

콩팥단위 (Nephron)의 구조와 기능

가톨릭대학교 의과대학 해부학교실

김완영·정주영·김진

콩팥의 요세관은 발생학적 기원이 서로 다른 콩팥단위 (nephron)와 집합관 (collecting duct)로 구성되어 있으며, nephron의 각 부위를 구성하고 있는 상피세포의 경우 발생학적으로 기원이 같음에도 불구하고 그 형태학적 특징과 기능이 서로 다르다. 최근 분자생물학적 연구기법의 발달로 인하여 새로운 운반체들이 밝혀지고, 이들의 분포와 기능에 대한 연구가 활발히 진행되고 있다. 특히 원위세관과 집합관으로 구성된 distal nephron의 상피는 다양한 세포들로 구성되어 있으며, 그 기능 또한 다양하여, 각 부위에 대한 명칭의 정확한 이해와 각 부위의 세포들의 분포와 형태학적 및 기능을 이해할 필요가 있다. 또한 요농축 기전에 관여하는 곧은혈관, 헨레고리, 집합관의 구조적 특징 그리고 이들 구조에서 요소운반체 (urea transporter), 수분통로 (aquaporin), Na-K-2Cl cotransporter 등의 분포에 대하여 알아보하고자 하였다.

서론

콩팥의 형태 및 기능적인 단위는 요세관 (uriniferous tubule, 콩팥세관 renal tubule)이며, 요세관은 콩팥발생 모체 (metanephrogenic blastema)에서 기원한 콩팥단위 (신원 nephron)와 요관썩 (ureteric bud)에서 기원한 집합관 (collecting duct, CD)으로 이루어져 있다. Nephron을 CD와 연결시켜주는 부위를 연결세관 (connecting tubule, CNT)이라 부른다 (Nephron의 우리말용어로 콩팥단위 또는 신원이라 부르고 있고, 앞으로 기술할 부위의 명칭이 정확히 우리말 용어로 번역되어 있지 않아 nephron이란 용어를 사용하고자 한다).

Nephron은 콩팥소체 (renal corpuscle)와 그에 이어진 근위곱슬세관 (proximal convolute tubule, PCT), 헨레고리 (Henle's loop) 및 원위곱슬세관(distal convoluted tubule, DCT)으로 구성되어 있다 (Fig. 1). 최근 nephron의 원위부 (distal portion)에 대한 관심이 높아지면서 distal portion을 이루고 있는 구조가 실험 동물로 많이 쓰이고 있는 흰쥐, 생쥐 및 토끼가 사람과 달라, 그 기능을 이해하는데 많은 혼선을 빚고 있다. 따라서 distal tubule과 관계되는 몇 가지 용어에 대하여 설명하고, 그 구조와 기능에 대하여 알아보하고자 한다.

콩팥의 기능을 정확히 알기 위해서는 요세관과 함께 혈관의 분포와 구조에 대한 이해가 필요하다. 콩팥의 혈

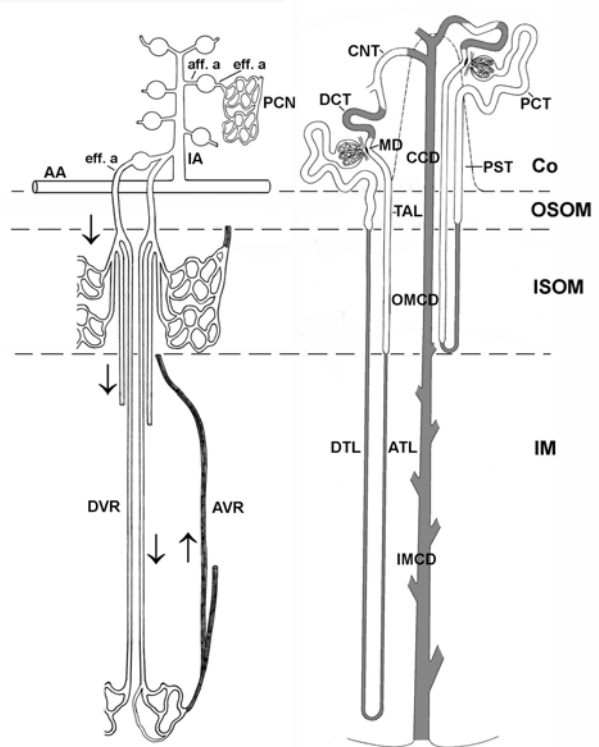


Fig. 1. Anatomy of the renal microcirculation and the uriniferous tubule. AA, arcuate artery; IA, interlobular artery; aff. a, afferent arteriole; eff. a, efferent arteriole; DVR, descending vasa recta; AVR, ascending vasa recta; PCN, peritubular capillary network; IP, interbundle plexus; PCT, proximal convoluted tubule, PST, proximal straight tubule; DTL, descending thin limb; ATL, ascending thin limb; TAL, thick ascending limb; MD, macular densa; DCT, distal convoluted tubule; CNT, connecting tubule; CCD, cortical collecting duct; OMCD, outer medullary collecting duct; IMCD, inner medullary collecting duct; Co, cortex; OSOM, outer stripe of outer medulla; ISOM, inner stripe of outer medulla; IM, inner medulla.

