**Zeitschrift:** Schweizer Archiv für Tierheilkunde SAT : die Fachzeitschrift für

Tierärztinnen und Tierärzte = Archives Suisses de Médecine Vétérinaire

ASMV : la revue professionnelle des vétérinaires

Herausgeber: Gesellschaft Schweizer Tierärztinnen und Tierärzte

**Band:** 129 (1987)

**Artikel:** Licht- und elektronenmikroskopischer Nachweis der Ca-ATPase im

Oberflächenepithel der Speiseröhre vom Rind

**Autor:** Schessner, M. / Schnorr, B. / Weyrauch, K.-D.

**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-589176

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF: 29.11.2025** 

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Aus den Instituten für Vet.-Anatomie, -Histologie und -Embryologie der Justus-Liebig-Universität Giessen und der Freien Universität Berlin

# Licht- und elektronenmikroskopischer Nachweis der Ca<sup>++</sup>-ATPase im Oberflächenepithel der Speiseröhre vom Rind<sup>1, 2</sup>

von M. Schessner, B. Schnorr<sup>3</sup> und K.-D. Weyrauch

## **Einleitung**

Die bedeutende Rolle der Ca<sup>++</sup>-Ionen für die Aufrechterhaltung grundlegender zellulärer Funktionen ist unumstritten (*Carafoli und Crompton*, 1978). Wesentlich beteiligt an der Regulation der intrazellulären Ca<sup>++</sup>-Ionenkonzentration ist die Ca<sup>++</sup>-ATPase, indem sie Ca<sup>++</sup>-Ionen gegen einen Gradienten durch biologische Membranen transportiert. Der hervorragenden Bedeutung dieses Enzymsystems entsprechend, ist die Ca<sup>++</sup>-ATPase Gegenstand zahlreicher Studien an einer Vielzahl von Zellen und Geweben (*Carafoli und Scarpa*, 1982; *Benga*, 1986; *Rega und Garrahan*, 1986).

In früheren Untersuchungen haben wir die Ca<sup>++</sup>-aktivierbare ATPase sowohl im Vormagenepithel der Wiederkäuer (*Schnorr*, 1971) als auch im Epithel der Pars proventricularis und der Speiseröhre von Pferd und Schwein nachweisen können (*Schnorr und Wille*, 1971; Wille et al., 1971). Da derartige Untersuchungen vom Speiseröhrenepithel der Wiederkäuer fehlen, und sich in der Zwischenzeit die häufig kritisierten Nachweisverfahren wesentlich verbessert haben, wurde mit den neuen Methoden nach *Ando et al.* (1981) die Ca<sup>++</sup>-ATPase in diesem mehrschichtigen Epithel licht- und elektronenmikroskopisch untersucht.

### Material und Methoden

Schleimhautproben aus dem mittleren Drittel der Speiseröhre von 5 Rindern wurden direkt nach der Tötung der Tiere entnommen und in 25 °C warmem Cacodylatpuffer (mit 0,25 M Saccharose, pH 7,3) gespült. Danach wurden die Proben für die Lichtmikroskopie 60 Minuten bei 0–4 °C in 2%igem Paraformaldehyd in 0,1 M Cacodylatpuffer (pH 7,3) und für die Elektronenmikroskopie 90 Minuten in 1,5%igem Glutaraldehyd in 0,5 M Cacodylatpuffer (pH 7,3) fixiert. Nach Spülung in 0,1 M Cacodylatpuffer mit 0,25 M Saccharose (pH 7,3) wurden für die Lichtmikroskopie 20 µm dicke Kryostatschnitte sowie für die Elektronenmikroskopie 40 µm dicke Schnitte angefertigt.

Die Schnitte wurden für die lichtmikroskopischen Untersuchungen über 20 Minuten und für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen über 10 Minuten im Medium nach Ando et al. (1981) als Standardmedium (Medium I) bei Raumtemperatur inkubiert. Das Standardmedium setzt sich wie folgt zusammen: 250 mM Glycin-NaOH-Puffer, 2 mM Bleicitrat, 3 mM Vanadium-freies Na<sub>2</sub>-ATP (Substrat), 10 mM CaCl<sub>2</sub> (Aktivator) und 2,5 mM Levamisol (Hemmer der alkalischen Phosphatase). Sowohl das Standard- als auch die folgenden Kontrollmedien wurden auf einen End-pH von 9,0 einge-

