

흰쥐의 생체박 소장의 수분 및 전해질 흡수

The Absorption of Water and some Electrolytes from the Isolated Small Intestine of the Rat

서울대학교 의과대학 생리학교실

(지도 南 基 鏞 교 수)
申 東 薰 부교수)

李 東 俊

소장의 물질운반에 있어서 수분 기타 포도당 및 전해질 등이 이동 흡수되는 기전으로는 재래로 알려진 피동적 이동과 근래에 이르러 천명되어 가는 능동적 이동이 있다. 일찌기 장관에서의 수분 흡수에는 장관 점막의 능동적 참여가 있다는 보고¹⁾ 이래로 여기에 대한 찬성과 반대가 계속되었다. 포도당은 능동적으로 운반되는 물질의 대표로서 흡수에 있어서 수분과의 상호 의존에 관하여는 논의가 있다. 생체박 실험에서 수분 이동은 포도당의 유무에 좌우되며 정수압이나 삼투질 농도에는 비교적 관계가 적다고 하였다^{1,2)}. 그러나 개의 소장에서 일어나는 수분의 흡수는 장관내의 압력에 의존하며 정수압과 삼투압이 흡수에 역할을 가진다는 보고도 있다³⁾. 소장의 생체박 실험에서 포도당 흡수가 있는 동안에 상당량의 수분이 흡수되며^{5,6)}, 이 수분 흡수에 수반하여 소금의 정미 흡수가 일어난다고 한다.⁷⁾ 이때에 수분은 포도당의 이동 방향과 같이 장관 점막쪽으로부터 바깥 장막쪽으로 이동하며 삼투질 농도경사에 반대하여서도 움직일 수가 있다⁸⁾.

전해질의 흡수 기전에 있어서 전해질의 해리도에 따라서 흡수 속도나 흡수되는 분량이 상이하고 소장의 부위별 차이도 있다. 양이온 쏘듨과 음이온 염소가 능동적으로 흡수된다는 실험적 증거가 제시되었으며⁹⁾, 공장과 회장은 다같이 쏘듨을 화학적 농도경사 방향에 반대해서 흡수할 수 있다. 공장과 회장은 신진대사의 차이가 있으며 공장에서는 유기적 해당작용이 왕성하고 회장에서는 유기적 해당작용이 훨씬 미약하다¹⁰⁾. 이리하여 공장의 수분 및 전해질 물질운반에 필요한 에너지는 대부분 해당작용으로 얻어진다고 한다.

수분은 보통 쏘듨 및 염소 같은 용질의 이동 운동에 따라서 일어나는 피동적 현상이라는데 의견의 일치가

있으며¹¹⁾, 전해질의 이동 결과로 나타나는 삼투적 경사에 반응하여 이동된다고 한다. 그러나 장관내의 정수압을 높여도 수분 이동의 분량이 예기하는 것 같이 증가하지 않는 실험이 있어서 수분의 능동적 운반을 주장하는 사람도 있으나¹²⁾ 수분의 능동적 운반을 가정하지 않고도 장관의 물질이동의 설명은 가능하다¹³⁾.

노소나 포도당 같은 비전해질 이동에 있어서는 하전을 가지지 않으므로 장관막 안팎의 전기적 전압차는 고려하지 않아도 된다. 그러나 전해질 흡수에 있어서는 화학적 및 전기적 포텐셜의 종합적 표시인 전기화학적 포텐셜 경사가 이동에 지대한 역할을 가지는 바, 쏘듨으로 대표되는 많은 종류의 양이온은 이 포텐셜경사와 반대방향으로 움직인다. 음이온은 전기화학적 포텐셜경사와 일치하는 방향으로 움직인다고 한다¹⁴⁾. 일편 염소 같은 음이온은 흰쥐의 회장에서 능동적으로 이동이 된다는 실험도 있다⁹⁾. 옥소 음이온은 소장의 공장 중간 부위에서는 능동적으로 분비된다고 하며 이 이온의 바깥 용액 농도가 높을 경우에는 피동적 이동이 능동적인 것보다 우월하여 진다고 한다¹⁵⁾. 그러나 일반적으로는 음이온의 흡수 이동에는 능동적 과정보다는 전적으로 피동적 과정만으로 설명하는 것이 통례인 것이라 하겠다. 나아가서 염소나 중탄산이온에 대해서는 장관막은 그들의 투과에 대해서 특별한 특이성을 보이지 않고 이들 이온을 같은 태도로 흡수한다. 용액에서 염소와 중탄산이온이 서로 대체되어도 흡수시에 장관막을 사이에 두고 나타나는 전기적 포텐셜에는 별반 변동이 보이지 않았다고 한다¹⁴⁾.

본 논문은 흰쥐의 적출소장에서 전해질, 비전해질, 수분의 이동을 관찰한 것이며 흡수 기전에 관하여 고찰한 것이다.

실 험 방 법

원쥐(54 마리, 체중은 220~350 그램.)의 소장을 생체 밖으로 떼어내서 관류장치에 두고 일정한 성분의 관류액을 관류하기를 한 시간 또는 두 시간 동안 계속하고 장관의 점막쪽으로부터 장막쪽으로 이동 운반된 용액을 채집하여 화학 정량을 하였다.

관류 방법: 원쥐를 에테르로 마취하고 배의 중앙선에서 개봉한 후 카늘을 유문보다 항문쪽 15센티미터 부위와 회장 말단 부위에 삽입하고 가온한 관류액을 카늘을 통하여 항문쪽으로 통과시켜서 장관 내부를 충분히 씻어냈다. 관류액은 Krebs-Ringer bicarbonate glucose 용액(NaCl 118, KCl 4.8, CaCl₂ 2.5, KH₂PO₄ 1.2, MgSO₄ 1.2, NaHCO₃ 25.0, glucose 27.7. 숫자는 농도를 mM/1로 표시함)이었던 바, 실험 목적에 따라서 NaSCN 또는 뇨소(Urea)를 첨가하였으며 95% O₂+5% CO₂로 충분히 통기(aerate)하면서 40°C로 가온한 것을 사용하였다.

장간막을 장관에 부착하는 가장자리에서 분리하고 소장 전부를 떼어냈다. 상부 15cm를 제외한 길이를 절반하여 압축을 공장으로 항문쪽을 회장으로 간주하여 가르고 장관 표면에 붙은 수분은 여과지로 제거하고 40°C 항온조 안에 둔 관류장치(그림 1)에 옮기고 관류를

터가 흘러나오는 것을 유지했다. 관류 개시 후 15분 동안에 장막쪽으로 이동된 용액은 버리고 그 후부터 이동 운반되어 관류장치 밑바닥에 고인 것을 채집하여 분석하였다. 관류 시간은 1시간, 2시간으로 하였다. 이상은 Gilman and Koelle의 방법¹⁰⁾을 약간 변경한 것이다.

뒤집은 장관 관류: 일부 실험에서는 Wilson and Wiseman⁶⁾의 수법에 따라서 뒤집은 장관 주머니(everted sac)를 사용하였다. 대략 20센티미터 길이의 장관을 뒤집고 두 끝을 줄라매서 주머니를 만들고 안쪽 장막으로부터 바깥쪽 점막으로 이동되는 용액을 채집하여 분석하였다. 정상 장관을 1시간 관류하고 즉시 뒤집어서 다시 관류하기도 하고 순서를 바꾸어서 관류하기도 하였다.

