

**МОДУЛЯЦІЯ ІМУНІТЕТУ ТА БАРСРНОЇ ФУНКЦІЇ
У ПРЕ- І ПОСТНАТАЛЬНОМУ ОНТОГЕНЕЗІ ТВАРИН.
ХАРАКТЕРИСТИКА МЕМБРАННИХ БІЛКІВ
ІНТЕСТИНАЛЬНОГО ЕПІТЕЛІЯ
У ПІЗНІЙ ПЛОДОВИЙ ПЕРІОД ОНТОГЕНЕЗУ**

Масюк Д. М., Недзвецький В. С., Кокарсв А. В.

ВСТУП

Локальна спеціалізація епітеліальних клітин травного тракту встановлюється в період раннього постнатального розвитку¹. Тому розуміння формування механізмів такої спеціалізації в утробний період онтогенезу на сьогодні є актуальними. Клітини, що запрограмовані стати ентероцитами, змінюють як свою функцію, так і структуру під час міграції до кінчиків ворсинок. Структурне дозрівання мембрани передуює її функціональному дозріванню, яке проходить лише після закінчення структурної диференціації². Утворення ворсинок ентероцитів у плода відбувається за рахунок інвагінації мезенхіми, пов'язаної зі структурною диференціацією ентероцитів і обмеженням мітозу до основи ворсинок³. Частина процесу структурної диференціації ентероцитів передбачає подовження окремих мікрворсинок у мембрані. Потенціал і швидкість ентероцитів утворювати мікрворсинки пов'язані з фізичним розміром крипт і не залежать від швидкості проліферації клітин⁴.

Основні програми, що регулюють динамічні структурно-функціональні зміни у ентероцитах ссавців закладені до народження⁵. Різні локальні і системні фактори здатні стимулювати проліферацію клітин. Загальна реакція ентероцитів полягає у прискоренні швидкості та інтенсивності, з якою вони диференціюються⁴. Це дозволяє

¹ Chin A.M., Hill D.R., Aurora M., Spence J.R. Morphogenesis and maturation of the embryonic and postnatal intestine. *Semin Cell Dev Biol.* 2017. Vol. 66. P. 81-93. doi: 10.1016/j.semcdb.2017.01.011

² Kimberly R.P., Wu J., Gibson A.W., Su K., Qun H., Li X., Edberg J.C. Diversity and duplicity: human Fcγ receptors in host defense and autoimmunity. *Immunol. Res.* 2002. Vol. 26, № 1-3. P. 177-189. <https://doi.org/10.1385/IR:26:1-3:177>

³ Oh S., Yoo Y.B. Epithelial-Mesenchymal Interactions for the Development of Intestinal Villi. *Dev Reprod.* 2019. Vol. 23, №4. P. 305-311. doi:10.12717/DR.2019.23.4.305.

⁴ Cencer C. S., Silverman J. B., Meenderink L. M., Krystofiak E. S., Millis B. A., Tyska M. J. Adhesion-based capture stabilizes nascent microvilli at epithelial cell junctions. *Developmental cell.* 2023. Vol. 58, № 20. P. 2048-2062. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2023.09.001>

⁵ Trotta R.J., Swanson K.C. Prenatal and Postnatal Nutrition Influence Pancreatic and Intestinal Carbohydrase Activities of Ruminants. *Animals (Basel).* 2021. Vol. 11, № 1. P. 171. doi: 10.3390/ani11010171.

кишечнику адаптуватися до широких коливань швидкості, з якою клітини утворюються в крипті. Гомеостатичний контроль над проліферацією і функціями ентероцитів окремі дослідники перекладають на сам ентероцит⁶.

Базальна поверхня епітеліального листа зазвичай лежить на базальній пластинці. Ця структура являє собою особливий тип позаклітинного матриксу, знайденого в епітеліальних і ендотеліальних клітинах, і містить, головним чином, колаген, ламінін і протеоглікани типу IV, зокрема, гепарансульфатні протеоглікани⁷. Молекулярні деталі прикріплення базолатеральної мембрани до базальної пластинки маловивчені. Хемідесмосоми, спеціалізовані адгезійні переходи, наявні в базальній частині базолатеральної мембрани деяких епітеліальних клітин, і вони прилипають до базальної пластинки⁸.