관은 콩팥소체(renal corpuscle)에서 사구체모세혈관망(glomerular capillary plexus)을 이룬 다음 수출세동맥(efferent arteriol)으로 나가며, 수출세동맥 중에서 피막밑피질과 중간피질에 있는 피질콩팥단위(cortical nephron)에서 나온 수출세동맥은 세관주위모세혈관망(peritubular capillary network)을 형성한 다음 소엽사이정맥과 활꼴정맥으로 이어진다. 한편 수질결콩팥단위(juxtamedullary nephron)에서 나온 수출세동맥은 몇 가닥으로 나뉜 다음 수질로 곧게 내려가는 내림곧은혈관(descending vasa recta, DVR, 동맥성 곧은혈관 arterial vasa recta)을 형성하며, 이 혈관들은 수질의 여러 높이에서 모세혈관을 형성한 다음 오름곧은혈관(ascending vasa recta, AVR, 정맥성 곧은혈관 venous vasa recta)으로 이어져 소엽사이정맥과 활꼴정맥으로 연결된다^{1,2)}(Fig. 1).

피질의 세관주위모세혈관망은 근위곱슬세관과 원위곱슬세관 주위를 감싸 사구체에서 여과된 물질의 재흡수에 관여한다. 이에 비하여 수질의 곧은혈관을 구성하고 있는 DVR와 AVR은 대항류교환계로서 헨레고리와 집합관에 의하여 수질의 사이질(interstitium)에 축적된 NaCl과 Urea를 유지시켜 피질과 수질 사이의 삼투질농도기울기(corticomedullary osmotic gradient)가 유지된다. DVR는 혈관주위세포(pericyte)에 의하여 둘러싸여 있으며, 혈관주위세포는 수축작용이 있어 DVR를 통한 수질내 혈액공급의 양을 조절하며, 이때 ANG II가 중요한 작용을 하는 것으로 알려져 있다. 또한 DVR와 AVR를 이루는 내피세포의 형태도 차이가 있어, DVR의 내피세포는 연속내피세포인데 비하여, AVR의 내피세포는 유창내피세포로 이루어져 있다³⁾. DVR의 연속내피세포의 세포막에

는 물운반체(aquaporin, AQP) 중 AQP-1⁴⁾, 요소운반체(urea transporter, UT) 중 UT-B⁵⁾를 가지고 있어, 요 농축 기전에 중요한 작용을 한다.

요세관 각 부위의 명칭

인체 조직 중에서 중간엽조직에서 상피세포로 분화하여 형성된 요세관은 부위에 따라 독특한 형태학적 특징과 기능을 유지하고 있는 흥미로운 조직이다. 요세관 각 부위에 대한 명칭은 복잡하고, 연구자에 따라 그 명칭이 조금씩 달라 혼란을 초래하고 있으며, 근래에 우리말 용어로 고쳐가는 과정에서 더욱 복잡하게 되었다. 이 논문에서는 1988년 Kritz 들⁶⁾이 “The Renal Commission of the International Union of Physiological Sciences”에서 제시한 용어를 기준 요세관 각 부위의 명칭을 Fig. 2의 모식도에 표시하였다.

근위세관

근위세관(proximal tubule)은 정통적으로 근위곱슬세관(proximal convoluted tubule, PCT)과 근위곧은세관(proximal straight tubule)으로 나누었으나, 근래에는 위치와 기능 및 형태를 근거로 3부위 즉 S₁, S₂ 및 S₃ 분절로 나누고 있다. S₁은 피질미로(cortical labyrinth)에 위치하는 근위곱슬세관, S₂는 근위곱슬세관과 근위곧은세관의 이행부위, 그리고 S₃는 근위곧은세관의 나머지 부위를 말한다^{1,2)}(Fig. 3). 근위세관의 자유면에는 긴 미세융모(microvilli)가 매우 조밀하게 나 있어 광학현미경상 이를 솔가장자리(brush border)라 부르며, 솔가장자리가 잘 발달된 근위세관 자유면 세포막을 솔가장자리막(brush border membrane, BBM)이라 부르고 있다. 기저외측면

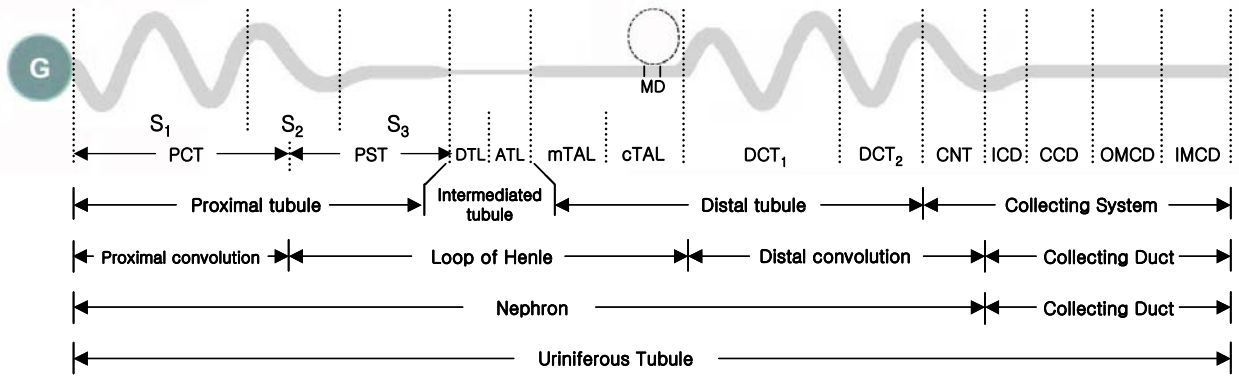


Fig. 2. Segmentation of mammalian uriniferous tubule. Diagram modified from that proposed by Renal Commission of International Union of Physiological Sciences⁶⁾.

