광합성은 잎에 있는 엽육세포에서 주로 일어난다는 것을 알 수 있다. 공변세포와 엽육세포에 존재하는 엽록체는 형태와 기능이 일치할까? 공변세포의 엽록체는 엽육세포의 엽록체보다 작으며, 탄소고정능력과 Rubisco의 활성이 낮은 것으로 밝혀졌다[18, 20].

대부분의 피자식물의 기공은 공변세포로만 되어 있다. 기공하면 기공복합체를 떠올리나 잠두처럼 공변세포로만 되어 있는 경우가 일반적이다. 닭의장풀 다음으로 기공 연구에 많이 사용되는 재료는 콩과에 속하는 잠두(*Vicia faba*)로 부세포가



Fig. 3. Isolated mesophyll cells in 0.35M sorbitol from *Commelina communis* L. All cells in this picture possess peripherally arranged chloroplasts [9].

없다. 그 외에 쌍자엽식물인 개망초(*Erigeron annuus* (L.) Pers.), 쥐똥나무(*Ligustrum obtusifolium* Siebold & Zucc.), 코레우스(*Solenostemon scutellarioides*), 박태기나무(*Cercis chinensis* Bunge), 크로바, 그리고 쪽(*Persicaria tinctoria* H.)도 부세포가 없다[16]. 콩팥형의 공변세포를 가지는 경우에는 대부분의 식물들이 부세포가 없다. 기공하면 공변세포와 부세포를 떠올리지만 사실은 부세포가 없는 공변세포가 대부분이다. 벼과와 사초과를 제외한 대부분의 식물은 부세포가 없다[3]. 부세포는 피자식물강에서 매우 제외된 식물에서 발견되는 파생형질이다. 대부분의 공변세포는 부세포가 없으므로 기공 메커니즘에서 그 역할이 명확하게 알려져 있지 않다. 그러나 부세포를 가지는 닭의장풀, 벼, 옥수수 그리고 사초과 식물에서는 기공 열림을 유도하는 데 필요한 삼투물질의 공급에 관여할 수 있을 것으로 추측된다.

단자엽식물에서 옥수수와 벼는 가장 뚜렷하게 아령형을 보이는 식물들이다. Fig. 4는 벼의 기공 사진으로 공변세포는 아령형이다. 공변세포 옆에 삼각형 형태를 보이는 세포가 부세포이다. 벼의 기공에서 볼 수 있는 다른 특징은 공변세포 위에 수분의 소실을 줄일 수 있는 돌기 및 왁스(wax)봉 등의 구조들이 발견된다는 점이다(Fig. 4B).

단자엽식물에서 또 다른 아령형은 사초과에서 관찰할 수 있다[3]. Cronquist의 분류체계에 따르면 단자엽식물강은 택사아강, 종려아강, 닭의장풀아강, 생강아강과 백합아강 인 5개의 아강으로 나누어 진다. 사초과와 벼과는 상위의 계급인 사초목, 닭의장풀아강에 속한다. 공변세포 내의 엽록체는 엽육세포의 엽록체와 그 기능, 형태 및 생리학적 대사가 같을까? 공변세포 내에 있는 엽록체는 광합성을 통해 삼투압 증가에 필요한 모든 슈크로스를 합성한다고 제안되었으나[26, 27], Lee [9]와 Outlaw 등[20]은 공변세포 내의 엽록체는 엽육세포에 있는 엽록체와 크기, 구조 그리고 광합성 활성이 다르다고 발표하였다. 자주달개비의 공변세포에는 엽록체가 없다(Fig. 5). 공변세포에 엽록체가 없는 식물은 자주달개비, 그리고 펠라고니움속(*Pelagonium zonale* cv. *chelsia* Gem.) 식물로 두 종류가 현재 알려져 있다. 공변세포 내에 엽록체가 없는 자주달개비도 빛을 받으면 기공이 열리고 암 처리 할 때에는 기공이