<sup>3</sup> Korr.-Adresse: Frankfurter Strasse 98, BRD-6300 Giessen

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Herrn Prof. Dr. W. Mosimann zu seinem 65. Geburtstag gewidmet.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Schn. 57/7–3)

stellt. Folgende Kontrollinkubationen wurden durchgeführt: im Medium II wurde zum Nachweis bleiinduzierter Präzipitatbildung das Substrat ATP weggelassen. Das Medium III enthielt zusätzlich zu den Ca<sup>++</sup>-Ionen 10 mM MgCl<sub>2</sub>, um den Einfluss von Mg<sup>++</sup>-Ionen auf die Enzymaktivität zu prüfen. Dem Medium IV fehlten zum Nachweis der Spontanhydrolyse Ca<sup>++</sup>- und Mg<sup>++</sup>-Ionen, und bei IVa wurde zusätzlich das Gewebe 30 Min. in einer 10 mM EDTA-Lösung vorinkubiert. Medium V enthielt kein Levamisol, wodurch die Hemmung der alkalischen Phosphatase unterblieb. Das Medium VI entsprach vollständig dem Medium I, jedoch wurden die Schnitte 30 Min. in 10 mM EDTA vorinkubiert. Dem Medium VII wurde zusätzlich zu den Standardreagenzien 0,01 mM Quercetin als Hemmer der Ca<sup>++</sup>-ATPase beigefügt (*Fewtrell und Gomperts*, 1977). Das Medium VIII enthielt anstelle von CaCl<sub>2</sub> 10 mM MgCl<sub>2</sub>, um die Abhängigkeit des Enzyms von Mg<sup>++</sup>-Ionen zu testen. Im Medium IX wurde ATP durch 3 mM Na-β-Glycerophosphat ersetzt. Beim Versuch X wurden die Schnitte zum Nachweis nichtenzymatischer Hydrolyse vor der Standardinkubation 10 Min. auf 60°C erhitzt.

Für die Lichtmikroskopie wurden die Schnitte in H<sub>2</sub>O gespült, in 2%igem Ammoniumsulfid nachbehandelt und in Glyceringelatine eingeschlossen. Für die Elektronenmikroskopie erfuhren die Schnitte eine Nachfixierung in 1%iger Osmiumlösung, um anschliessend in Durcupan eingebettet zu werden. Die Ultradünnschnitte wurden sowohl unkontrastiert als auch kontrastiert (Uranylacetal und Bleicitrat) im EM 109 (Zeiss) untersucht.

### **Befunde**

### 1. Lichtmikroskopische Ergebnisse

Die positive Enzymreaktion wird sichtbar durch dunkle Bleisulfidniederschläge entlang der Zellmembranen. Vereinzelt treten auch im Zytoplasma granuläre Reaktionsprodukte auf.

Standardinkubation: Nach der Inkubation mit dem Standardmedium zeigt sich an allen untersuchten Epithelproben das gleiche Ergebnis. Deutlich positiv reagieren die Zellmembranen der Zellen des Str. basale und spinosum, wobei die Reaktion bereits im Str. spinosum superficiale stark abnimmt (Abb. 1a). Das Str. superficiale weist nur vereinzelt Enzymaktivität auf.

Kontrollinkubation: Durch Zugabe von Mg<sup>2+</sup>-Ionen (Medium III) lässt sich die Reaktion nicht verstärken. Fehlt Levamisol als Inhibitor der alkalischen Phosphatass (Medium V), so entspricht das Ergebnis dem der Standardinkubation (Abb. 1b). Die trifft auch dann zu, wenn die Schnitte in EDTA vorinkubiert werden (Medium VI) oder Quercetin als Inhibitor (Medium VII) zugegeben wird.

Nach Ersatz vom CaCl<sub>2</sub> durch MgCl<sub>2</sub> (Medium VIII) reagieren die Basalzellen und auch das Str. spinosum schwach positiv. Eine Reaktion bleibt aus nach Inkubation im Medium ohne ATP (Medium II) und ohne aktivierende Ionen (Medium IV). Auch nach Ersatz von ATP durch Na-β-Glycerophosphat (Medium IX) und nach Erhitzung der Schnitte vor der Inkubation auf 60° (Medium X) ist keine Enzymaktivität nachweisbar.