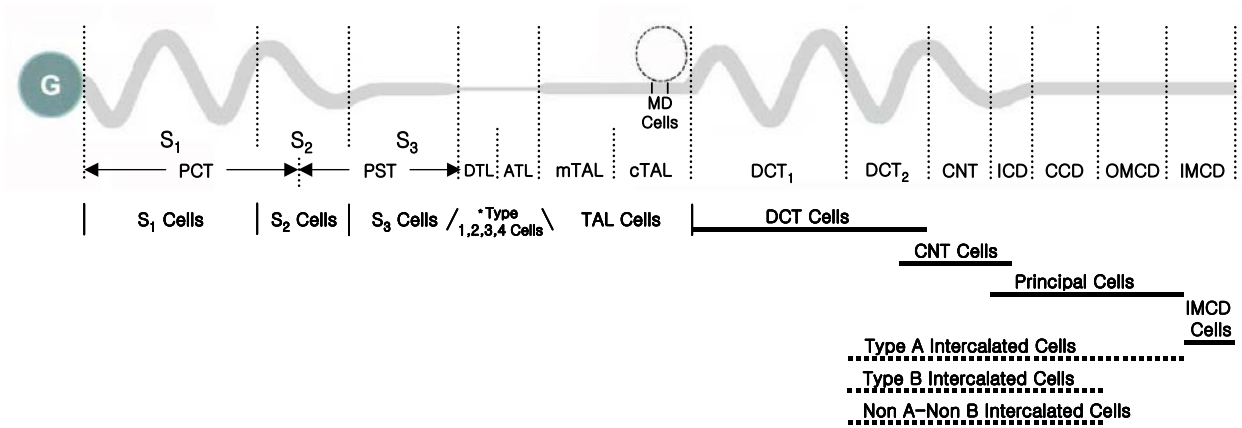


Fig. 3. Cell types along the uriniferous tubule. Diagram modified from that proposed by Renal Commission of International Union of Physiological Sciences⁶⁾.

에는 많은 세포질돌기를 가지고 있고 이들은 이웃 세포의 것과 각지키는 형태로 서로 뻗어 들어가 있다. 사립체가 이들 돌기 내에 위치한다. 이러한 돌기들 사이에 형성된 세포사이공간은 폐쇄띠 (zonula occludens, 견고연접 tight junction)와 부착띠 (zonula adherence)로 구성된 연접복합체 (junctional complex)에 의해 내강과 분리된다. 세포에는 단백질의 재흡수와 이화작용에 관여하는 세포섭취-용해소체 계통 (endocytic-lysosomal system)이 잘 발달되어 있다. 근위세관의 주된 기능은 Na, Cl, HCO₃, K, P, 수분, 그리고 글루코스와 아미노산 같은 유기용질(organic solutes)의 재흡수에 관여하고, 유기산 (organic acids), 유기염기 (organic bases), salicylates, barbiturates, penicillin과 같은 일반적 약물, 그리고 많은 이뇨제를 분비한다. 대부분의 Na 재흡수는 기저외측세포막에 위치한 Na⁺-K⁺-ATPase (sodium pump)에 의해 능동적으로 이루어진다. 최근 근위세관세포의 자유면세포막과 기저외측세포막에 물통로인 AQP1이 있어 물의 재흡수에 관여한다고 알려져 있다. BBM에는 NaSi, NHE-3, H⁻ ATPase, CIC5 등과 같은 운반체가 잘 발달되어있다^{1, 2)}.

헨레고리의 가는부분

헨레고리의 가는부분 (thin limb)은 근위세관과 굵은오름부분 (thick ascending limb) 사이에 위치한다. 짧은고리콩팥단위 (짧은고리신원 short-looped nephrons)의 내림가는부분 (descending thin limb, DTL)은 바깥수질의 속줄무늬층 (inner stripe)에만 위치한다. 반면 긴고리콩팥단위 (긴고리신원 long-looped nephrons)는 콩팥유두

측 속수질에 이르는 긴 내림부분과 긴 오름가는부분 (ascending thin limb, ATL)으로 구성된다. 헨레고리의 가는부분은 미세구조적 특징에 따라 Fig. 4에 표지한 바와 같이 4가지 유형으로 분류하고 있다^{1, 2)} (Fig. 4).

1형상피 (type 1 epithelium)은 짧은고리-DTL의 상피로서 가장 얇고, 자유면세포막의 미세융모와 세포사이의 각지김 (interdigitation)이 발달되어 있지 않다.

2형상피 (type 2 epithelium)은 긴고리-DTL 중 바깥수질에 위치하는 부분의 상피로서 가장 두껍고, 자유면세포막의 미세융모와 세포사이의 각지김 (interdigitation)이 가장 잘 발달되어 있다.

3형상피 (type 3 epithelium)는 긴고리-DTL 중 속수질에 위치하는 부분의 상피로서 2형상피에 비하여 상대적으로 얇고, 자유면세포막의 미세융모와 세포사이의 각지김 (interdigitation)도 덜 발달되어 있다.

4형상피 (type 4 epithelium)은 긴고리-ATL로서 속수질에 위치하며, 상피는 매우 얇으나, 세포사이의 각지김 (interdigitation)은 잘 발달되어 있고, 자유면세포막에 미세융모는 거의 발달되어있지 않다.