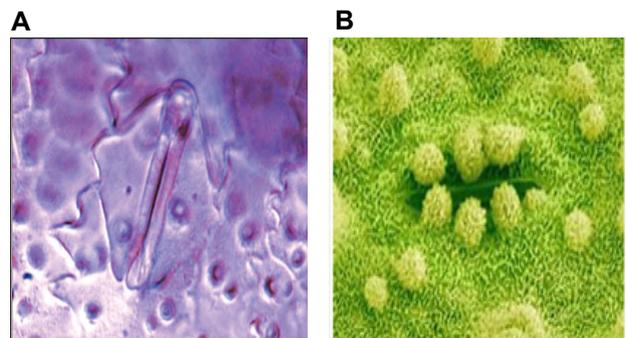


Fig. 4. Micrographs of stoma in *Oryza sativa* L. [4].

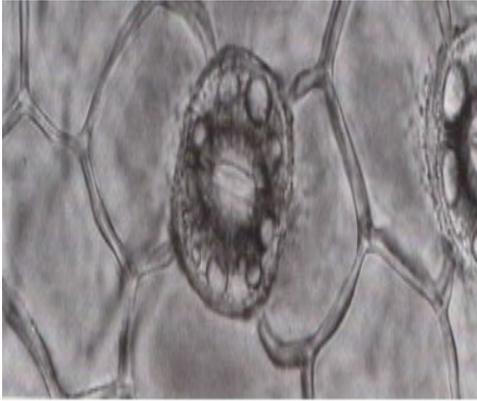


Fig. 5. A micrograph of the stomata of *Tradescantia virginiana* showing no chloroplasts in guard cells (x315)[16].

닫힌다[16]. 이는 공변세포 내에 존재하는 엽록체가 기공 개폐 메커니즘과 무관할 수 있다는 예를 보여주었다.

Fig. 5에서 볼 수 있듯이 두 개의 공변세포가 원형을 보여주고 있으며 공변세포 안에 있는 둥근 모양의 형태는 엽록체가 아니라 소포들(vesicles)로 보인다. 또한 두 개의 공변세포가 둥근 원의 형태를 이루고 있어 기존의 분류에서 기공을 아령형과 콩팥형으로 분류하였지만 자주달개비의 공변세포는 다른 형태이다. 자주달개비의 공변세포 모양은 콩팥이나 아령형보다는 반달형에 더 가깝다. 따라서 현재까지 공변세포를 형태에 따라 콩팥형과 아령형으로 크게 분류하였으나 Fig. 5와 같이 실제로는 콩팥형과 아령형의 형태적 특성을 벗어나는 공변세포들이 많다.

## 기공 열림

녹말-당 가설(starch-sugar hypothesis)은 20세기 초반 기공 생리학의 기본 개념이었다. 이 이론은 Kohl [7]에 의해 제기되었다. 즉, 식물이 빛을 받으면 광합성이 일어나 세포 내의  $\text{CO}_2$  양이 감소하여 공변세포의 pH가 높아지고, 높은 pH는 녹말 포스포릴라아제(starch-phosphorylase)를 활성화시켜 녹말을 설탕(슈크로스)으로 전환시킴으로써 공변세포의 삼투압을 증가시켜 기공이 열리게 된다는 것이다. 이와는 반대로 암 처리한 잎에서는 광합성이 일어나지 않아 세포 내에  $\text{CO}_2$ 의 양이 증가된 결과, 공변세포의 pH가 낮아지고 이로 인하여 설탕은 삼투압에 영향을 주지 못하는 녹말로 전환되어 기공을 닫게 한다고 하였다[6, 7]. Kohl의 슈크로스에 의한 기공 열림 이론은 매우 훌륭한 것이었다. 그러나, 그 당시 녹말이 설탕으로의 분해 과정은 확립되지 못했다. 즉, 녹말에서 슈크로스의 분해에는 글루칸-물-디키나아제(glucan-water dikinase), 포스포글루칸-물-디키나아제(phosphoglucan-water dikinase),  $\alpha$ -아밀라아제( $\alpha$ -amylase),  $\beta$ -아밀라아제( $\beta$ -amylase), 한계 덱스트리나아제(limit-dextrinase) 그리고 이소아밀라아제(isoamy-