# 2. Elektronenmikroskopische Ergebnisse

Im Elektronenmikroskop zeigt sich die positive Enzymreaktion an den Basal-und Spinosazellen stärker, als dies aufgrund der lichtmikroskopischen Befunde zunächstzu erwarten war. Enzymaktivitäten sind nicht nur im Str. basale und spinosum (Abb. 2a) sondern gelegentlich auch im Str. superficiale (Abb. 2b) nachweisbar. Die Reaktions

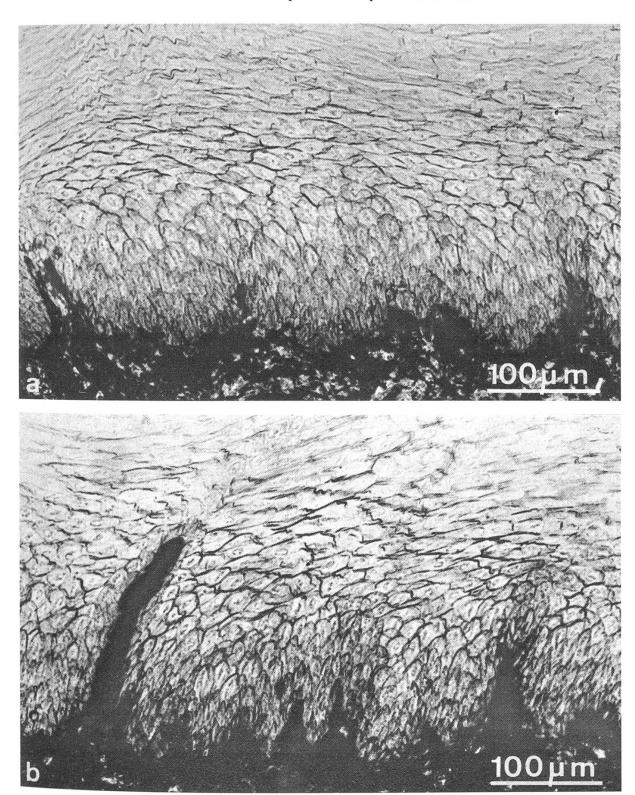
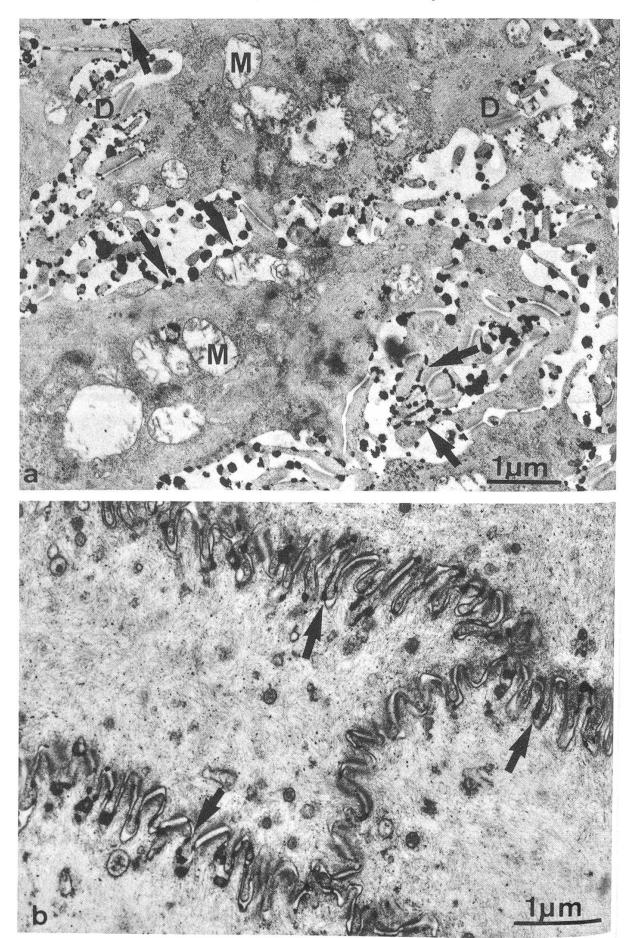


Abb. 1: Lichtmikroskopischer Nachweis der Ca<sup>++</sup>-ATPase im Oberflächenepithel der Speiseröhre des Rindes nach Inkubation mit dem Standardmedium (a) und mit dem Kotrollmedium V ohne Levamisol (b); die positive Reaktion ist an den schwarzen Niederschlägen entlang der Zellmembranen zu erkennen.



produkte in Form elektronendichter Bleiphosphatniederschläge bilden unterschiedlich grosse Korpuskel, die vorwiegend auf der äusseren Lamelle der Zellmembran liegen, aber auch zum Teil auf dem Heterochromatin und vereinzelt in intrazellulären Vesikeln. An Desmosomen und Hemidesmosomen lässt sich in der Regel keine Ca<sup>++</sup>-ATPase-Aktivität nachweisen.