Транспортна функція поляризованих епітеліальних клітин потребує особливих вимог, зокрема, щоб білки мембрани сортувалися та зберігалися у потрібному апікальному або базолатеральному домені мембрани. Головним місцем сортування для нових синтезованих плазматичних мембранних білків є транс-комплекс Гольджі (екзоцитарний шлях)⁹. Додатково в ендоцитарному шляху розподіл білків відбувається між доменами транс-комплекса Гольджі, плазматичною мембраною та різними мембранними доменами (транскитарний шлях)¹⁰. Певна міграція везикул між транс-комплексом Гольджі і плазматичною мембраною відбувається уздовж мікротрубочок¹¹.

Поляризація епітеліальних клітин не обмежується розділенням двох доменів плазматичних мембран, а також включає орієнтацію цитозольних органел і цитоскелету. Високоорганізовані актинові

⁶ Guerbette T., Boudry G., Lan A. Mitochondrial function in intestinal epithelium homeostasis and modulation in diet-induced obesity. *Mol Metab.* 2022. Vol. 63. P. 101546. doi: 10.1016/j.molmet.2022.101546.

⁷ Lee S.E., Massie I., Meran L., Li V.S. Extracellular Matrix Remodeling in Intestinal Homeostasis and Disease. In *Advances in Stem Cells and their Niches.* 2018. Vol. 2. P. 99–140. <https://doi.org/10.1016/bs.asn.2018.01.001>

⁸ Howard A.M., LaFever K.S., Fenix A.M., Scurrah C.R., Lau K.S., Burnette D.T., Bhawe G., Ferrell N., Page-McCaw A. DSS-induced damage to basement membranes is repaired by matrix replacement and crosslinking. *J Cell Sci.* 2019. Vol. 132, №7. jcs226860. doi: 10.1242/jcs.226860.

⁹ Fölsch H. Regulation of membrane trafficking in polarized epithelial cells. *Curr Opin Cell Biol.* 2008. Vol. 20, №2. P. 208–213. doi: 10.1016/j.ceb.2008.01.003.

¹⁰ Grandl F., Schwarm A., Ortman S., Furger M., Kreuzer M., Clauss M. Kinetics of solutes and particles of different size in the digestive tract of cattle of 0.5–10 years of age, and relationships with methane production. *J Anim Physiol Anim Nutr (Berl).* 2018. Vol. 102, №3. P. 639–651. doi: 10.1111/jpn.12862.

¹¹ Jaulin F., Xue X., Rodriguez-Boulan E., Kreitzer G. Polarization-dependent selective transport to the apical membrane by KIF5B in MDCK cells. *Dev Cell.* 2007. Vol. 13, №4. P. 511–522. doi: 10.1016/j.devcel.2007.08.001.

мікрофіламенти стабілізують мікрворсинки в апікальній частині епітеліальних клітин. Ці мікрофіламенти представляють собою щільну сітку F-актинових філаментів і актин-зв'язувальних білків, близьких до полюсу апікальної клітини, що фіксується на сполучному комплексі. Цілісність мікрофіламентів актину є необхідною умовою для ефективного доставлення різних поліпептидів до апікальної мембрани. Деякі поліпептиди родини аннексину також беруть участь у апікальному перенесенні мембранних білків¹².

Упродовж тривалого часу сигнали внутрішньоклітинного сортування білків у базолатеральній частині мембрани вважалися доміантними над апікальними сортувальними детермінантами. Дослідження демонструють, що блокада базолатерального сортування призводить до перенаправлення білків та їх експресії на апікальній плазматичній мембрані. Поряд із цим, видалення базолатеральних детермінант призводить до деполаризації білкової доставки¹³. Ця ієрархія сигналів сортування передбачає, що апікальна і базолатеральна інформація про сортування конкурує в спільному переміщенні по екзоцитарному шляху.

