

Oberflächendifferenzierung bei Epithelien

Epithelzellen weisen verschiedene Differenzierungen ihrer Plasmamembran auf, die es ihnen ermöglichen, ihre Funktion optimal zu erfüllen. Entsprechend dem polaren Bau der Epithelzellen und damit der Unterteilung in apikale und basolaterale Domäne kann man zwischen Differenzierungen der apikalen und Differenzierungen der basolateralen Zelloberfläche unterscheiden.

Differenzierungen der apikalen Zelloberfläche

Als Differenzierungen der apikalen Zelloberfläche sind Mikroplicae, Mikrovilli, Stereozilien und Kinozilien bzw. Flagellen zu besprechen.

Mikroplicae

Mikroplicae sind niedrige faltenförmige Fortsätze der apikalen Plasmamembran. Sie begünstigen vor allem die Haftung eines Flüssigkeitsfilms, dienen aber auch der Oberflächenvergrößerung, wobei es speziell für diese Funktion andere Oberflächendifferenzierungen gibt, die die Oberfläche wesentlich effektiver vergrößern als Mikroplicae: Mikrovilli und Stereozilien. Mikroplicae kommen regelmäßig an der Oberfläche von unverhorntem, mehrschichtigen Plattenepithel vor, zum Beispiel auf der Plica vocalis, im Ösophagus oder auf der Cornea.

Mikrovilli

Mikrovilli sind fingerförmige Fortsätze. Sie sind meistens circa 0,1 µm dick und können bis zu 2 µm lang sein. Mikrovilli vergrößern die Oberfläche einer Epithelzelle auf das 20- bis 30-fache. Somit sind sie typisch für Epithel mit starker Resorption, beispielsweise im Dünndarm oder in den proximalen Nierentubuli. Mikrovilli können aber auch im Dienst der Sekretion stehen. So weisen zum Beispiel die Belegzellen des Magens auch Mikrovilli auf, die Säure sezernieren. Im Dünndarm und in den proximalen Nierentubuli besitzen sämtliche Epithelzellen einen so ausgeprägten Besatz an Mikrovilli, dass er im Rasterelektronenmikroskopischen Bild als dichter Rasen erscheint. Das Lichtmikroskopische Äquivalent ist der Bürstensaum.

Mikrovilli bestehen aus einem Gerüst aus circa 20 bis 30 quervernetzten Aktinfilamenten. Der Zusammenhalt der Aktinfilamente erfolgt im Wesentlichen durch die Proteine Fimbrin und Villin. Durch Myosin I ist das Aktinfilament-Gerüst mit der Plasmamembran verbunden. Das Gerüst der Mikrovilli ist im sogenannten terminalen Netz (terminal web) verankert, welches überwiegend aus Spektrin und Myosin II aufgebaut ist, aber auch Intermediärfilamente spielen hier eine Rolle. Desweiteren besitzen Mikrovilli eine ausgeprägte Glykokalyx.

Stereozilien

Stereozilien gleichen in ihrem Aufbau den Mikrovilli. Sie unterscheiden sich von diesen vor allem in ihrer Größe: Stereozilien können bis zu 10 µm lang werden und sind durchschnittlich 2 µm dick. Ein weiterer Unterschied besteht darin, dass Stereozilien zum Teil über dünne Zytoplasmabrücken miteinander verbunden sind. Lichtmikroskopisch sind Stereozilien als lange Härchen erkennbar, die häufig zu Schöpfen miteinander verklebt sind.

Grundsätzlich unterscheidet man zwei Typen von Stereozilien. Zum einen sind dies die flexiblen Stereozilien, Samenweg-Stereozilien, die man im Nebenhodengang und am Anfang des Samenleiters findet. Zum anderen sind dies die steifen Stereozilien im Innenohr. Solche Innenohr-Stereozilien enthalten über 100 Aktinfilamente, die besonders dicht gepackt sind. Innenohr-Stereozilien können ausschließlich an ihrer Basis etwas hin- und herbewegt werden, was wesentlich für die Entstehung der Erregung der Sinneszellen ist.

Kinozilien und Flagellen

Kinozilien sind bewegliche, feine, haarförmige Zellfortsätze. Ihr Durchmesser beträgt circa $0,25\ \mu\text{m}$. Ihre Länge schwankt normalerweise zwischen $5\text{-}12\ \mu\text{m}$, Kinozilien können aber über $100\ \mu\text{m}$ lang sein. Solche besonders langen Kinozilien nennt man Geißeln beziehungsweise Flagellen. Im Schwanz des Spermiums befindet sich zum Beispiel eine einzelne Flagelle.