장관의 층에 따르는 분리: 흡수 이동에 있어서 장관의 조직학적 층에 따라서 물질의 농도경사가 어떤가를 보기 위하여 점막층과 근육층을 분리 검사하였다. 20센티미터 가량 길이의 장관에서 1시간 또는 2시간의 관류가 끝나면 장벽을 장간막이 부착하는 부위를 따라서 장관을 절개하고 여과지로 장벽 내외의 용액을 없애고 유리판위에 펼쳐 놓았다. 현미경용 슬라이드로 한쪽을 고정하고 다른 한개로는 점막층을 가볍게 제거하고 다음에 근육층을 박리하였다. 각층의 무게를 재고 절반량은 105°C에서 건조하여 건조 전후의 무게의 차이로부터 수분량을 계산하였다. 여기에서 세포의 수분량의 세포내수분량에 대한 비율은 점막층과 근육층에서는 동일하다고 간주하였다. 나머지 절반의 분량은 SCN이온 등의 검정용으로 사용하였다.

검정법: 용액의 삼투질 농도는 Fiske Osmometer를 사용하여 측정하였고, 소듐과 포타슘 농도는 Beckman B Flame-photometer로 측정하였다. SCN이온 검정은 일정한 무게의 조직을 모래와 함께 유발 속에서 갈고 CdSO₄와 NaOH로 제단백하고 원심침전에서 얻는 상등액을 ferric nitrate로 처리하여 빛깔이 나게한 것의 광학적 밀도를 Beckman B Spectro-photometer를 사용하여 파장 460 mμ로 측정하였다¹⁶⁾. 뇨소의 검정은 뇨소질소를 측정하는 Van Slyke and Cullen¹⁷⁾의 방법에 따랐다.

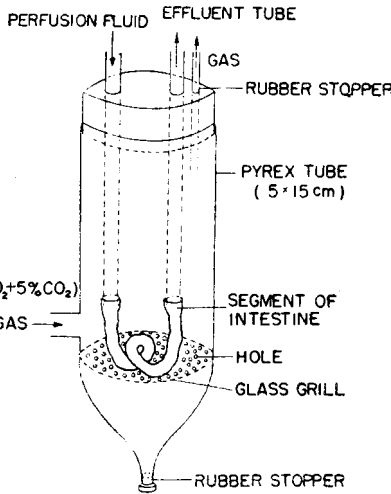


Fig. 1. Glass chamber of perfusion apparatus.

시작하였다. 이리하여 만든 공장 또는 회장 토막의 길이는 30센티미터 가량이었다. 장관은 관류장치의 중턱에 자연스럽게 놓았다. 장간막을 절제하고 장관을 관류장치에 옮기기까지는 대략 2~3분이 걸렸다. 관류장치 안의 장관은 관류압이 0 cmH₂O 일 때에는 연동운동 등이 왕성하게 계속되었으며 관류압이 10 cmH₂O 인 경우에는 운동은 경미하였고 25 cmH₂O 인 때에는 장관 운동은 전혀 보이지 않았다. 관류속도는 1분에 7~8밀리리

실 험 성 적

장관 토막을 2시간 동안 관류하였던 바 처음 한시간 분 표본을 채집하고 계속하여 관류함으로써 둘째시간 표본을 얻었다. 관류압이 0 cmH₂O 일 때에는 흡수 이동되는 용액량이 무시하리만큼 적은 것이어서 각종 측정이 불가능하였다. 따라서 관류압이 10 cmH₂O 및 25 cmH₂O 인 두 경우를 잡아서 실험하였다.

수분 이동: 점막쪽으로 부터 장막쪽 방향으로 일어나

는 수분 이동에 관한 성적을 제 1표 및 제 2도에 보인다. 장관 토막의 길이는 대략 30 센티미터이었던 바 관류압이 0 cmH₂O 일 경우에는 이동되는 총량이 1 밀리미터 이하의 소량으로서 용액의 흡수 이동은 무시할 수 있었고 이동된 용액의 성분은 분석이 불가능하였다. 관

Table 1. Fluid transport of intestine. (ml/gm dry wt/hr)

Perfusion pressure	10 (cm H ₂ O)		25 (cm H ₂ O)	
	Jejunum	Ileum	Jejunum	Ileum
1st hour	N=8 9.7	N=8 8.8	N=18 15.9	N=14 13.9
2nd hour	9.0	8.0	14.7	12.0

I...FIRST HOUR
II...SECOND HOUR

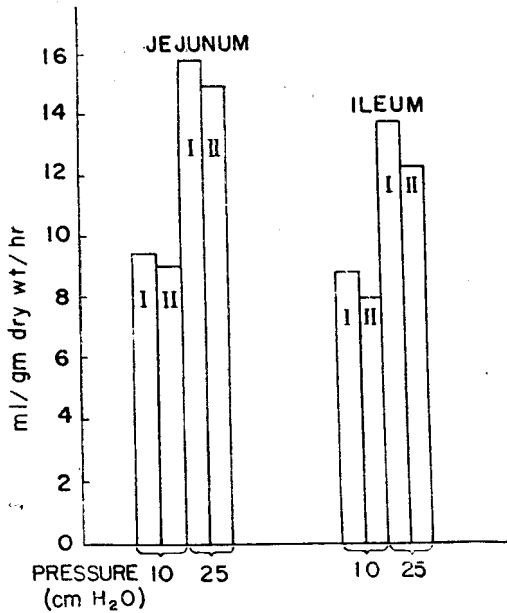


Fig. 2. The amount of fluid transported.

류압을 높이면 용액의 이동되는 분량이 증가하였다. 그 크기는 관류압이 10 cmH₂O 일때에 공장에서 제 1 시간에는 9.7 ml/gm dry weight/hr 이었는데 제 2 시간에는 9.0 ml/gm dry weight/hr 로 첫째 시간보다 감소하였다 (P insignificant). 회장에서는 관류 제 1 시간에 8.8 ml/gm dry weight/hr 로 공장의 해당값보다 작았다 (p<.10). 제 2 시간에는 8.0 ml/gm dry weight/hr 로 첫째 시간보다 감소하였으며, 공장의 해당값인 9.0 보다 작았다 (P insignificant). 관류압 25 cmH₂O 에서는 10 cmH₂O 일 경우에 비하여 각 해당하는 값들이 대략 1.6 배 가량 증가되었었다. 즉 공장에서 관류 제 1 시간에 15.9 ml/gm dry weight/hr 의 용액이 점막쪽에서 장막쪽으로

이동하였는데 이것은 10 cmH₂O 관류압때의 해당값인 9.7의 1.6 배에 이르는 것이다. 둘째 시간에는 용액 이동량은 14.7 ml/gm dry weight/hr 로서 첫째 시간보다 작으며 (P insignificant), 또한 10 cmH₂O 관류압인 경우보다 큰 것이었다 (P <.001). 회장의 용액 이동량은 첫째 시간에 13.9, 둘째 시간에 12.0 ml/gm dry weight/hr 이었다. 이와 같이 점막쪽에서 장막 방향으로의 용액 이동량은 관류압의 어떤 크기에 있어서도 공장이 회장보다 컸으며, 관류 제 1 시간이 제 2 시간보다 큰 값을 보이였다. 그러나 통계적으로는 유의한 것은 아니었다.