### **Diskussion**

Mit der gegenüber der Bleisalzmethode nach Farquhar und Palade (1966) spezifischeren neuen Methodik nach Ando et al. (1981) konnte die Ca++-ATPase am Speiseröhrenepithel des Rindes in gleicher Verteilung und ähnlicher Reaktionsstärke nachgewiesen werden, wie dies früher vom gleichartigen Epithel des Schweines und Pferdes beschrieben wurde (Wille et al., 1971). Insgesamt gesehen ist bei gleicher Inkubationszeit die Enzymreaktion im Speiseröhrenepithel jedoch wesentlich geringer als in der Pars proventricularis von Pferd und Schwein (Schnorr u. Wille, 1971). Gleichzeitig wurde auch bestätigt, dass die Ca++-ATPase dieses mehrschichtigen Plattenepithels bei Fehlen der alkalischen Phosphatase die gleiche Lokalisation und Aktivität wie die Mg++-ATPase besitzt. Anders ist es am Vormagenepithel der Wiederkäuer, wo die Ca++-ATPase nicht nur biochemisch (Schnorr, 1971; Tellhelm, 1971), sondern auch cytochemisch nachweisbar (v. Solodkoff et al., 1986) wesentlich geringere Aktivitäten zeigt. Im Gegensatz zum Vormagenepithel der Wiederkäuer ist in der Speiseröhre die Aktivität der Ca++-ATPase weder durch Quercetin hemmbar, noch – zumindest nicht cytochemisch erfassbar – durch Mg++-Ionen beeinflussbar. Ob es sich bei der Ca++-ATPase des Speiseröhrenepithels um einen anderen Enzymtyp als im Vormagenepithel handelt, oder ob die Zellmembranen eine unterschiedliche Durchlässigkeit für Quercetin besitzen, müssen biochemische Untersuchungen zeigen.

Die hervorragende Bedeutung der Ca<sup>++</sup>-ATPase für den aktiven transmembranösen Ca<sup>++</sup>-Transport ist durch zahlreiche Forschungsergebnisse an einer grossen Zahl verschiedener Zellen und Gewebe unterstrichen worden. Eingehend untersucht ist neben der Ca<sup>++</sup>-ATPase des sarkoplasmatischen Retikulums, die an der Ca<sup>++</sup>-Akkumulation wesentlich beteiligt ist (*Kranias et al.*, 1980), diejenige der Erythrozytenmembran (*Schatzmann und Roelofsen*, 1977; *Schatzmann*, 1983), wo sie für den von innen nach aussen gerichteten Ca<sup>++</sup>-Transport verantwortlich gemacht wird. Ferner wurde dieses Enzymsystem am Plasmalemm weiterer Blutzellen wie den Lymphozyten, Monozyten und neutrophilen Granulozyten nachgewiesen, ebenso vielfach an verschiedenen Membranen des Nervengewebes (Literaturübersicht bei *Rega und Garrahan*, 1986). So ist beispielsweise die Ca<sup>++</sup>-ATPase in der Hypophyse möglicherweise an der Regulation der extrazellulären Ca<sup>++</sup>-Ionenkonzentration beteiligt (*Bambauer*, 1984).

Abb. 2: Elektronenmikroskopischer Nachweis der Ca<sup>++</sup>-ATPase im Str. spinosum (a) und im Str. superficiale (b) des Speiseröhrenepithels vom Rind nach Inkubation mit dem Standardmedium; die Reaktionsprodukte liegen an der Aussenseite des Plasmalemms (Pfeile). M Mitochondrien, D Desmosomen.