헨레고리의 가는부분은 대항류증폭기전 (countercurrent multiplication mechanism)에 중요한 역할을 한다. DTL은 수분은 자유롭게 투과하지만 Na과 Cl는 투과하지 못한다. 반면에 ATL은 수분은 투과하지 않지만 Na과 Cl 그리고 urea는 투과한다. 따라서 수분은 DTL 밖으로 확산되어 나가 세관내 용질의 농도가 상승하게 되고, ATL에서 Na과 Cl가 사이질로 빠져나감으로써 속수질의 사이질내 고삼투압농도를 유지한다 (Fig. 11). 최근 AQP1과 요소운반체 (urea transporter, UT)가 헨레고리

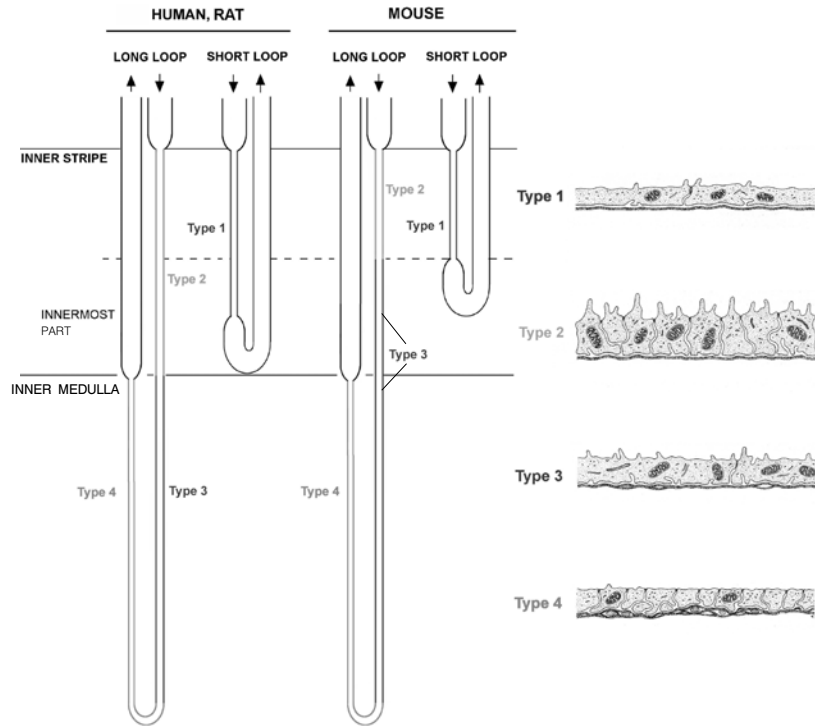


Fig. 4. Cell types along the uriniferous tubule. Diagram modified from that proposed by Renal Commission of International Union of Physiological Sciences⁶⁾.

의 가는부분에서도 발현됨이 보고되었다. 즉 AQP1⁴⁾은 긴고리-DTL에서 가장 강하게 발현되나 속수질 끝으로 갈수록 발현이 감소되며, 짧은고리-DTL인 1형상피에서는 초부에서만 약하게 발현된다. UT 중 UT-A2^{5, 7)}가 발현되며, 짧은고리-DTL의 원위 1/2에서 가장 강하게 발현되며, 긴고리-DTL의 중간 부이에서도 약하게 발현되는 것으로 알려져 있다. ATL에는 CICK와 aldose reductase가 발현된다^{9, 10)}.

Distal nephron의 정의

“원위세관 (distal tubule)”의 해부학적 정의는 굵은오름부분 (thick ascending limb, TAL)과 원위곱슬세관 (distal convoluted tubule, DCT)을 말한다. CNT와 CD를 함께 말할 때 해부학적 용어로는 집합계통 (collecting system)이라 한다. 한편 DCT와 CNT를 함께 말할 때는 “distal convolution”이란 용어를 사용하여 왔다. “원위콩팥단위 (distal nephron)”의 해부학적 정의는 TAL, DCT 및 CNT를 함께 말할 때 사용한다 (CNT는 전통적인 해부학적 정의로는 collecting system에 속하나 근래 들어 CNT가 콩팥발생모체에서 기원함이 밝혀져 nephron에 속한다고 알려져 있다). 그러나 기능적으로는 “distal ne-

phron”에 TAL, DCT 및 CNT 이외에 집합관 (collecting duct)을 포함시킨다 (앞에서 설명한 바와 같이 집합관은 요관쪽에서 기원하여 nephron에는 속하지 않으나 기능적으로 연관성이 많아 distal nephron으로 함께 분류하여 사용하고 있음). 최근에는 “피질원위콩팥단위 (cortical distal nephron)”이란 용어를 사용하고 있어 더욱 혼란스럽게 만들고 있다. TAL과 CD는 그 위치에 따라 피질굵은오름부분 (cortical thick ascending limb, cTAL)과 수질굵은오름부분 (medullary thick ascending limb, mTAL), 그리고 피질집합관 (cortical collecting duct, CCD), 바깥수질집합관 (outer medullary collecting duct, OMCD) 및 속수질집합관 (inner medullary collecting duct, IMCD)으로 각각 나눈다. TAL과 CD 중 cTAL과 CCD은 피질의 수질부챗살 (medullary ray)에 위치하고 있어, 피질미로 (cortical labyrinth)에 위치하는 DCT 및 CNT와 함께 “cortical distal nephron”으로 분류하고 있다^{8, 9)} (Fig. 5).

원위세관 (distal tubule)은 굵은오름부분, 치밀반점 그리고 원위곱슬세관 (distal convoluted tubule, DCT)으로 구성된다. 굵은오름부분은 바깥수질에 있는 수질굵은오름부분 (medullary thick ascending limb, mTAL)과 피질의 수질방사 (수질부챗살 medullary ray)에 있는 피질굵