뒤집은 장관 토막의 용액 이동 즉 장막에서 점막으로 향하는 이동에 있어서는 이동량은 정상적인 장관 흡수의 방향인 점막으로부터 장막으로의 방향의 경우보다 작았으며 제 2 표에 보는 바와 같았다. 모두 10 예의 공장 토막을 사용하였던 바, 5 예에서는 먼저 제 1 시간은 정상

Table 2. Fluid transport of everted segment of jejunum. Direction of transport was from serosa to mucosa. Perfusion pressure 25 cmH₂O.

Eversion (serosa → mucosa)		Normal (mucosa → serosa)	
ml	ml/gm dry wt/hr	ml	ml/gm dry wt/hr
2°	1.3	1°	2.9
	1.2		2.6
	1.5		3.8
	1.6		2.1
	1.7		3.1
1°	7.1	2°	1.4
	5.7		1.4
	5.4		1.2
	6.8		2.4
	5.8		2.6
Total		106.5	
Mean		10.6	

이동 방향인 점막으로부터 장막으로 가는 것을 관찰하고 곧 장관을 뒤집어서 제 2 시간에는 반대로 장막으로부터 점막으로 향하는 용액 이동을 관찰하였다. 5 예에서는 위와 반대로 관류 제 1 시간에 먼저 뒤집은 장관 토막에서 장막으로부터 점막으로 향하는 용액 이동을 관찰하였다. 앞서 기술한 것 같이 용액 이동의 크기는 제 2 시간에는 첫째 시간보다 감소하는 것이나 제 2 표는 이것에 구애됨이 없이 10 예의 성적을 같이 취급한 것이다. 정상 흡수 방향의 용액 이동의 크기는 10.6 ml/gm dry weight/hr. 인데 반대 방향인 장막으로부터 점막으로 향하는 이동의 크기는 6.8 ml/gm dry weight/hr 로서 정상 방향보다 작았다 (p<.02).

먼저 장막 → 점막 방향의 용액 이동을 본 5 예의 평균은 6.1 ml/gm dry wt/hr 이었는데 둘째 시간에 점막 → 장막 방향의 이동은 6.8 ml/gm dry wt/hr 로 다소간 크

기는 하나 둘째 시간에 얻은 값이기 때문에 시간경과에 따르는 감소효과로 상쇄되어서 반대 방향 값과 거의 같은 것이었다.

이동 운반된 용액의 성분: 두 시간 동안에 일어난 이동액의 성분을 제 3 표에 보인다. 공장 및 회장 점막에 의하여 흡수된 액체의 삼투질 농도는 점막층을 관류하

Table 3. Composition of serosal fluid transported by the jejunum and ileum over two consecutive hourly periods.

Perfusion pressure (cmH ₂ O)		10		25	
Location		Jejunum	Ileum	Jejunum	Ileum
Osmolality mOsm/l	mucosal fluid	336		324	
	1 st hr	339	342	330	330
	2 nd hr	344	347	333	334
Na ⁺ mEq/l	mucosal fluid	146		148	
	1 st hr	139	144	143	144
	2 nd hr	140	145	142	145
K ⁺ mEq/l	mucosal fluid	5.6		5.8	
	1 st hr	4.0	3.7	4.4	4.1
	2 nd hr	4.0	4.2	5.0	5.1
Urea mM/l	mucosal fluid	4.4		4.2	
	1 st hr	3.4	3.3	3.5	3.3
	2 nd hr	3.4	3.4	3.7	3.2
	mucosal fluid			7.8	
	1 st hr			6.5	6.3
	2 nd hr			7.1	6.8
SCN ⁻ mM/l	mucosal fluid			1.4	
	1 st hr			1.4	2.1
	2 nd hr			1.4	2.3
	mucosal fluid	2.5	2.6		
	1 st hr	2.2	3.1	2.4	3.5
	2 nd hr	2.2	3.3	2.5	3.6

는 액체보다 다소간 높은 값을 보이었으나 통계학적으로 유의한 것은 아니었다. 그러나 이동 운반되는 용액은 관류액과 등장성 또는 그보다 약간씩은 고장성으로 되었음을 제 3 표에서 엿볼 수 있다. 공장 또는 회장과 같은 장관은 용액 흡수에 있어서 등장성 용액을 이동 운반시킨다는 것은 확실하다. 관류압이 10 cm H₂O 인 경우와 25 cm H₂O 인 경우와의 사이에도 삼투질 농도의 특별한 차이를 볼 수 없었다. 다만 두 경우에 모두 제 2 시간째의 이동액은 제 1 시간째 것보다 삼투질 농도가 높았고 관류액보다도 높았다. 즉 10 cm H₂O 의 관류압

에 있어서 관류액의 삼투질 농도가 336 mOsm/kg H₂O 이었는데 공장 제 1 시간에 339, 제 2 시간에 334 mOsm/kg H₂O 이었으며, 회장에서 제 1 시간에 342, 제 2 시간에 347 mOsm/kg H₂O (p<.20)으로 회장의 이동액이 약간 삼투질 농도의 증가를 보이었다.

다음 25 cm H₂O 관류압에 있어서 관류액의 삼투질 농도가 324 mOsm/kg H₂O 이었는데, 이동액의 농도는 공장 제 1 시간에 330, 제 2 시간에 333 mOsm/kg H₂O 이었으며, 회장에서 제 1 시간에 330, 제 2 시간에 334 mOsm/kg H₂O (p<.10)으로서, 역시 회장이 농축된 용액을 이동 운반하는 경향이 있음을 엿 보였다.

소듐: 관류압의 높이, 장관 부위에 따르는 차이가 없이 장막으로 이동된 용액내 농도는 관류액보다 조금 낮았다. 관류액내 소듐 농도가 146~148 mEq/l 인데 비하여 이동된 용액에는 대략 이것의 97% 가량으로 존재하였다. 이동되는 절대량은 제 4 표에 보였거니와 어느 경우에 있어서나 관류압이 증가하여 용액 이동량이 증가하면 이동의 절대량이 증가하였다. 공장에서 10 cm H₂O 관류압으로 첫째 시간에 1.35 mEq/gm dry wt/hr 의 이

Table 4. Amount of fluid transported by the jejunum and ileum over two consecutive hourly periods.

Perfusion pressure		10 cm H ₂ O		25 cm H ₂ O	
Location		Jejunum	Ileum	Jejunum	Ileum
Osmolality (mOsm/l)	1 st hr	339	342	330	330
	2 nd hr	344	347	333	334
Na ⁺ mEq/gm dry wt/hr	1 st hr	1.35	1.27	2.27	2.00
	2 nd hr	1.26	1.16	2.09	1.74
K ⁺ mEq/gm dry wt/hr	1 st hr	0.039	0.033	0.070	0.057
	2 nd hr	0.039	0.034	0.074	0.061
Urea mM/gm dry wt/hr	1 st hr	0.033	0.029	0.056	0.046
	2 nd hr	0.031	0.027	0.054	0.038
	1 st hr			0.104	0.088
	2 nd hr			0.104	0.081
	1 st hr			0.135	0.118
	2 nd hr			0.128	0.110
SCN ⁻ mM/gm dry wt/hr	1 st hr			0.022	0.029
	2 nd hr			0.021	0.029
	1 st hr	0.021	0.027	0.038	0.049
	2 nd hr	0.020	0.026	0.036	0.043

동량을 보였는데 25 cm H₂O의 관류압에서는 2.27 mEq/gm drywt/hr로 증가되었다. 장관 부위에 따르는 차이가 나타났는데 25 cm H₂O 관류압에서 공장에서 첫째 시간에 2.27인 바, 회장은 2.00 mEq/gm dry wt/hr로 되었다. 쏘뎀의 이동에 있어서 농도의 차이는 볼 수 없었으나 용액 이동량의 차이가 있었으므로 이동의 절대량에 차이가 나타났던 것이라 믿어진다.