lase)와 같은 다양한 효소들이 필요하다는 것은 알지 못했다. 그러나 슈크로스를 기공 열림의 주된 삼투물질로 발견한 것은 획기적인 일이었다. 녹말-당 가설은 20세기 중반까지 유효하였다. 그러나, 1940~1980년 사이에 기공생리학자들은 잎에서 표피를 분리하여 실험하는 것이 유행이었다. 그들은 온전한 잎이 아닌 분리한 표피로 실험을 하였다. 잎으로부터 표피를 분리하는 과정은 쉽지 않다. 핀셋을 이용하여 표피를 벗길 때 잎은 큰 스트레스를 받으며, 아울러 표피세포에 손상을 줄 수 있다. 많은 실험에서 분리한 표피를 페트리디쉬(petri-dish)에 배양할 때 삼투압을 유도하는 용질들을 처리하지 않으면 기공이 열리지 않았다. 때문에 인위적으로 배양액에 삼투압을 유도할 수 있는 KCl을 처리하기 시작하였고, KCl의 농도를 증가시킬 때에 기공 열림이 촉진된다는 것을 관찰하였다[19]. 그 후 기공생리학자들은 분리한 표피를 이용한 실험을 통해 기공이  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ 과  $\text{malate}^{2-}$  등의 이온들에 의해 열린다고 주장하였으며, 이는  $\text{K}^+$  채널을 비롯한 이온채널 연구로 이어졌다. 그러나 최근  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ 과  $\text{malate}^{2-}$  등도 공변세포에서 삼투압 증가의 원인이지만 슈크로스의 중요성이 다시 재조명되었다[22, 23, 29-31]. Taiz와 Zeiger (2010)는 최근 기공 운동의 일일 변화에 대한 연구에서 초기의 기공 열림(오전 8시부터 11시)은  $\text{K}^+$ 에 의해 유도되고 그 이후에는 슈크로스의 증가(오전 11시부터 오후 4시까지)에 의해 기공의 크기가 유지된다고 발표하였다. 잠두에서 오전 11시에  $18 \mu\text{m}$ 로 기공이 열렸다[24]. Lee와 Bowling [12]은 닭의장풀의 온전한 잎에 빛을 비추면 10분에는 기공크기가  $4.5 \mu\text{m}$ 에서 60분 후에는  $16 \mu\text{m}$ 로 최고치가 되었다. 닭의장풀의 경우 빛을 비추지 1시간이면 기공의 크기가 최고로 열린다는 것이다. 식물에서 기공 열림의 속도는 종에 따라 다르지만, 닭의장풀에서 10분에 닫힌 상태( $0 \mu\text{m}$ )에서  $4.5 \mu\text{m}$ 로 기공이 열렸다는 것은 기공의 반응이 매우 빠르다는 것을 의미한다[12]. Lu 등[18]은 잠두에  $^{14}\text{CO}_2$ 를 공급한 후 슈크로스 방사성을 측정하였다. 잎의 책상유조직에서는 20분에 최고의 방사성 수치( $111 \text{ GBq mol}^{-1}$ )를 나타내었다. 반면에 공변세포에서는 20분에 매우 낮은 슈크로스 방사성이 측정되었고, 40분이 지나 최고의 수치가 측정되었다. 그는 또한 엽육 세포에서 합성된 슈크로스가 공변세포로 수송된다고 발표하였다. Poffenroth 등[22]은 잠두의 기공에 적색광을 3시간 동안 비추었을 때 기공의 크기는  $6.7 \mu\text{m}$ 였으며 공변세포 당  $289 \text{ fmoles}$ 의 슈크로스 농도를 측정하였다. Poffenroth 등[22]이 실험한 내용은 기공 개폐 메커니즘을 이해하는 데 매우 중요하다. 적색광에 의한 기공 열림을 관찰한 실험은 적으며 대부분이 청색광에 의한 기공 열림으로 많은 실험들이 진행되었기 때문이다. 또한, Ritte 등[23]은 온전한 잎에서 기공 열림에 필요한 삼투압의 증가는 슈크로스가  $\text{K}^+$ 과  $\text{malate}^{2-}$ 를 대체할 수 있다고 보고하였다. 따라서 Taiz와 Zeiger [24]가 발표한 청색광 수용체들인 포토트로핀, 크립토크롬과 제아크산틴에 의한 기공 열림과 Poffenroth 등[22]이 실험한 적색광에 의한 기공