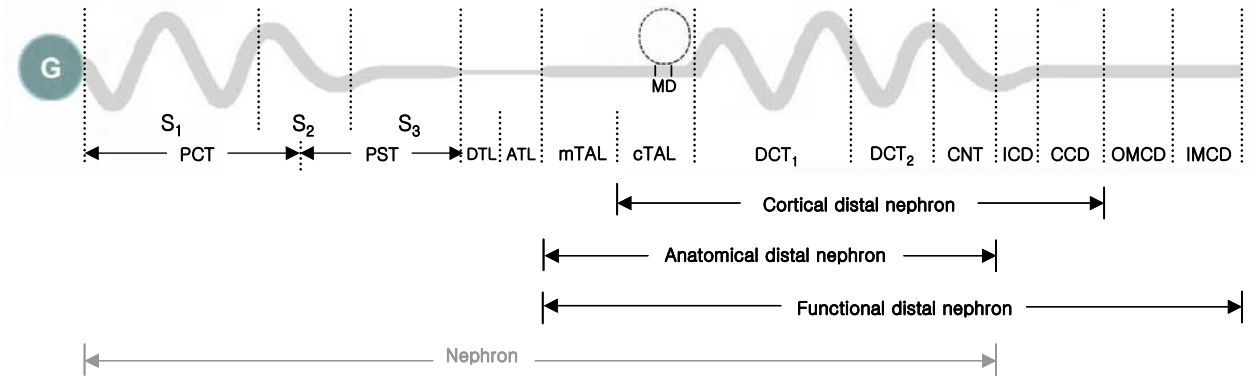


Fig. 5. Schematic representation of distal nephron. Diagram modified from that proposed by Renal Commission of International Union of Physiological Sciences⁽⁶⁾.

은오름부분 (cortical thick ascending limb, cTAL)으로 세분할 수 있다 (Fig. 5). 치밀반점을 경계로 굵은오름부분에서 원위곱슬세관으로 이행된다. TAL을 구성하는 세포는 TAL cell이라 부르며, 전자현미경적 구조에 따라 짧은 미세융모 (microvilli)가 비교적 잘 발달되어 있는 rough surfaced cell과, 미세융모가 거의 없는 smooth surfaced cell로 구분하고 있으나 그 기능적 차이에 대하여는 잘 모르는 상태이다. DCT는 토끼에서는 DCT cell로만 구성되어 있다. 그러나 사람을 비롯한 흰쥐와 생쥐의 경우 DCT의 말단 부위 즉 CNT에 가까운 부위에는 사이세포 (intercalated cell)가 섞여 있다. 따라서 흰쥐와 생쥐에서는 DCT를 사이세포의 분포에 따라 사이세포가 없는 부위를 DCT1, 사이세포가 있는 부위를 DCT2로 구분하고 있으며, 이 두 부위에 있는 DCT cell도 그 기능이 서로 다른 것으로 알려져 있다^{1, 2, 8, 9)}. 굵은오름부분과 원위곱슬세관의 세포는 기저면 세포막에 긴 안주름 (infolding)들이 형성되어 있고 외측면에는 크고 작은 세포질돌기가 이웃 세포의 것과 서로 깎지끼어 있다. 수많은 기다란 사립체가 이러한 돌기들 내에 기저막에 수직으로 위치하고 있다. 근위세관과는 달리 자유면 세포막에 긴 미세융모가 없어 출가장자리 (brush border)가 형성되어 있지 않다. 굵은오름부분과 원위곱슬세관은 NaCl를 능동적으로 재흡수하여, 대항류증폭기전과 오줌의 농축 및 희석기작에 중요한 역할을 한다. 왜냐하면 굵은오름부분은 수분은 투과하지 않으나, NaCl는 능동적으로 재흡수하여 사이질을 고장성으로 만들고 원위곱슬세관에 저장성 액체를 보내게 된다. 굵은오름부분에는 furosemide 같은 고리이뇨제 (loop diuretic)가, 원위곱슬세관에는 thiazide 이뇨제가 작용한다^{8, 9)} (Fig 6, 8).

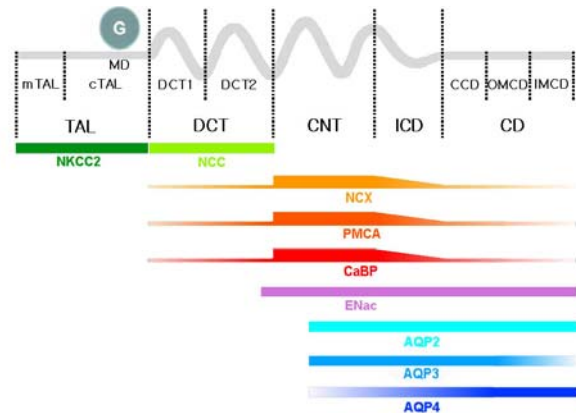


Fig. 6. Distribution of transporter proteins along the distal nephron. NKCC2, bumetanide-sensitive Na-K-2Cl cotransporter; NCC, thiazide-sensitive Na-Cl cotransporter; NCX, Na-Ca exchanger; PMCA, plasma membrane Ca²⁺-ATPase; CaBP, calcium binding protein calbindin-D28k; ENaC, amiloride sensitive epithelial Na channel; AQP2, vasopressin-dependent water channel aquaporin 2; AQP3, aquaporin 3; AQP4, aquaporin 4.

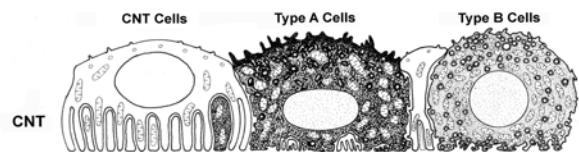


Fig. 7. Diagram of cell types in connecting tubule.

연결세관 (connecting segment)은 원위세관과 집합세관사이의 이행부위로서, CNT의 주 세포는 CNT cell이나, 사람을 비롯한 흰쥐와 생쥐에서 DCT에서 CD로 서서히 이행됨으로써 DCT cell과 집합관의 주세포 (principal cell) 그리고 사이세포가 섞여 있다. 사이세포는 그 형태학적 특징과 기능에 따라 A형 사이세포 (type A intercalated cell, α-intercalated cell)와 B형 사이세포 (type B intercalated cell, β-intercalated cell)로 나누며, CNT에는 이 두 세포가 분포하고 있다^{1, 2, 8, 9, 11)} (Fig.