Im Vergleich dazu sind Berichte über das Vorkommen der Ca<sup>++</sup>-ATPase in epithelialen Verbänden weniger zahlreich. Das Enzym ist beispielsweise Bestandteil des Plasmalemms des Nierenrindenepithels (*Gmaj et al.*, 1982; *de Smedt et al.*, 1983), des endometrialen Oberflächen- und Drüsenepithels (*Wille und Schnorr*, 1970) und des Konjuntivalepithels (*Weyrauch*, 1982). Am Plasmalemm von Epithelzellen des Duode nums stimmt die Ca<sup>++</sup>-ATPase-Aktivität mit der Verteilung des ATP-abhängigen Ca<sup>++</sup>-Transportes überein (*van Corven et al.*, 1985). Die Belegzellen des Magens besitzen eine latente Ca<sup>++</sup>-stimulierbare ATPase, die möglichwerweise als Regulator der H<sup>+</sup>-Transportfähigkeit des K<sup>+</sup>-stimulierten ATPase-Systems fungiert (*Nandi und Ray*, 1982). Auch während der pränatalen Entwicklung ist die Ca<sup>++</sup>-ATPase nachweisbar so beispielsweise am Epithel des Dickdarmes (*Wille*, 1984).

Handelt es sich bei den soeben aufgeführten Epithelien um solche mit dominant m sorptiven Funktionen oder sekretorischen Leistungen, mit denen die Regulation des Ca++-Transportes bzw. der intrazellulären Ca++-Ionenkonzentration in Verbindung steht, so trifft dies auf das mehrschichtige Plattenepithel der Speiseröhre nicht zu. Vielmehr handelt es sich um ein Epithel mit beherrschender mechanischer Schutzfunktion das sich darüberhinaus den ausgeprägten Kaliberschwankungen des Ösophagus an passen muss. Dies schafft den Bezug zu den kontraktilen Proteinen des Zytoskelettsin Form der Aktin- und Myosinfilamente, welche in jüngster Zeit auch in verschiedenen Epithelien als ein für die Funktion grundlegendes zytomobiles System nachgewiesen wurden. Beispielhaft sei die Organisation des Zytoskeletts am intestinalen Bürsten saumepithel angeführt (Glenney et al., 1980; Broschat et al., 1983). Die Arbeitsgrupp um Seguchi (1982) konnte ultracytochemisch die Aktivität einer Ca++-ATPase in den Oberflächenzellen des Übergangsepithels aus der Harnblase dort nachweisen, wo sich ein umfangreiches (Aktin-)Mikrofilamentnetz ausdehnt. Letzteres stellt die morpholo gische Grundlage für die Veränderung der Zellform in Anpassung an die Kontraktions Dilatations-Zyklen der Harnblase dar. Auch im Speiseröhrenepithel könnte ein Aktin Myosin-System für die Adaptationsfähigkeit der Zellform verantwortlich sein. Die nachgewiesene membrangebundene Ca++-ATPase-Aktivität könnte als Ca++-Pump die intrazelluläre Ca++-Ionenkonzentration regulieren, während die zum Teil intrazy toplasmatische Enzymaktivität an die Myosinfilamente gebunden sein könnte, - ak Ausdruck der Ca++-abhängigen ATP-hydrolysierenden Aktivität der Myosinköpse Um diese Vermutung zu bestätigen, befinden sich Arbeiten über die Organisation der Aktin- und Myosinfilamentsystems sowie dessen Beziehung zur Ca++-ATPase-Aktivität im Speiseröhrenepithel der Wiederkäuer in Vorbereitung.

### Zusammenfassung

Die Ca<sup>2+</sup>-ATPase wurde mit neuen Methoden im mehrschichtigen Plattenepithel der Speise röhre vom Rind licht- und elektronenmikroskopisch nachgewiesen. Bei dieser Phosphatase handelte sich um ein plasmalemmales Enzym, dessen Aktivität weder durch Mg<sup>++</sup>-Ionen beeinflussbar noch durch Quercetin hemmbar ist. Positiv reagieren die Zellen des Stratum basale und Stratum spinosum Bereits im oberen Stratum spinosum nimmt die Enzymaktivität stark ab, um im Stratum superficials meist zu fehlen. Ultrastrukturell liegen die Reaktionsprodukte an der äusseren Lamelle der Zellmembran und nur selten innen. An Desmosomen und Halbdesmosomen ist keine Enzymaktivität nach weisbar. Funktionell könnte die Ca<sup>2+</sup>-ATPase in diesem mehrschichtigen Plattenepithel mit überwick gender mechanischer Funktion Bedeutung für dessen kontraktiles Zytoskelett besitzen.