열림은 다른 메커니즘을 통해서 이루어지며, 기공이 열릴 때 초기 삼투물질은  $K^+$ 이 아니라 슈크로스가 중요하게 작용할 가능성이 있다. 이는 슈크로스의 합성은 빠르며, 기공 열림은 짧은 시간에 이루어지기 때문이다.

## References

- Al-sady, B., Ni, W., Kircher, S., Schafer, E. and Quail, P. H. 2006. Photoactivated phytochrome induces rapid PIF3 phosphorylation prior to proteasome-mediated degradation. *Mol. Cell* **23**, 439-446.
- El-Din El-Assal, S., Alonso-Blanco, C., Peeters, A. J., Wagemaker, C., Weller, J. L. and Koorneef, M. 2003. The role of cryptochrome 2 in flowering in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* **133**, 1504-1516.
- Fatemeh, Z. 2006. Density, size and distribution of stomata in different Monocotyledon. *Pakistan J. Biol. Sci.* **9**, 1650-1659.
- Hetherington, A. M. and Woodward, F. I. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* **424**, 901-908.
- Kim, D. J. and Lee, J. S. 2007. Current theories for mechanism of stomatal opening. *J. Plant Biol.* **50**, 523-526.
- Kohl, F. G. 1886. Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig.
- Kohl, F. G. 1895. Über Assimilationsenergie und Spaltöffnungsmechanik. *Bot. Zbl.* **64**, 109-110.
- Lee, G. B. 2016. *Plant morphology*. 410 pp., Life Science Co. Korea.
- Lee, J. S. 1992. Influence of the mesophyll on stomatal opening. Ph.D Thesis Aberdeen Univ. U.K.
- 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? *Am. J. Plant Sci.* **4**, 169-173.
- Lee, J. S. and Bowling, D. J. F. 1992. Effect of the mesophyll on stomatal opening in *Commelina communis*. *J. Exp. Bot.* **43**, 951-957.
- Lee, J. S. and Bowling, D. J. F. 1993. Influence of the mesophyll on the change of electrical potential difference of guard cells induced by red light and  $CO_2$  in *Commelina communis* L. and *Tradescantia virginiana* L. *Kor. J. Bio.* **36**, 383-389.
- Lee, J. S. and Bowling, D. J. F. 1995. Influence of the mesophyll on stomatal opening. *Australian J. Plant Physiol.* **22**, 357-363.
- Lee, J. S., Kwon, Y. M., Koh, S. C., Kim, J. C., Moon, B. Y., Park, M. C., Park, H. B., Park, I. H., Lee, Y. S., Lee, I. H., Lee, J. B., Lee, C. H., Jun, B. O., Cho, S. H. and Hong, J. B. 2003. *New plant physiology*. 478 pp., Academy Books. Korea.
- Lee, J. S. and Park, C. H. 2016. Morphological characteristics and conceptualization of guard cells in different plants. *J. Environ. Sci. Int.* **25**, 1051-1056.
- Lee, Y. S. 2002. *Plant systematics*. 575 pp., Usung Co. Korea.
- Lu, P., Outlaw, W. H., Smith, B. G. and Freed, G. A. 1997. A new mechanism for the regulation of stomatal aperture size in intact leaves. *Plant Physiol.* **114**, 109-118.
- Meidner, H. and Mansfield, T. A. 1968. *Physiology of stomata*. 457 pp., McGraw Hill Co. U.K.
- Outlaw, W. 1996. Stomata, pp. 241-259, In N. R. Baker (ed.), *Photosynthesis and the environment*. Springer Dordrecht, Netherlands.
- Park, H. D., Park, J. H., Park, S. J. and Jung, B. G. 2006. *Plant systematics*. 280 pp., World Sci. Korea.
- Poffenroth, M., Green, D. B. and Tallman, G. 1992. Sugar concentrations in guard cells of *Vicia faba* illuminated with red or blue light. *Plant Physiol.* **98**, 1460-1471.
- Ritte, G., Sakr, S., Rohrig, R. and Raschke, K. 1999. Rates of sugar uptake by guard cell protoplasts of *Pisum sativum* L. related to the solute requirement for stomatal opening. *Plant Physiol.* **121**, 647-655.
- Taiz, L. and Zeiger, E. 2010. *Plant physiology*. 812 pp., Sinauer Associates Inc. Sunderland, United States.
- Talbot, L. D., Shimayevich, I. J., Chung, Y., Hammad, J. W. and Zeiger, E. 2003. Blue light and phytochrome-mediated stomatal opening in the npq1 and phot1 phot2 mutants of *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* **133**, 1522-1529.
- Talbot, L. D. and Zeiger, E. 1998. The role of sucrose in guard cell osmoregulation. *J. Exp. Bot.* **49**, 329-337.
- Ting, I. P. 1987. Stomata in plants with crassulacean acid metabolism, pp. 353-366, In: Zeiger, E., Faquhar, G.D., Cowan, I.R. (eds), *Stomatal function*. Stanford University Press, Stanford, CA.
- Wallace, R. A., Sanders, J. P. and Perl, R. J. 1991. *The science of life*. 1074 pp., HarperCollins Publishers Inc. New York.
- Zeiger, E., Iino, M. M., Shimazaki, K. and Ogawa, T. 1987. The blue light response of stomata, pp. 209-227, In Zeiger, E., Faquhar, G. D., Cowan, I. R. (eds), *Stomatal function*, Stanford University Press, Stanford, CA.
- Zeiger, E. and Talbot, L. D. 1998. The role of sucrose in guard cell osmoregulation. *J. Exp. Bot.* **49**, 329-337.
- Zeiger, E., Talbot, L. D., Frechilla, S., Srivastava, A. and Zhu, J. 2002. The guard cell chloroplast: a perspective for the twenty-first century. *New Phytol.* **153**, 415-424.