Розподіл білків на апікальному або базолатеральному домені мембрани підтримує декілька механізмів. По-перше, щоб запобігти вільній дифузії протеїнів з однієї ділянки в іншу і парацелюлярній дифузії йонів та розчинених речовин існує молекулярний бар'єр на межі між апікальними і базолатеральними мембранними доменами¹⁴. По-друге, кілька класів мембранних протеїнів зв'язуються з комплексом цитоплазматичних каркасів анкірину-спектрину на базолатеральній мембрані, включаючи йонні транспортери і канали¹⁵. Ці взаємодії є важливими у регуляції перенесення мембранного білка і утримування його в різних мембранних доменах.

Білки полярності були спочатку ідентифіковані в епітелії як комплекси білка, що беруть участь у регуляції апіко-базальної полярності, але вони також трапляються в мігрувальних мезенхімальних клітинах¹⁶.

¹² Indra I., Troyanovsky R.B., Shapiro L., Honig B., Troyanovsky S.M. Sensing Actin Dynamics through Adherens Junctions. *Cell Rep.* 2020. Vol. 30, №8. P. 2820-2833. doi: 10.1016/j.celrep.2020.01.106.

¹³ Stoops E.H., Caplan M.J. Trafficking to the apical and basolateral membranes in polarized epithelial cells. *J Am Soc Nephrol.* 2014. Vol. 25, №7. P. 1375-1386. doi:10.1681/ASN.2013080883.

¹⁴ Shin K., Fogg V.C., Margolis B. Tight junctions and cell polarity. *Annu Rev Cell Dev Biol.* 2006. Vol. 22. P. 207–235. <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.22.010305.104219>

¹⁵ Bennett V., Healy J. Organizing the fluid membrane bilayer: diseases linked to spectrin and ankyrin. *Trends Mol Med.* 2008. Vol. 14, №1. P. 28-36. doi:10.1016/j.molmed.2007.11.005.

¹⁶ McCaffrey L. M., Macara I. G. Widely conserved signaling pathways in the establishment of cell polarity. *Cold Spring Harbor perspectives in biology.* 2009. Vol. 1, №2. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001370>

Мембранні білки, в переважній більшості, утворюють надмолекулярні ансамблі, хоча всередині мембранного бішару в них немає структурної необхідності, вони цілком занурені всередину мембранного бішару і легко переміщуються в латеральному напрямку. Білкові асоціати можуть складатися з декількох однакових молекул (тобто бути гомоолігомерами) або включати до складу різні за структурою і функцією білки (гетероолігомери)¹⁷.

Досліджено показники вмісту протеїнів з молекулярними масами 37, 40 та 43 кДа у плазмолемі ентероцитів тонкої кишки новонароджених телят у динаміці від народження до 24-годинного віку. Доведено відносно високий уміст експресії протеїнів з молекулярною масою 37, 40 та 43 кДа у мембранній фракції лізатів ентероцитів порожньої кишки щойно новонароджених телят із подальшим вірогідним зменшенням сумарного вмісту цих протеїнів у віці шість годин та збільшенням у віці 24 години порівняно з останнім¹⁸.

Розподіл індивідуальних білків на апікальній і базалотеральній мембрані ретельно досліджений в різних видах епітелію. Встановлено ряд білків, які були використані в якості маркерів для апікальних і для базолатеральних мембран. Зокрема, на апікальному домені ентероцитів були виявлені і кількісно ідентифіковані наступні білки: лужна фосфатаза, дипептидилпептидаза, гаммаглутамілтрансфераза, лейцин амінопептидаза (амінопептидаза N), мальтаза, нейтральна ендопептидаза, нуклеотидаза¹⁹. На базальному домені ентероцитів були виявлені і ідентифіковані: аденілатциклаза, лужна фосфатаза, АТФ-залежні H-2 антигени, Na⁺/K⁺-АТРаза²⁰.

Узагальнення результатів дослідження білкового складу апікальних та базальних мембран ентероцитів дозволяє зробити певні висновки. По-перше, специфічний білок зазвичай локалізується в одному домені поверхні в кожній клітині. По-друге, білок, який був призначений на один поверхневий домен в одному епітеліальному клітинному типі,

¹⁷ Drozdowski L.A., Clandinin T., Thomson A.B. Ontogeny, growth and development of the small intestine: Understanding pediatric gastroenterology. *World J Gastroenterol.* 2010. Vol. 16, №7. P. 787-799. doi: 10.3748/wjg.v16.i7.787.