포타슘: 포타슘의 흡수 이동도 쏘뎀과 같은 태도를 보였다. 그러나 이동용액 농도에 있어서는 관류액보다 현저하게 낮았다. 관류압이 크면 이동의 절대량이 증가하였으며, 공장에서의 이동 절대량이 회장의 그것보다 큰 사실들은 모든 쏘뎀이 보이는 태도와 같았다.

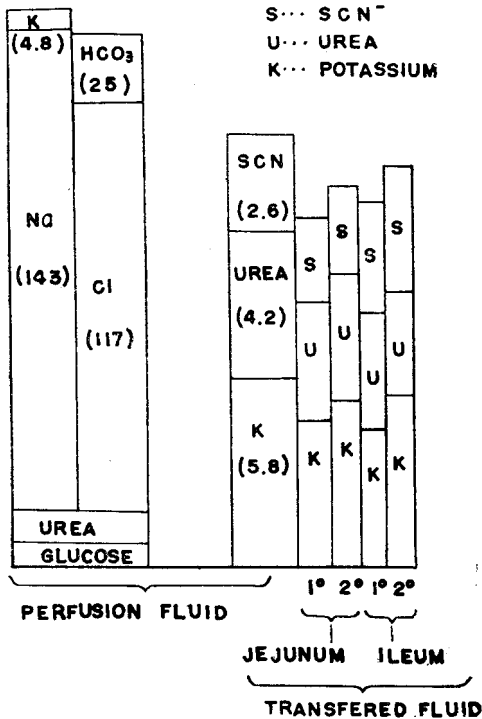


Fig. 3. Constituents of fluids, (concentration in mEq/l)

노소: 노소 운반에 있어서는 장관의 부위별 차이는 볼 수 없었고 관류액 농도보다 낮은 농도로 운반되었다. 즉 관류압 10 cm H₂O에서 관류액의 72~80% 농도로 관류압 25 cm H₂O에 있어서는 대략 77~88% 농도로 이동되었다. 운반의 절대량은 관류압 증가 및 관류액내 농도 증가에 따라서 증가했으며 공장이 회장보다도 더 많이 운반하였다. 즉 관류압 25 cm H₂O에 있어서 관류액내 농도가 4.2 mEq/l인 경우에 공장에서 나간 용액에서는 제 1 시간에 0.056인데 비하여 회장에서 나간 용액

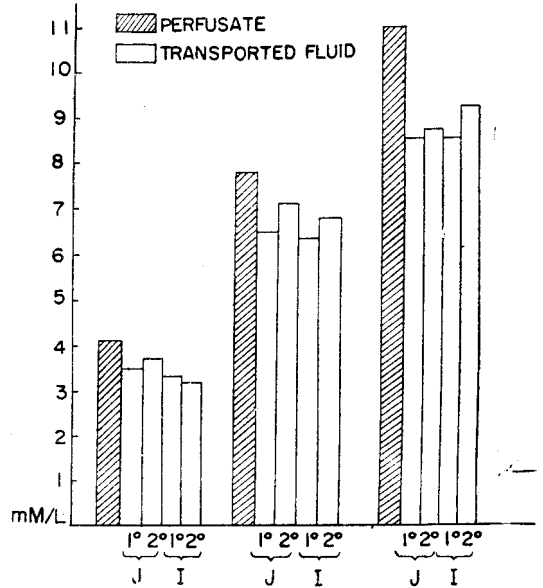


Fig. 4. Transport of urea (perfusion pressure 25 cmH₂O).
J: Jejunum, I: Ileum
1°: first hour, 2°: second hour.

에서는 0.046 Mg/gm dry weight/hr이었으며, 관류액내 농도가 7.8 mM/l일 때 공장에서 제 1 시간에 0.104, 회장에서 0.088 mM/gm dry weight/hr이 나갔고, 관류액내 농도가 11.0 mM/l일 때 공장에서 제 1 시간에 0.135, 회장에서 0.118 mM/gm dry weight/hr의 크기를 보이었다. 관류 후의 시간적 차이가 있었는데 이동액내 노소의 농도는 제 2 시간이 제 1 시간 것보다 다소 높은 값을 보이었는데, 운반의 절대량은 제 1 시간이 제 2 시간보다 약간 더 많았다.

SCN 이온: 이 이온의 운반은 지금까지에 본 쏘뎀, 포타슘 등의 양이온이나 비전해질인 노소와는 다른 태도를 보였다. 즉 타물질에 대해서 일반적으로 운반능력이 적은 태도를 보이던 회장이 SCN 이온에 대해서는 공장보다도 오히려 더 큰 운반능력을 보였다. 관류액내 농도의 증가에 따라서 운반한 절대량이 증가하였던 것과, 관류 후 제 1 및 제 2 시간 값 사이에 차이가 없었던 일은 다른 물질이 보인 태도와 대동소이하였으나, 장관의 부위별 차이와 이동액내 농도가 관류액내 농도보다 오히려 높은 것은 다른 물질과는 상이한 태도이었다(제 5도). 관류압이 10 cmH₂O에 있어서 관류액내 농도 2.5 mM/l에 대하여 공장의 이동액은 그보다 조금 낮은 2.2 mM/l이었으며 회장에서는 제 1 시간에 3.1, 제 2 시간에 3.3 mM/l로서 관류액보다 높은 농도를 보였다. 관류압 25 cm H₂O에 있어서 관류액내 농도 1.4 mM/l

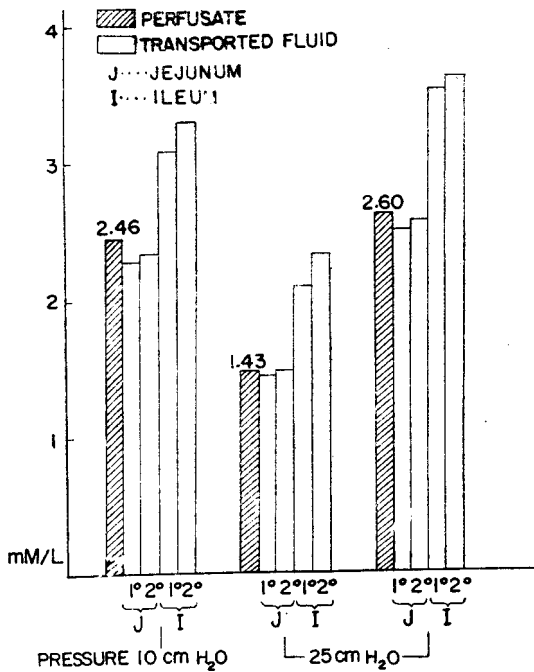


Fig. 5. Transport of SCN^- .