Das Binengerüst der Kinozilien wird als Axonema bezeichnet. Es besteht aus neun zirkulär angeordneten Doppel-Mikrotubuli, sogenannten Mikrotubulus-Doubletten. Zentral befindet sich ein Paar einzelner Mikrotubuli. Dieses $9 \times 2 + 2$ -Muster ist charakteristisch für alle Kinozilien in Eukaryoten. Die Mikrotubulus-Doubletten setzen sich aus einem vollständigen A-Tubulus mit 13 Protofilamenten und einem unvollständigen B-Tubulus mit 11 Protofilamenten zusammen. A- und B-Tubulus sind so miteinander verschmolzen, dass sie sich eine gemeinsame Wand von vier Protofilamenten teilen. Die zentralen Mikrotubuli sind beide vollständig. Hilfsproteine sorgen für die Quervernetzung und erzeugen die Kraft für die Bewegung der Kinozilien (Dynein). Nexin hält beispielsweise den peripheren Ring zusammen. Speicherproteinkomplexe verbinden die neun Mikrotubulus-Doubletten mit der inneren Scheide, einem um die zentralen Mikrotubuli gelegener Proteinkranz.

Die Kinozilien sind im Basalkörperchen, dem Kinetosom, verankert. Der Aufbau der Kinetosomen gleicht dem der Zentriolen: neun Mikrotubulus-Tripletten sind im Kreis wie ein Wagenrad angeordnet. Die Tripletten bestehen aus einem vollständigen A-Tubulus und zwei angelagerten unvollständigen Mikrotubuli (B- und C-Tubulus). A- und B-Tubulus der Kinozilien sind direkte Fortsetzungen der entsprechenden Tubuli des Kinetosoms.

Das für die Bewegung verantwortliche Protein ist das Dynein. Es ist ein sehr großer Proteinkomplex, der ein Molekulargewicht von ungefähr zwei Millionen Dalton aufweist. Die Unterseite des Dyneins bindet unabhängig von ATP fest an einen A-Tubulus. Der Kopf besitzt eine ATP-abhängige Bindungsstelle für einen B-Tubulus. Wenn Dynein in Aktion tritt, bindet der Kopf nun ein ATP und lagert sich an einen B-Tubulus an. Anschließend hydrolysiert er das ATP, wodurch er in Richtung des minus-Endes vom B-Tubulus wandert. Dynein bewirkt also eine Gleitkraft zwischen den benachbarten Mikrotubulus-Doubletten. Da die Doubletten durch Hilfsproteine mechanisch fest verbunden sind, kann eine solche Gleitbewegung nicht stattfinden. Stattdessen wird die Kraft des Dyneins in eine Krümmung umgesetzt.

Der Bewegungsablauf einer Kinozilie setzt sich aus einem Kraftschlag und einer Rückholbewegung zusammen. Während des Kraftschlags ist die Kinozilie gestreckt, während der Rückholbewegung geknickt. Bestimmte Epithelien tragen einen dichten Saum von Kinozilien. Diese Epithelien nennt man Flimmerepithelien, z.B. die Epithe-

lien der Atemwege oder der Tuba uterina. Alle Kinozilien eines solchen Epithels schlagen rhythmisch koordiniert hintereinander, also metachron. Dadurch kommt ein gerichteter Flüssigkeitsstrom zustande. In den Atemwegen dient dieser Flüssigkeitsstrom dazu, Schleim, Staubpartikel und Bakterien nach oben zum Rachen zu fegen, wo sie geschluckt und letztendlich eliminiert werden.

Lichtmikroskopisch sind Kinozilien vor allem an den gut färbbaren Kinetosomen erkennbar, die im lichtmikroskopischen Präparat eine durchgehende Linie bilden. Die Kinozilien selbst sind schlecht färbbar, auf Grund ihrer Größe aber durchaus im Lichtmikroskop zu erkennen.

Differenzierungen der basolateralen Zelloberfläche

Mikroplicae

Auch auf der basolateralen Zelloberfläche findet man Mikroplicae. Man nimmt an, dass sie der Haftung von Epithelzellen untereinander dienen.

Basolaterale Interdigitationen/Invaginationen

Basolaterale Interdigitationen beziehungsweise Invaginationen sind allgemeine Begriffe für Einfaltungen der basolateralen Zellmembran. Diese Einfaltungen können tubulär oder blattförmig sein und dienen der Vergrößerung der Zelloberfläche. In Epithelzellen sind diese Invaginationen stets blattförmig. Am auffälligsten ist ihr Vorkommen in Form der sogenannten basalen Einfaltungen.

Basale Einfaltungen

Eine genauer definierte Form der basolateralen Interdigitationen sind die basalen Einfaltungen. Hierbei handelt es sich um starke Einfaltungen der basalen Zellmembran. Ihre Funktion ist die Oberflächenvergrößerung. Basale Einfaltungen sind eine Besonderheit von Epithelzellen mit einem hohen Flüssigkeits- und Elektrolytdurchgang. Sie kommen zum Beispiel in den Nierentubuli, in den Streifenstücken der Speicheldrüsen oder in den Plexus choroidei vor. Oft sind sie mit entsprechenden Falten der Nachbarzelle verzahnt. Die Einfaltungen zeichnen sich durch das Vorkommen von Na^+/K^+ -ATPase aus. Ihr lichtmikroskopisches Äquivalent ist die basale Streifung, die allerdings auch durch die Färbung der in den basalen Einfaltungen eingelagerten Mitochondrien zustande kommt. Das elektronenmikroskopische Äquivalent der basalen Streifung ist das basale Labyrinth.