¹⁸ Голопура С.І., Маринюк М.О., Цвіліховський М.І. Експресія імунорецепторних протеїнів у плазмолемі ентероцитів новонароджених телят у період формування колострального імунітету. *Біологія тварин.* 2017. Т.19, №2. С. 16–22. <http://dx.doi.org/10.15407/animbiol19.02.016>

¹⁹ Gajda A.M., Storch J. Enterocyte fatty acid-binding proteins (FABPs): different functions of liver and intestinal FABPs in the intestine. *Prostaglandins Leukot Essent Fatty Acids.* 2015. Vol. 93. P.9-16. doi: 10.1016/j.plefa.2014.10.001.

²⁰ Almásy J., Diszházi G., Skaliczki M., Márton I., Magyar Z.É., Nánási P.P., Yule D.I. Expression of BK channels and Na⁺-K⁺ pumps in the apical membrane of lacrimal acinar cells suggests a new molecular mechanism for primary tear-secretion. *Ocul Surf.* 2019. Vol. 17, №2. P. 272-277. doi:10.1016/j.jtos.2019.01.007.

зазвичай знаходиться в одному і тому ж домені інших епітеліальних клітин (однак є винятки)²¹.

Дані про розподіл специфічних білків між двома поверхневими доменами необхідні для визначення ефективності сортування апікальних і базолатеральних білків. Потрібно знати не тільки загальний уміст білка в кожному домені, але й і його відносну поверхневу щільність. У даний час необхідні дані про більшість білків різних епітеліальних клітин, як в тканинах, так і в культурі, відсутні. Рівень неідентифікованих білків може відображати різницю між апікальною і базолатеральною поверхнею мембрани²². Чи існують протеїни, які можуть поширюватися без полярності на два поверхневі домени в поляризованих епітеліальних клітинах, теж залишається невідомим.

Більшість виявлених на сьогодні білків із мембран є інтегральними істинно мембранними білками. Однак ряд інших білків також асоціюються з одним або іншим доменом клітинної поверхні. Білки з молекулярними масами 140 кДа і 110 кДа, що локалізовані на апікальній мембрані ентероцитів, можуть слугувати в якості місць приєднання актинових філаментів до мембрани. Менше відомо про білки, які зв'язані з базолатеральною мембраною ентероцитів. Відомо, що кілька білків приєднуються до сполучних елементів у цьому мембранному домені²³.

Встановлено, що в апікальній мембрані ентероцитів корів міститься 26, а в базолатеральній – 29 поліпептидних фракцій. Апікальна мембрана ентероцитів містить поліпептиди з молекулярними масами 110, 31 і 26 кДа, вищий рівень фракцій 95, 63, 52, 43 і 33 кДа та нижчий – 24 кДа. У базолатеральній мембрані ентероцитів наявні поліпептиди з молекулярними масами 115, 87, 35 і 15,5 кДа, які не виявлені в апікальній²⁴.

Особливостями білкового складу плазматичної мембрани ентероцитів тонкої кишки новонароджених телят є наявність в апікальній мембрані (28 фракцій) поліпептидів із молекулярними масами 155, 135, 35, і 15,5 кДа, причём відсутні фракції, що виявлені у дорослих тварин – 145 і 72 кДа. В базолатеральній мембрані (27 фракцій)

²¹ Brasitus T.A. Lipid dynamics and lipid-protein interaction in rat enterocyte plasma membranes. In Attachment Of Organisms To The Gut Mucosa. Biochemistry. 1980. Vol. 19, № 12. P. 2763–2769. doi: 10.1021/bi00553a035

²² Apodaca G. Role of Polarity Proteins in the Generation and Organization of Apical Surface Protrusions. Cold Spring Harb Perspect Biol. 2018. Vol. 10, №1. a027813. doi:10.1101/cshperspect.a027813.