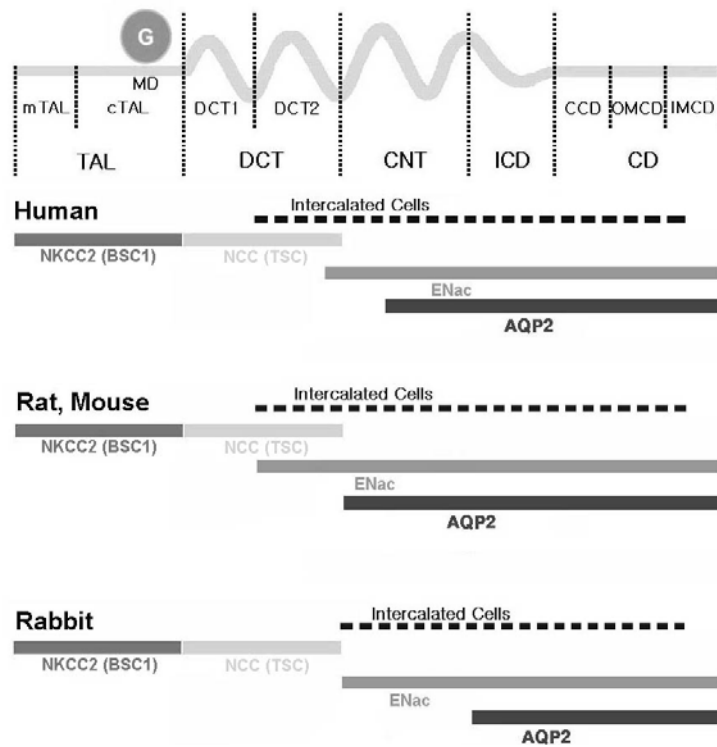


Fig. 8. Structural segmentation and distribution of sodium and water transport systems in the distal nephron of human, rabbit, rat and mouse.

3, 5, 7).

집합관 (collecting duct)은 있는 부위에 따라 피질집합관 (cortical collecting duct, CCD), 바깥수질집합관 (outer medullary collecting duct, OMCD), 속수질집합관 (inner medullary collecting duct, IMCD)으로 나눈다 (Fig. 2, 9). 피질집합관은 피질의 수질방사에 위치하며, 상피세포는 두 가지 세포 즉 주세포 (principal cell)와 사이세포 (intercalated cell)로 구성되어 있으며, 사이세포가 약 1/3을 차지하고 있다 (Fig. 9). 주세포는 세포소기관 (cell organelles)이 거의 없어 세포 전체가 밝게 보여 밝은세포 (light cell)이라고도 하며, 자유면 세포막은 비교적 평활하다. 반면에 사이세포는 사립체와 관상소포 (tubulovesicle)가 많으며 세포질이 어두워 어두운세포 (dark cell)이라고도 한다. 또한 사이세포의 자유면에는 미세융모 또는 미세주름 (microplicae)인 미세돌기 (microprojection)가 잘 발달되어 있다.

수질집합관내 사이세포는 A형 세포이며, 속수질집합관 (inner medullary collecting duct, IMCD)의 초기부에서부터 점차적으로 사라지기 시작해서 중간 및 말단부분에는 없다 (Fig. 9). 속수질 집합관의 말단 2/3부분에 있

는 세포들은 속수질집합관세포 (IMCD세포, IMCD cell)라고 불리우는 특별한 세포형태로 구성된다. IMCD세포의 세포질은 세포소기관이 거의 없어 매우 밝으며, 콩팥유두 끝으로 내려감에 따라 높이가 증가한다 (Fig. 9). 주세포와 IMCD세포들은 항이뇨호르몬이 작용하는 부위로서, 항이뇨호르몬에 의해 수분을 재흡수하여 고장성 오줌을 형성하고, 반면에 항이뇨호르몬이 결핍되면 수분 투과성이 저하되어 저장성의 오줌을 형성한다^{1,2)}.

Distal nephron내 사이세포의 분포와 기능

원위곱슬세관 (distal convoluted tubule), 연결세관 (connecting tubule) 및 집합관 (collecting duct)으로 구성된 원위신원 (distal nephron)내에 분포하는 사이세포 (intercalated cell)는 신장의 산-염기 조절기능에 중요한 역할을 한다. 사이세포는 형태와 기능에 따라 두 가지 세포 즉, H⁺을 세관공간으로 분비하는 A (또는 α)형 사이세포와 HCO₃⁻를 분비하는 B (또는 β)형 사이세포로 구분하고 있다. A형 사이세포는 자유면세포막 (apical cell membrane)의 H⁺-ATPase와 기저외측세포막 (basolateral cell membrane)의 Cl⁻/HCO₃⁻ exchanger를 통하

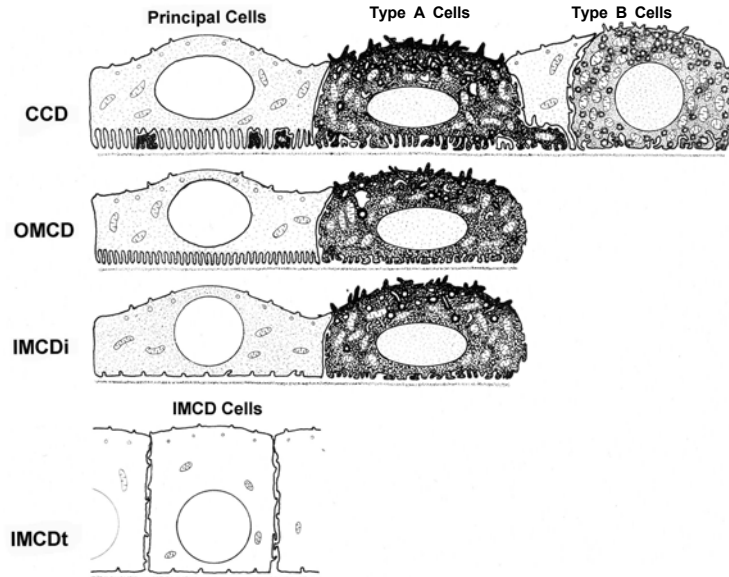


Fig. 9. Segmental distribution of cell types in the collecting duct.