일 때 공장 이동액은 제 1 및 제 2 시간 각각이 1.4 mM/l 이었으며 회장 이동액내 농도는 제 1 시간에 2.1 mM/l로서 관류액보다 현저하게 높았다($p < .005$). 제 2 시간에도 2.3 mM/l로서 관류액보다 높았다($p = .05$). 관류액내 농도가 2.6 mM/l 일 때에는 이와같은 경향이 더욱 뚜렷하여서 공장 이동액 제 1 시간 2.4, 제 2 시간 2.5 mM/l 이었으며 회장 이동액내 농도는 제 1 시간에 3.5 mM/l로 관류액보다 높았고($p < .025$), 제 2 시간에도 3.5 mM/l로서 역시 관류액보다 현저히 높았다($p < .025$). 운반된 SCN^- 이온의 절대량도 마찬가지로 경향을 보이며 어떤 경우에 있어서도 회장이 공장보다 많았다.

가령 관류압 25 cmH₂O, 관류액내 농도 2.6 mM/l에서 공장이 제 1 시간에 0.038 mM/gm dry weight/hr 을

운반했는데 비하여 회장은 0.049 mM/gm dry weight/hr 를 운반하였다.

SCN^- 이온의 이동 운반은 장막으로부터 점막으로의 방향, 즉 생리적 방향과 반대인 경우에도 별반 감소를 보이지 않았고 제 5 표에 보는 바와 같았다. 이 실험은 공장 장관 토막을 먼저 점막으로부터 장막으로의 운반을 1 시간동안 본 후에 장관을 뒤집어서 장막으로부터 점막으로의 운반을 본 것과, 먼저 뒤집은 장관의 실험 후에 정상 생리적 방향의 실험을 한 것을 같이 보이는 것인데 운반된 용액내 SCN^- 농도는 운반 방향과 관계없이 같은 높이를 유지하였다.

장관벽 내의 SCN^- 이온 농도경사: 두 시간에 걸치는 관류 실험이 끝난 직후에 곧 장벽을 점막층과 근육층의 두 층으로 분리하여서 각 층내의 SCN^- 이온 농도를 측정하였다. 이 경우에 장막은 따로이 분리되지 않았고 근육층에 붙은 채로 있었다. 점막 및 근육층의 세포의 수분에 존재하는 SCN^- 농도의 표시는 제 6 표와 같이 관류액 농도에 대한 비율로 표시하였다. 여기에 각층의 세포수분 함유량은 같다고 가정하였다. 이리하여 관류액을 기준으로 각 층의 농도비율을 보면 SCN^- 이온의 장관내 농도경사는 제 6 도에 보듯이 공장에서는 점막 근육층 및 이동액 방향으로 감소되었고, 회장에서는 점막층에서 일단 감소하나 근육층에서 약간 증가하고 이동액 농도는 관류액보다도 도리어 높았다.

관류액 농도를 기준으로 각 층의 SCN^- 농도를 표시한 값은 공장에서 점막층 0.94, 근육층 0.92, 이동액 0.90 으로서 단계적인 감소를 보였으며 앞서 기술한 제 3 표, 제 6 도와 같이 공장의 SCN^- 운반에 있어서는 이동액내 농도가 관류액내 농도보다 작았던 사실과 일치하는 것이다.

회장에 있어서는 SCN^- 이온 농도는 관류액의 1.0에 대하여 점막층 0.72, 근육층 0.76, 이동액 1.14 로서 마지막 이동액 농도가 특이하게 높았다.

Table 5. Directional difference of water and SCN^- transport. (pressure: 25cmH₂O) (duration: 1 hour)

Concentration in perfusate	Concentration in transported fluid				Concentration in perfusate	Concentration in transported fluid			
	Unverted in the first hour		everted in the second hour			unverted in the first hour		everted in the second hour	
	SCN^-	water	SCN^-	water		SCN^-	water	SCN^-	water
—	—	11.2	—	5.0	3.65	3.44	7.1	3.36	6.7
—	—	15.2	—	7.0	3.53	2.99	5.7	3.24	6.7
3.55	3.36	15.8	3.15	6.3	3.49	3.29	5.4	3.32	4.4
3.49	3.44	11.5	3.30	8.7	3.37	2.98	6.8	3.18	9.1
3.65	3.20	18.5	3.25	10.2	3.53	3.29	5.8	3.20	8.4

SCN^- in mM/l, water in ml/gm dry wt/hr)

Table 6. Concentration gradient of SCN through intestinal wall.

	SCN concentration ratio	
	Perfusion fluid vs. transported fluid	Mucosal layer vs. muscle layer
Jejunum N=10	1.21	1.16
	1.13	1.09
	1.38	1.35
	1.18	1.16
	1.11	1.09
	1.13	1.09
	1.13	1.11
	1.09	1.04
	1.09	1.02
	1.06	1.01
Σ	11.51	11.12
Mean	1.15	1.11
Ileum N=8	0.95	0.99
	0.83	0.95
	0.79	0.99
	0.82	0.98
	0.88	0.99
	0.85	0.96
	0.96	0.98
	0.72	0.91
Σ	6.79	7.75
Mean	0.848	0.968

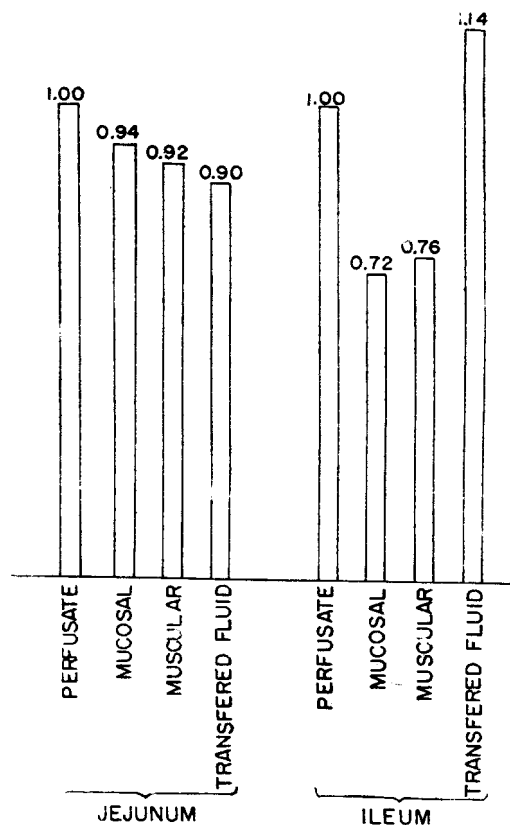


Fig. 6. Concentration of SCN⁻ in various parts. Numerals denote the relative concentration of SCN⁻.

Table 7. Concentration of SCN⁻ in the intestinal wall.