²³ Masiuk D. Structural proteins of plasmolemma of the jejunum absorbing enterocytes of cattle fetus in early fetal period. Ukrainian Journal of Veterinary and Agricultural Sciences. 2019. Vol. 2, №3. P. 32–38. <https://doi.org/10.32718/ujvas2-3.08>

²⁴ Цвіліховський М. І., Грищенко В. А., Усатюк П. В., Мельничук Д. О. Особливості формування колострального імунітету у новонароджених телят. Укр. біохім. журн. 2002. Т. 74, № 4Б(2). С. 78.

наявні поліпептиди з молекулярними масами 155, 135, 31 і 26 кДа, а відсутні – 145, 80, 72 і 29 кДа²⁵. Мембрана ентероцитів зазнає молекулярної диференціації під час розвитку плода, що експресує кілька основних стадійно-специфічних поліпептидів²⁶.

Усі вищезазначені дані свідчать про важливу роль ентероцитів у забезпеченні бар'єрної та транспортної функцій інтестинальної системи. Особлива увага дослідників спрямована на молекулярні механізми транцитозу та морфо-функціональних особливостей апікальної та базолатеральної мембран ентероцитів.

1. Динаміка вмісту структурних білків плазмолемі абсорбційних ентероцитів порожньої кишки плодів великої рогатої у пізньому плодовому періоді

Усі дослідження виконані на 50 плодах великої рогатої худоби (голштинської породи) віком від 5 до 9 місяців масою тіла з масою тіла 2,7–39 кг. Експериментальні дослідження проведено із дотриманням вимог Закону України № 3447-IV від 21.02.06 р. «Про захист тварин від жорстокого поводження» та узгоджуються з основними принципами «Європейської конвенції із захисту хребетних тварин, що використовуються для експериментальних та наукових цілей» (Страсбург, 1986), декларації «Про гуманне ставлення до тварин» (Гельсінкі, 2000) і Національного конгресу з біоетики «Загальні етичні принципи експериментів на тваринах» (Київ, 2001).

Експериментальна частина роботи щодо отримання ізольованих ентероцитів та отримання апікальних і базолатеральних мембран із суспензії ізольованих ентероцитів порожньої кишки плодів великої рогатої худоби, застосовували методи описані у розділі 1 даної глави монографії. Дослідження вмісту і складу структурних білків плазмолемі ентероцитів проводили за допомогою методу електрофорезу у градієнтному поліакрил-амідному гелі 7–18 % за Laemmli з модифікаціями (Laemmli, 1970), як описано у розділі 1.

В апікальній та базолатеральній мембранах у пізньому плодовому періоді ентероцитів порожньої кишки великої рогатої худоби виявлено 31 та 27 білкових фракцій, відповідно, які мали молекулярні маси від 9,6 кДа до 300 кДа.

²⁵ Цвіліховський М.І., Береза В.І., Немова Т.В., Якимчук О.М. Лімітні фактори і патологія тварин антенатального та постнатального розвитку. Вісн. Полтав. держ. аграр. акад. 2014. Т. 3. С. 92–94. <https://doi.org/10.31210/visnyk2014.03.17>

²⁶ Masiuk D. Expression of plasmalemma proteins of the absorptive enterocytes of the cattle in the late fetal period. Ukrainian Journal of Veterinary and Agricultural Sciences. 2020. Vol. 3, №1. P. 52–57. <https://doi.org/10.32718/ujvas3-1.10>

1.1. Динаміка вмісту поліпептидів апікальних мембран ентероцитів у пізньому плодовому періоді

За даними електрофорезу в апікальних мембранах ентероцитів порожньої кишки 5-місячних плодів великої рогатої худоби виявлено 29 білкових фракцій (рис. 2.1). В апікальній мембрані в цей же період білкових фракцій із низькими молекулярними масами (до 24 кДа) було лише 19,7%. Зокрема, білків з молекулярними масами 9,6–14,2 кДа, було $2,04 \pm 0,01\%$; 15,5 кДа – $5,11 \pm 0,05\%$; 17 кДа – $6,03 \pm 0,04\%$; 21 кДа – $3,31 \pm 0,04\%$ та 22,5 кДа – $3,21 \pm 0,02\%$. В той же час, відсоток низькомолекулярних поліпептидних фракцій апікальної мембрани ентероцитів порожньої кишки плодів великої рогатої худоби з 4- до 5-місячного віку істотно змінюється. Відзначимо збільшення відсотку білків із молекулярними масами 17 кДа (в 1,47 раза; $p \leq 0,001$) та зменшення відсотку білків з молекулярними масами 9,6–14,2 кДа, 15,5 кДа 21 кДа та 22,5 кДа у 3,25 ($p \leq 0,001$), 1,11 ($p \leq 0,001$), 1,28 ($p \leq 0,001$) і 1,73 раза ($p \leq 0,001$), відповідно (рис. 2.2).