#### Résumé

La Ca<sup>2+</sup>-ATPase a été mise en évidence dans l'épithelium squameux stratifié de l'œsophage de la vache, ceci au microscope électronique et optique en appliquant des méthodes nouvelles.

Cette phosphatase est un enzyme plasmalemmal dont l'activité ne peut ni être influencée par les ions Mg<sup>++</sup>, ni être inhibée par la quercétine. Les cellules du St. basale et St. spinosum réagissent positivement. L'activité enzymatique diminue déjà fortement dans la partie supérieure du St. spinosum et est le plus souvent absente dans le St. superficiale. Ultrastructurellement, les produits de réaction se situent sur la lamelle externe de la membrane cellulaire et ne sont que rarement à l'intérieur. Aucune activité enzymatique n'est décelable dans les desmosomes et les semi-desmosomes. La Ca<sup>2+</sup>-ATPase pourrait avoir une signification pour la contractilité du cytosquelette des cellules de cet épithelium stratifié dont la fonction est essentiellement mécanique.

### Riassunto

La Ca<sup>2+</sup>-ATPasi venne individuata con nuovi metodi microscopici, normali ed elettronici, nell'epitelio piatto pluristratificato dell'esofago del bovino. Questa fosfatasi è un enzima plasmalemmale, la cui attività non può esser influenzata nè con ioni MG<sup>++</sup>, nè può esser inibita con la quercitina.

Le cellule dello strato basale e dello strato spinoso reagiscono in modo positivo. Già nello strato spinoso superiore la attività enzimatica diminuisce sensibilmente, sino a scomparire frequentemente nello strato superficiale. Sul piano ultrastrutturale i prodotti di reazione giaciono nella lamella esterna della membrana cellulare e solo raramente all'interno. Nessuna attività enzimatica è rilevabile nei desmosomi e nei semidesmosomi. Sul piano funzionale la Ca<sup>2+</sup>-ATPasi potrebbe avere importanza per la contrattilità del citoscheletro in questo epitelio piatto pluristratificato con preponderante funzione meccanica.

### **Summary**

A Ca<sup>++</sup>-ATPase was demonstrated with new methods in the stratified squamous epithelium of bovine esophagus on the light and electron microscopic level. This phosphatase is an enzyme of the plasma membrane, whose activity is neither influenced by Mg<sup>++</sup>-ions nor inhibited by Quercetin. Positive reactions exhibit cells of Str. basale and Str. spinosum.

While in the upper Str. spinosum the activity is significantly reduced, it lacks in the Str. superficiale. Ultrastructurally, the reaction products are localized on the outer surface of the cell membrane and seldom on the inner one. No activity is present on desmosomes and hemi-desmosomes. Functionally, the Ca<sup>++</sup>-ATPase in this stratified squamous epithelium, with a dominant mechanical function, might be significant for the contractile cytoskeleton.

Allen Mitarbeitern, besonders Frau H. Kirsch und Frau I. Könnecke, gilt Dank für hervorragende technische Mitarbeit.

### Literaturverzeichnis

Ando T.; Fujimoto K.; Mayahara, H.; Miyajima H.; Ogawa K.: A new one-step method for the histochemistry and cytochemistry of Ca<sup>++</sup>-ATPase activity. Acta Histochem. Cytochem. 14, 705–726 (1981). – Bambauer H.J.: Histochemischer und zytochemischer Nachweis der Ca<sup>++</sup>-ATPase in der Adenohypophyse und der Neurohypophyse des Meerschweinchens. Diss. med. vet. Giessen (1984). – Benga G.: Structure and Properties of Cell Membranes. Vol. II Molecular basis of selected transport systems. CRC Press, Boca, Raton, Florida (1986). – Broschat K.O.; Stidwill, R.P.; Burgess, D.R.: Phosphorylation controls brush border motility by regulating myosin structure and association with the cytoskeleton. Cell 35, 561–571 (1983). – Burgess D.R.; Prum B.E.: Reevaluation of brush border motility: Calcium induces core filament solation and microvillar vesiculation. J. Cell Biol. 94, 97–107 (1982). – Carafoli E.; Crompton M.: The regulation of intracellular calcium. In: Current topics in membranes and transport, Vol. 10 (eds. F. Bronner and A. Kleinzeller) Academic Press, New York, 151–216 (1978). – Carafoli E.; Scarpa A.: Transport ATPases. Annals of the New York academy of