Location	No.	Concentration (mg/100ml)				Concentration ratio (to the basis of perfusate)			Water content (%)	
		perfusate	mucosal layer	muscular layer	transported fluid	mucosal layer	muscular layer	transported fluid	mucosal layer	mucosal layer
Jejunum	53	20.4	20.5	17.7	16.8	1.004	0.867	0.823	82.1	71.2
	54	20.6	16.8	15.4	18.2	0.815	0.747	0.883	80.8	80.1
	55	17.0	11.7	8.7	21.4	0.688	0.512	1.259	85.7	76.8
	56	20.0	14.4	10.7	14.5	0.720	0.535	0.725	83.8	79.1
	57	20.0	23.9	20.6	12.0	1.195	1.030	0.600	84.7	80.9
	58	20.0	23.1	21.2	18.0	1.155	1.060	0.900	79.1	89.5
	59	20.6	20.6	18.9	18.3	1.000	0.917	0.888	88.6	88.7
	61	21.2	18.3	16.5	18.9	0.863	0.778	0.891	88.7	87.1
	62	21.2	19.1	18.4	19.5	0.901	0.868	0.920	87.8	62.0
	63	20.5	15.6	15.3	18.8	0.761	0.746	0.917	86.2	71.8
	65	18.3	17.3	21.9	19.1	0.945	1.197	1.044	84.8	81.2
	66	19.6	19.6	19.4	17.5	1.000	0.989	0.893	89.0	83.3
	67	18.5	20.5	31.8	18.6	1.108	1.719	1.005	82.9	80.4

	Mean	19.8	18.6	18.2	17.8	0.935	0.920	0.903	84.9	79.3
	S.D.	1.22	1.75	5.64	2.35	0.173	0.309	0.179	3.10	7.41
	S.E.M.	0.35	0.51	1.63	0.68	0.050	0.089	0.052	0.09	2.14
Ileum	60	18.3	17.5	17.7	19.2	0.956	0.967	1.049	84.2	83.8
	68	30.6	15.3	15.6	28.0	0.500	0.510	0.915	88.7	83.9
	69	17.8	26.4	27.8	21.4	1.483	1.562	1.202	87.8	84.0
	70	17.7	12.0	12.1	22.4	0.678	0.684	1.265	87.9	86.0
	71	19.2	9.2	9.4	23.3	0.479	0.489	1.214	86.1	83.1
	72	20.4	11.9	15.3	20.5	0.583	0.750	1.004	87.4	88.2
	73	18.1	14.4	14.5	20.6	0.795	0.801	1.138	83.8	79.8
	74	18.4	11.1	11.6	21.7	0.603	0.630	1.179	88.5	81.7
	75	20.0	10.2	10.4	20.8	0.510	0.520	1.040	88.2	85.5
	76	19.0	11.5	12.6	26.3	0.605	0.663	1.384	89.7	89.7
		Mean	20.0	14.0	14.7	22.4	0.719	0.758	1.139	87.2
	S.D.	3.65	4.77	4.99	2.78	0.289	0.300	0.127	2.93	1.62
	S.E.M.	1.21	1.59	1.66	0.92	0.026	0.100	0.042	0.98	0.54

고 찰

장관의 상피세포는 수분과 용해된 용질을 양방향으로 통과 이동시키는 성질이 있음은 오래전부터 알려져 있다. Visscher et al.^{18,19)}은 방사성 Na와 Cl 및 이중수(D₂O)를 표지물질로 사용하면서 장관내와 혈액 사이에서 이들 물질이 양방향으로 잘 투과됨을 실험하였다. 이 밖에도 수분과 소금의 장관 흡수에 관한 실험은 많은 바^{20,2,3)} 모두 수분의 자유로운 투과를 보고하였다. 장관에서 일어나는 수분 흡수의 기전에 관하여는 피동적 운반이라는 것이 많이 주장되나 일부 사람은 능동적인 수분 운반을 주장하기도 한다. 개의 소장에서 수분 흡수는 장관내의 압력에 의존하여서 정수압과 삼투질 농도가 역할을 가진다는 보고가 있다³⁾. 이 보고에 의하면 수분 이동량은 장관내 정수압에 정비례하였다고 한다. Goldshmidt와 Dayton²¹⁾은 혈장과 장관내 용액의 삼투질 농도를 변화시킨 실험에서 수분 이동의 일부는 적어도 피동적 과정이라고 주장했다. 본 실험의 성적은 관류압이 클수록 용액 이동량의 증가를 보이어서 여과로 인한 피동적 운반이 지배적인 것 같은 인상을 주기는 하나 이동용액량이 결코 여과압에 비례하지는 않는다. 용액이동이 순전히 여과현상으로 일어나고, 또 통로의 지형(geometry)이 가해진 압력에 따라서 변하지 않는다면 통과량은 여과압에 정비례 해야 할 것인데 본 실험에서 관찰한 결과는 여과이외에 용액이동을 일으키는 원동력이 존재함을 말한다.

이동액의 삼투질 농도는 관류액에 비하여 적어도 동등성이거나 조금 높았고 관류 제 2시간에는 높은 것이 눈에 띄었는데(p<.10) 이것은 장관벽내에서 생겨나는 대사산물이 이동용액과 함께 바깥으로 밀려나가기 때문

이 아닌가 보인다. 특히 유기적 분해과정이 미약한 회장에서는 삼투질 농도를 증가시킬 대사산물이 수용액중에 많을 가능성이 있다. 제 1시간 보다 제 2시간에 더욱 높은 삼투질 농도를 보이고 있음은 이와 같은 사실을 말하는 것이 아닐까 짐작되는 바이다.

그러나 이와 같은 추측은 용액이동에 대한 능동적 이동을 부정하는 것은 아니다.

장관에서의 용액 흡수는 전적으로 능동적 과정이라는 주장이 있는 바 Visscher 등¹⁹⁾은 단순한 확산과 삼투현상만으로는 개 소장의 수분 흡수를 설명할 수 없었고 능동적 이동을 인정해야만 했다.

생체밖 장관의 흡수에 있어서 에너지를 공급하는 것은 해당 작용이 주요한 것인 바^{22,2,23)} 흰쥐의 적출한 소장의 관류액에 포도당이 없으면 용액 흡수는 일어나지 않는다고 한다. 수분 이동은 대사역제물질에 의하여 방해될 수 있는 사실¹²⁾ 등도 수분의 능동적 운반을 시사하는 것이다. 또한 삼투질 농도경사가 크고 관류액에 포도당을 함유하는 경우에도 적출한 장관의 수분 이동에는 별 영향이 없었다고 한다²⁾. 본 실험에서 사용한 Krebs-Ringer bicarbonate glucose 용액에는 포도당을 함유하고 있었으므로 여기에서 일어난 용액흡수 현상이 적어도 일부는 능동적 운반의 표시라고 보아도 무리한 일은 아니다.

회장은 공장에 비하여 용액 운반량이 적게 되었던 바, 가령 25 cmH₂O 관류압에서 공장이 15.9, 회장이 13.9 ml/gm dry weight/hr 이란 값을 보였다. 이것 또한 용액 이동에 능동적 과정이 참여하기 때문이라 할 수 있다. 장관내의 유기적 해당작용으로 발생하는 에너지가 능동적 기구에 쓰이는 것은 앞서 고찰하였거니와 장관내의 산화적 대사는 공장이 회장보다 큰 사실^{24,10)} 즉 장관에는 항문쪽으로 갈수록 신진대사의 크기가 작아지고

일종의 신진대사 경사가 존재하는 사실²⁷⁾을 용액이동의 부위별 차이와 결부시켜 볼 때에 매우 흥미롭다고 하겠다. 산화적 대사가 적으면 유리되는 에너지 분량도 감소하겠거니와 이것을 사용하면서 이루어지는 용액의 능동적 운반 또한 감소할 것이기 때문이다. 장관 점막에 의한 용액의 능동적 운반을 시사하는 사실은 뒤집은 장관 토막 실험에서도 볼 수 있다. 점막으로부터 장막으로의 정상적 장관 흡수 방향의 용액 운반량이 반대 방향일 경우보다 훨씬 컸는데($p < .02$), 아마도 정상 방향 운반에서는 점막의 능동적 운반과 피동적 운반이 합세하여서 큰 운반량을 보이었고 반대 방향인 장막으로부터 점막으로의 운반은 피동적 운반만이 참여하여서 운반량이 적어지지 않았는가 생각되는 바이다.