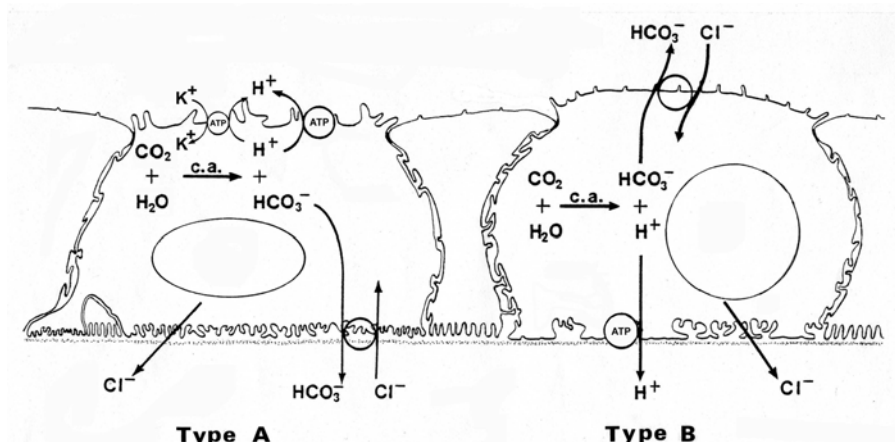


Fig. 10. Model of type A and B intercalated cells.

여 H^+ 을 분비하고, HCO_3^- 를 흡수한다. 이와 반대로 B형 사이세포는 HCO_3^- 를 분비하는 세포로서 A형 사이세포에서와 같은 운반체를 통하여 이루어지나, transporter의 위치가 A형 사이세포와는 정반대로서 자유면세포막에 Cl^-/HCO_3^- exchanger가, 기저외측세포막에 H^+ -ATPase가 있다^{11, 12)} (Fig. 10). 그러나 A형 사이세포의 기저외측세포막에 있는 Cl^-/HCO_3^- exchanger를 표지하는데 이용되는 band3 protein (anion exchanger-1, AE1)에 대한 항체에 B형 사이세포의 자유면세포막에 있는 Cl^-/HCO_3^- exchanger는 표지되지 않고, 최근 pendrin (apical Cl^-/HCO_3^- exchanger)에 의하여 표지됨이 알려졌다¹³⁾. 또한 이 세포에서 H^+-K^+ -ATPase가 H^+ 분비에 관여한다는 보고가 있으나 명확히 밝혀져 있지는 않다. 한편 AE1가지고 있지 않은 세포 중 H^+ -ATPase를 핵상부세포질 및

자유면세포막에 있는 세포인 non A-non B 사이세포가 있음이 밝혀졌으나, 아직 그 기능에 대하여는 잘 모르는 상태이다. 그러나 이 세포가 pendrin에 양성반응을 보이는 것으로 보아, B형 사이세포의 아형일 가능성이 제시되고 있다¹³⁾.

집합관에서 aquaporin과 urea transporter의 분포

수분통로인 (AQP)가 요세관 (renal tubule) 상피세포에서의 수분이동에 관여함을 알게 되었고, 현재까지 AQP는 AQP0 그리고 AQP1부터 AQP9까지 10종류가 밝혀졌다^{14, 15)}. 이중 콩팥에는 AQP1, AQP2, AQP3, 및 AQP4가 있으며, 최근에는 AQP6, AQP7 및 AQP8도 발견되는 것으로 알려져 있다. 이러한 수분통로들은 체내 수분조절과 콩팥내 요 농축기전에 중요한 역할을 하며,

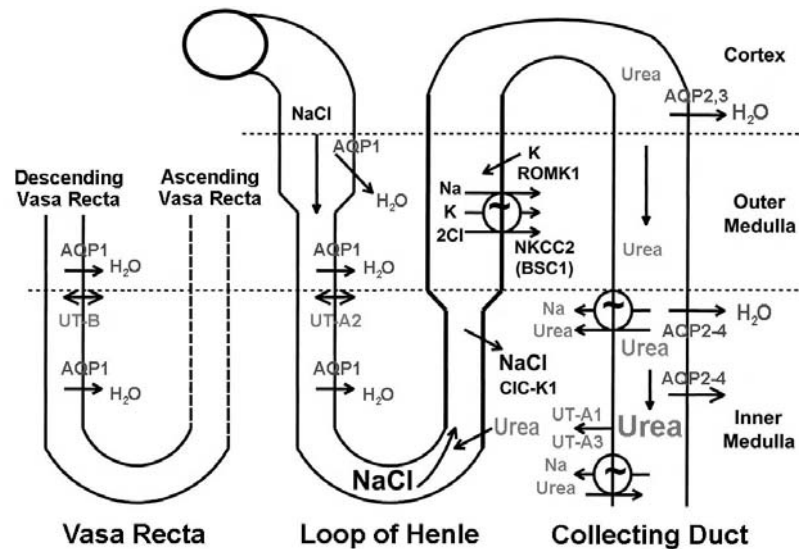


Fig. 11. Diagram showing the location of the major medullary transport proteins involved in the urine concentrating mechanism in vasa recta, loop of Henle and collecting duct. UT, urea transporter; AQP, aquaporin; NKCC/BSC, Na-K-2Cl cotransporter; ROMK, renal outer medullary K channel.