science, Vol. 402 (1982). - Corven van E.J.J. M.; Roche C.; van Os C. H.: Distribution of Ca<sup>2+</sup>-AT-Pase, ATP-dependent Ca2+-transport, calmodulin and vitamin D-dependent Ca2+binding protein along the villus-crypt axis in rat duodenum. Biochim. Biophys. Acta 820, 274-282 (1985). - Farquhar M. G.; Palade G. E.: Adenosine triphosphatase localization in amphibian epidermis. J. Cell Biol. 30, 359-379 (1966). - Fewtrell C. M. S.; Gomperts B. D.: Effects of flavone inhibitors of transport ATPase on histamine secretion from rat mast cells. Nature 265, 635-636 (1977). - Glenney J. R.; Bretscher A., Weber, K.: Calcium control of the intestinal microvillus cytoskeleton: its implications for the regulation of microfilament organizations. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 77, 6458-6462 (1980). - Gmaj P., Murer H.; Carafoli E.: Localization and properties of a high-affinity (Ca2+ + Mg2+)-ATPase in isolated kidney cortex plasma membranes. FEBS Lett. 144, 226-230 (1982). - Kranius E. G.; Mandel F., Wang T.; Schwartz A.: Mechanism of the stimulation of calcium ion dependent adenosine triphosphatase of cardiac sacroplasmic reticulum by adenosine 3,5-monophosphate dependent protein kinase. Biochemistry USA 19, 5435-5438 (1980). - Nandy J.; Ray T. K.; Sen P. C.: Studies of gastric Ca<sup>2+</sup>-stimulated triphosphatase. I. Characterization and general properties. Biochim. Biophys. Acta 688, 88-92 (1982). - Rega A. F.; Garrahan P.J.: The Ca<sup>2+</sup> pump of plasma membranes. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida (1986). - Schatzmann H. J.: The red cell calcium pump. Ann. Rev. Physiol. 45, 303 (1983). - Schatzmann H.J.; Roelofsen B.: Some aspects of the Ca-pump in human red blood cells. In: Proc. in Life Sci. FEBS Symp. No. 42, (eds.: G. Semenza and E. Carafoli) Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, (1977). - Schnorr B.: Histochemische, elektronenmikroskopische und biochemische Untersuchungen über die ATPasen im Vormagenepithel der Ziege. Z. Zellforsch. 114, 365-389 (1971). - Schnorr B.; Wille K.-H.: Saure und alkalische Phosphatase sowie Adenosintriphosphatasen im Epithel der Pars proventricularis des Pferdemagens. Z. Zellforsch. 114, 482-492 (1971). Seguchi H.; Okada T.; Ogawa K.: Localization of Ca++-activated adenosine triphosphatase activities in the transitional epithelium of the rabbit urinary bladder. Acta Histochem. Cytochem. 15, 76-89 (1982). - Smedt de H.; Parys J. B.; Borghgraef R.; Wuytack F.: Phosphorylated intermediates of (Ca<sup>2+</sup> + Mg<sup>2+</sup>)-ATPase and alkaline phosphatase in renal plasma membranes. Biochim. Biophys Acta 728, 409-418 (1983). - Solodkoff von I.; Schnorr B.; Weyrauch K.-D.: Licht- und elektronenmikroskopischer Nachweis der Ca2+-ATPase im Vormagenepithel bei Schaf und Ziege. (in Vorbereitung) (1986). – Tellhelm B.: Die Isolierung und biochemische Charakterisierung von Plasmamembra nen aus Pansenepithelzellen. Diss. med. vet. Giessen (1971). - Weyrauch K. D.: Funktionelle Morpho logie des Konjuntivalepithels der Hauswiederkäuer. Habil.-Schrift, Giessen (1982). - Wille K.-H. Über die pränatale Entwicklung der Dickdarm-Mukosa unter besonderer Berücksichtigung ihre Epithels. Habil.-Schrift, Giessen (1984). - Wille K.-H.; Schnorr B.: Histochemische und elektronen optische Untersuchungen über Adenosintriphosphatasen des endometrialen Oberflächen- und Drüsenepithels der Ziege. Z. Zellforsch. 110, 284-300 (1970). - Wille K.-H.; Schummer A.; Schnorr B. Über das mehrschichtige Plattenepithel des Vorderdarmes von Schwein, Pferd und Hauswiederkäuer. Schweiz. Arch. Tierheilk. 113, 561–576 (1971).

Manuskripteingang: 31. Oktober 1986