썬뚝 이온에 있어서는 관류원액과 이동된 용액에서 비등한 농도이었던 바, 이것은 Smyth and Taylor¹²⁾의 성적과 그리고 다른 형태의 표본을 사용한 Wilson²⁵⁾의 그것과도 일치한다. 소장내 있어서 썬뚝과 염소 이온의 능동적 운반을 증명한 것은 Curran and Solomon²⁶⁾인데, 그들은 회장에서 능동적 운반을 뚜렷이 증명했다. 이때의 실험상의 곤란은 장관내와 혈액 사이의 전기적 포텐셜의 차이가 극히 적던가 또는 거의 영에 가까웠으므로 전체로서의 전기화학적 포텐셜 계산이 힘들었던 사실이다. 본 실험에 있어서는 이러한 전기적 포텐셜의 측정을 하지 않았으므로 썬뚝이 능동적으로 운반된다는 말을 하기는 곤란하나 이동액내 농도가 관류액의 농도와 거의 같다는 사실은 다른 저자의 보고와 일치하므로 본 실험에서도 썬뚝은 능동적으로 운반되었다고 보아야 할 것이다.

포타슘은 관류액보다 낮은 농도로 이동되었으며 Smyth and Taylor¹²⁾와 Gilman and Koelle¹⁰⁾ 등의 성적과 일치한다. 그러나 Wilson²⁵⁾은 두가지 형태의 생체막 표본에서 포타슘의 이동은 극히 소량이거나 또는 거의 인정할 수 없었다고 했다.

포타슘의 농도가 이동액에서 낮음은 뇨소의 경우와도 같다. 썬뚝도 역시 이동액에서 낮았다. 이와같이 각종 용질의 농도가 낮음에도 불구하고 이동액의 삼투질 농도는 관류액것 보다 높다. 이것은 용액이 장관벽을 통과하는 사이에 삼투질 농도를 높이는 새로운 물질이 첨가됨을 말한다. 그것은 조직에서의 신진대사 산물일 가능성이 많고 또 세포의 성분일 수도 있다. 30 cm의 장관토막에서 한시간에 겨우 약 3~5 ml의 용액이 나가는 것이기 때문에 이와같은 물질이 상당한 농도로 존재할것은 당연한 일일 것이다. 또 다른 면으로 생각해 보면 이와같은 물질(아마도 대사산물)이 상당한 농도로 첨가되기 때문에 관류액에 있는 용매 즉 물을 끌어 당기어서 그로 인하여 썬뚝, 포타슘 뇨소등의 농도가 낮아

졌다고 볼 수 있다.

뇨소의 경우에는 이동액내 농도가 관류액에 비하여 비록 낮기는 하지만 제 7도에서 보는 바와 같이 관류액내 농도에 정비례하고 있음은 뇨소이동이 피동적 기전에 의존하는 것을 말할 것이다.

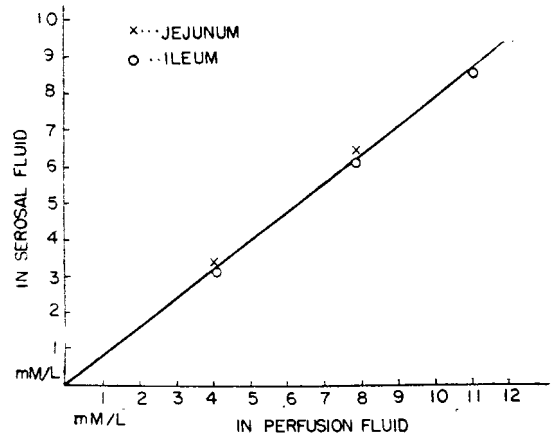


Fig. 7. Transport of urea (Perfusion pressure 25 cmH₂O. Perfused for 1 hour).

SCN 이온은 모세혈관막을 쉽게 투과하고 본래의 세포막은 잘 투과 못하는 성질이 있는 바²⁸⁾제 5표에 보는 바와 같이 SCN은 이동방향과 관계없이 장관을 잘 통과한다. SCN 이동이 세포간격에 존재하는 세포의 체액을 통하여 쉽게 이동하므로써 일어나는 일이라 생각된다. SCN 운반이 공장보다 오히려 회장에서 더욱 용이하게 일어나서 이동액내 농도가 관류액내 농도보다 높았다. (제 3표).

장관내의 SCN 농도를 각 층별로 본 실험에 있어서 공장에서는 관류액으로부터 차례로 단계적으로 농도가 감소하여 이동액에서 가장 낮은 값을 보이는 관계로 농도경사가 물질이동의 방향과 일치하고 있다.

그러나 회장에서는 모습이 전연 다르다. 관류액에서 보다 점막층, 근육층에서 격감되었던 SCN 농도가 이동액에서 급격한 상승을 보이고 있다. 또 관류액과 이동액에서 SCN 농도를 비교하면 이동액측이 높다. 즉 SCN 이동의 방향과 농도경사가 일치하지 않는다. 이와 같은 특이한 사실도 회장벽내 대사모습으로 설명할 수 있을 것 같다. 회장벽내에서는 앞에서 적은 바와 같이 산소이용이 적은 관계로 대사산물에 유기 음이온이 많이 생길 가능성이 있다. 그 결과로 음이온인 SCN 이온을 밖으로 밀어내고 장관벽 자체에는 낮은 농도로 있게되는 것으로 보인다.

결 론

흰쥐의 장관 토막(길이 30 센티미터)을 생체밖에서 Krebs-Ringer 액으로 관류하면서 그 속에 들어있는 수

분, 전해질 및 노소의 흡수 운반을 실험하여 다음과 같은 성적을 얻었다.

1. 장관의 수분 운반량은 관류압이 클수록 증가했다. 이 운반량에는 부위별 차이가 있었으며 어느 경우에 있어서나 공장이 회장보다 컸다.

2. 뒤집은 장관 토막에서 장막으로부터 점막으로 향하는 용액의 운반량은 정상적인 방향, 즉 점막으로부터 장막으로의 방향 때보다 작았다.

3. 점막으로부터 장막으로 운반되는 용액의 삼투질 농도는 관류액과 같거나 또는 조금 높은 것이어서, 적어도 등장성인 용액이었다.

회장에서는 이동액의 삼투질 농도가 높은 경향이 공장보다 뚜렷했다.

4. 운반된 용액의 성분 조성은 관류액과 상이한 것이었다.

썩음은 관류액의 97% 가량의 농도로 있었다. 단위시간 내에 운반된 절대량은 관류압이 증가하면 증가하였으며, 또 공장의 운반 절대량이 회장에서보다 컸었다.

포타슘의 이동액 내 농도는 현저하게 낮았으며 공장의 운반 절대량이 회장에서 보다 컸었다.

비전해질인 노소의 이동액내 농도는 관류액보다 낮았다. 운반의 절대량은 관류액 내 농도 증가와 관류압 증가에 따라서 증가했고 공장이 회장보다 더 많이 운반하였다.

SCN 이온의 운반은 특이하였다. 다른 물질에 대하여는 운반능력이 작았던 회장이 공장보다 더 많이 운반하였다.

또한 회장에서 이동된 용액내 SCN 농도는 관류액 내 농도보다 오히려 높았다.

SCN 이온 운반은 용액의 이동 방향에 관계없이 차이가 보이지 않았다. 즉 점막→장막의 방향에서와 장막→점막의 방향에서 운반량이 같았다.