현재 그 조절기전에 대한 많은 연구가 이루어지고 있다. 집합관의 주세포와 IMCD 세포에는 AQP2, AQP3 및 AQP4가 발현되며, 이중 AQP2는 연결세관세포에서부터 IMCD 세포에 이르기까지 주로 자유면세포막과 핵상부 세포질에 강하게 발현되지만, 최근 기저외측세포막에도 발현됨이 알려졌다¹⁶⁾. 한편 AQP3와 AQP4는 기저외측세포막에 국한하여 발현되며, AQP3는 속수질 끝으로 갈수록 약하게 발현되는 반면 AQP4는 강하게 발현된다. 생쥐의 경우에는 근위세관의 S₃ 세포의 기저외측세포막에서 AQP4가 발현된다¹⁴⁾.

요소운반체 (urea transporter, UT)는 요세관에서 발현되는 요소운반체인 UT-A와 적혈구에서 발현되는 요소운반체인 UT-B로 나누고 있다. UT-A에는 5가지 아형 즉 UT-A1, UT-A2, UT-A3, UT-A4 및 UT-A5가 있으며, 그중 UT-A1~A4는 콩팥에서 발현되며, UT-A5는 고환에서 발현되는 것으로 알려져 있다^{5, 7)}. 콩팥에서 UT-A2는 헨레고리에서 짧은고리-DTL의 말단1/2부위에서 가장 강하게 발현되며, 긴고리-DTL의 중간부위에서도 약하게 발현된다. UT-A1과 UT-A3는 속수질집합관의 중간 및 말단부위의 IMCD 세포에서 발현된다. UT-B는 수질내 내림곧은혈관 (descending vasa recta)에서 발현된다. IMCD 세포에서 UT-A1과 UT-A3는 세포질에서 발현되며 세포막에서는 발현되지 않는 것으로 보아, IMCD 세포에서의 요소 운반에는 이 두 요소운반

체 이외에 다른 운반체가 관여하리라 생각하고 있다.

참 고 문 헌

- 1) Tisher CC, Madsen KM: Anatomy of the kidney. In: The kidney edited by Brenner BM, WB Saunders Company, Philadelphia, 1996, p3-71
- 2) Kriz W, Kaissling B: Structural organization of the mammalian kidney. In: The Kidney: Physiology and Pathophysiology, edited by Seldin DW and Giebisch G, New York, Raven, 2000, p587-654
- 3) Pallone TL, Zhang Z, Rhinehart K: Physiology of the renal medullary microcirculation. *Am J Physiol Renal Physiol* **284**:F253-F266, 2003
- 4) Kim J, Kim WY, Han KH, Knepper MA, Nielsen S, Madsen KM: Developmental expression of aquaporin-1 in the rat renal vasculature. *Am J Physiol Renal Physiol* **276**:F498-F509, 1999
- 5) Kim YH, Kim DU, Han KH, Jung JY, Sands JM, Knepper MA, Madsen KM, Kim J: Expression of urea transporters in the developing rat kidney. *Am J Physiol Renal Physiol* **282**:F530-F540, 2002
- 6) Kriz W, Bankir L, et al.: A standard nomenclature for structure of the kidney. The renal commission of the international union of physiological sciences (IUPS). *Pfluegers Arch* **411**:113-120, 1988
- 7) Sands JM: Molecular approaches to urea transporters. *J Am Soc Nephrol* **13**:2795-2806, 2002
- 8) Reilly RF, Ellison DH: Mammalian distal tubule: Physiology, pathophysiology, and molecular anatomy. *Physiology Reviews* **80**(1):277-313, 2000
- 9) Biner HL, Arpin-Bott MP, Loffing J, Wang X,

- Knepper MA, Hebert SC, Kaissling B: Human cortical distal nephron: Distribution of electrolyte and water transport pathways. *J Am Soc Nephrol* **13**:836-847, 2002
- 10) Jung JY, Kim YH, Cha JH, Han KH, Kim MK, Madsen KM, Kim J: Expression of aldose reductase in developing rat kidney. *Am J Physiol Renal Physiol* **283**:F481-F491, 2002
- 11) Kim J, Kim YH, Cha JH, Tisher CC, Madsen KM: Intercalated cell subtypes in connecting tubule and cortical collecting duct of rat and mouse. *J Am Soc Nephrol* **10**:1-12, 1999
- 12) Han JS, Kim GH, Kim J, Jeon US, Joo KW, Na KY, Ahn C, Kin S, Lee SE, Lee JS: Secretory-defect distal renal tubular acidosis is associated with transporter defect in H-ATPase and anion exchanger-1. *J Am Soc Nephrol* **13**:1425-1432, 2002
- 13) Kim YH, Kwon TH, Frische S, Kim J, Tisher CC, Madsen KM, Nielsen S: Immunohistochemical localization of pendrin in intercalated cell subtypes in rat and mouse kidney. *Am J Physiol Renal Physiol* **283**:F744-F754, 2002
- 14) Kim YH, Earm JH, Ma T, Verkman AS, Knepper MA, Madsen KM, Kim J: AQP-4 expression in adult and developing mouse and rat kidney. *J Am Soc Nephrol* **12**:1795-1804, 2001
- 15) 권태환, 김진: 콩팥내 수분통로(aquaporins)의 분포 및 임상적 의의. *대한신장학회지* **21**(4):507-515, 2002
- 16) Jeon US, Joo KW, Na KY, Kim YS, Lee JS, Kim J, Kim GH, Nielsen S, Knepper MA, Han JS: Oxytocin induces apical and basolateral redistribu-

tion of aquaporin-2 in rat kidney. *Nephron Exp Nephrol* **93**:e36-e45, 2003