---

## 초록 : 식물에서 기공 형태에 대한 오해와 진실

김대재 · 이준상\*

(충북대학교 생물교육과)

공변세포는 선대류, 양치류 그리고 모든 관다발식물의 잎에서 발견되며, 공변세포벽의 특징은 식물에 따라 매우 다양하고 특수하다. 식물에서 공변세포의 형태적 특징은 단자엽식물과 쌍자엽식물에서 관찰할 수 있는 두 종류로 분류되어 왔다. 일반적으로 단자엽식물은 아령형이고 쌍자엽식물은 콩팥형으로 알고 있다. 그러나 많은 단자엽식물의 공변세포는 콩팥형이다. 벼과에 속하는 옥수수과 벼 그리고 사초과의 공변세포는 아령형이다. 아령형의 공변세포를 보이는 식물은 부세포가 있다. 쌍자엽식물의 공변세포는 대부분 콩팥형이며 부세포가 없는 것이 특징이다. 기공은 공변세포와 부세포로 구성되어 있는 것으로 알고 있으나, 대부분의 쌍자엽식물은 부세포가 없다. 이제까지 단자엽식물은 공변세포 모양이 아령형이며 쌍자엽식물은 콩팥형으로 알고 있으나, 결론적으로 공변세포의 모양은 단자엽식물과 쌍자엽식물에 의해 분류되지 않으며 대부분의 벼과와 사초과를 제외하면 단자엽식물의 공변세포도 콩팥형이다. 돌나물은 공변세포가 가늘고 긴 입술형 그리고 자주달개비의 공변세포는 완벽하게 반달형이다. 따라서 콩팥형의 경우는 식물에 따라 그 모양이 모두 다르다고 할 수 있으며, 아령형의 경우는 그 공변세포의 형태가 비교적 일정하다.