SCN 이온의 장관벽 내 농도는 단계적인 차이가 있었다. 점막층과 근육층을 분리하여 농도를 검색한 결과 점막→장막 방향의 운반에 있어서 공장에서는 SCN 농도는 관류액>점막층>근육층>운반된 용액의 순서이었으나 회장에서는 장관벽에서 일단 낮아졌던 것이 이동용액에서는 다시 높아져서 오히려 관류액보다도 높은 값을 나타냈다. 이러한 점으로 미루어 보아서 특히 회장에서는 중간대사 산물인 유기음이온이 풍부하게 있어서, 역시 음이온인 SCN 이온이 존재하기 힘들고 밖으로 밀려나오는 것으로 보인다.

(본 실험을 지도 편달한 남기용 교수와 신동훈 부교수께 감사한다)

ABSTRACT

The Absorption of Water and some Electrolytes from the Isolated Small Intestine of the Rat.

Dong Joon Lee, M.D.

Department of Physiology, College of Medicine, Seoul National University, Seoul, Korea

(Director: Prof. Kee Yong Nam, M.D.)
Assoc. Prof. Dong Hoon Shin, M.D.)

Isolated intestinal loops of 54 rats were perfused with Krebs-Ringer-bicarbonate-glucose solution under pressure of 10 or 25 cmH₂O at a constant temperature of 40°C. Among them some loops were everted and the serosal to mucosal transport was also studied. The perfusing solution was saturated with 95% O₂ + 5% C₂O. Samples collected in the bottom of the perfusing apparatus were taken with one hour interval. Following conclusions were made.

1. The amount of fluid transferred related to the pressure applied and regional differences were noticed, e.g., more fluid passed through the jejunal wall than through the ileum in unit time.
2. In the everted loops less amount of fluid was transferred than in the uneverted preparations.
3. The osmolality of the transferred fluid was slightly higher than that of the perfusing fluid, suggesting some addition of solutes in the course of the passage.
4. Comparing the constituents of the perfusing and the transferred fluids, following results were revealed.
 - a. Transferred fluid had lower concentrations of sodium, potassium and urea in comparison with those of the perfusing fluid.
 - b. Unique characteristics of SCN⁻ was observed in the transport through the wall of ileum, having a higher concentration in the transferred fluid than in the perfusing fluid. Combining this fact with the lower concentration of SCN⁻ in the ileal wall the presence of organic anions in abundance in the tissue was suggested.

REFERENCES

- 1) Fisher, R.B.: *The absorption of water and of some*

- nonelectrolytes from the surviving small intestine of the rat. *J.P.* 124:21P, 1954.
- 2) Fisher, R.B.: *The absorption of water and of some small solute molecules from the isolated small intestine of the rat. J.P.* 130:655,664, 1955.
 - 3) Wells, H.S.: *The passage of materials through the intestinal wall. 1. The relation between intra-intestinal pressure and the absorption of water. Am. J.P.* 99:209-220, 1931.
 - 4) Heidenhain, R.: *Neue Versuche ueber die Aufsaugung in Duendarm. Pfluegers Arch. Physiol.* 56:579~631, 104.
 - 5) Fisher, R.B., & D.S. Parsons.: *A preparation of surviving rat small intestine for the study of absorption. J.P.* 110:36-46, 1949.
 - 6) Wilson, T.H., & G. Wiseman.: *The use of sacs of everted small intestine for the study of the transference of substances from the mucosal to the serosal surface. J.P.* 123:116-125, 1954.
 - 7) Wilson, T.H.: *Concentration gradients of lactate, hydrogen and some other ions across the intestine in vitro. Biochem. J.* 56:521-527, 1954
 - 8) Fischer, R.B.: *Same as # 2. should be excluded.*
 - 9) Curran, P.F., & A.K. Solomon.: *Ion and water fluxes in the ileum of rats. J. Gen. P.* 41:143-168, 1957.
 - 10) Gilman A, & E.S. Koelle.: *Substrate requirements for ion transport by rat interstinestudied in vitro. Am. J.P.* 199:1025-1029, 1960.
 - 11) Clarkson, T.W., & A. Rothstein.: *Transport of monovalent cations by the isolated small intestine of the rat Am. J. P.* 199:898-906, 1960.
 - 12) Smyth, D.H., & C.B. Taylor.: *Transfer of water and solutes by an in vitro intestinal preparation. J.P.* 136:632, 1957.
 - 13) Curran, P.C.: *Na, Cl and water transport by rat ileum in vitro. J. Gen. Physio.* 43:1173-1148, 1960.
 - 14) Clarkson, T.W., A. Rothstein, & A. Green.: *Transport of monovalent anions by isolated small intestine of the rat. Am. J. P.* 200:781-788, 1961.
 - 15) Acland, J.D., & O. Illman.: *Studies of iodide transport against a concentration gradient by the small intestine of the rat in vitro. J.P.* 147:260-268, 1959.
 - 16) 성호경; 각 조직 inulin space 에 대한 histamine 의 영향. 서울대학교 석사논문, 1959.
 - 17) Hawk, P.B., B.L. Oser, W.H. Summerson.: *Practical Physiological Chemistry. 13th ed., New York: Blakiston, 1954.*
 - 18) Visscher, M. B., R.H. Varco, C.W. Carr, R. B. Dean, & D. Erickson.: *Sodium ion movement between the intestinal lumen and the blood. Am. J. Physiol.* 141:488, 1944.
 - 19) Visscher, M. B., E. S. Fether, C. W. Carr, H. P. Gregor, M.S. Bushey, & D. E. Barker.: *Isotopic tracer studies on the movement of water and ions between intestinal lumen and blood. Am. J. Physiol.* 142:550, 1944.
 - 20) Wilson, T. H.: *Fluid movement across the wall of the small intestine in vitro. Am. J. Physiol.* 187: 244, 1956.
 - 21) Goldschmidt, S. & A.B. Dayton.: *Studies in the mechanism of absorption from the intestine. V. The colon. The effect of sodium sulphate upon the absorption of sodium chloride when the salts are introduced simultaneously into the intestine. Am. J. Physiol.* 48:459, 1919.
 - 22) Gilman, A, & E. S. Kollé.: *Ion transport in the gut. Circulation* 21:948, 1960.
 - 23) Smyth, D.H., & C.B. Taylor.: *Transport of water and other substances through the intestinal wall. J. Physiol.* 126:42 P., 1954.
 - 24) Wilson, T. H., & L. Kawyak: *Acid-base across the wall wallof hamster and rat intestine, Bichim et biophys. acta* 24:124, 1957.
 - 25) Wilson, T. H.: *Concentration gradients of lactate, hydrogen and some other ions across the intestine in vitro. Biochem. J.* 56:521, 1954.
 - 26) Curran, P. F., & A. K. Solon.: *Ion and water fluxes in the ileum of rats. J. gen. Physiol.* 4:143, 1957.
 - 27) Dorman, H. L., & F.R. Steggerda.: *Characterization of the metabolic gradient in cat small intestine by layer fractionation. Am. J. Physiology.* 201:492, 1961.
 - 28) Crandall, L.A. Jr., & M.X. Anderson.: *Estimation of the state of hydration of the body by the amount of water available for the solution of sodium thiocyanate. Am. J. Digest. Dis. & Nutr.* 1:126, 1934.