Білкових фракцій апікальної мембрани з молекулярними масами від 24 кДа до 100 кДа було 69,2%, зокрема, білків з молекулярними масами 26 кДа – 3,66%, 29 кДа – 4,10%, 31 кДа – 4,19%, 33 кДа – 3,50%, 35 кДа – 4,56%, 37 кДа – 5,34%, 39 кДа – 6,73%, 43 кДа – 3,83%, 46 кДа – 4,12%, 52 кДа – 5,66%, 57 кДа – 6,27%, 63 кДа – 5,28%, 72 кДа – 2,94%, 75 кДа – 2,19%, 80 кДа – 2,14%, 87 кДа – 2,37 та 95 кДа – 2,32. Причём, відсоток цих білків у апікальній мембрані ентероцитів порожньої кишки плодів великої рогатої худоби з 4- до 5-місячного віку істотно змінюється.

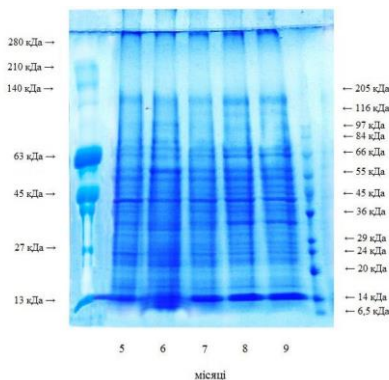


Рис. 2.1. Результати електрофорезу у градієнтному поліакриламідному гелі 7–18% апікальних мембран ентероцитів плодів великої рогатої худоби у пізньому плодовому періоді

Відзначимо збільшення відсотку білків з молекулярними масами 29 кДа (в 1,12 раза; $p \leq 0,05$), 31 кДа (в 1,18 раза; $p \leq 0,05$), 37 кДа (в 1,41 раза; $p \leq 0,001$), 39 кДа (в 1,11 раза; $p \leq 0,05$), 43 кДа (в 1,17 раза; $p \leq 0,05$), 57 кДа (в 1,42 раза; $p \leq 0,001$), 63 кДа (в 1,29 раза; $p \leq 0,001$) та зменшення відсотку білків з молекулярними масами 26 кДа, 33 кДа 35 кДа, 52 кДа, 75 кДа, та 87 кДа в 1,19 ($p \leq 0,001$), 1,11 ($p \leq 0,001$), 1,20 ($p \leq 0,001$), 1,11 ($p \leq 0,05$), 1,11 ($p \leq 0,05$) і 1,68 раза ($p \leq 0,001$), відповідно.

Потрібно відзначити, що в апікальній мембрані ентероцитів плодів великої рогатої худоби на цьому етапі досліджень нами виявлені білки з молекулярними масами 80 кДа та 95 кДа, які в цій мембрані ентероцитів плодів 4-місячного віку були відсутні.

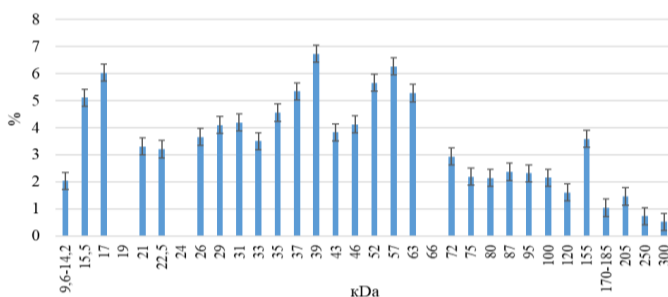


Рис. 2.2. Структурні білки апікальної мембрани ентероцитів порожньої кишки 5-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m; \% ; n=6$

Білкових фракцій з молекулярними масами 100 кДа і більше виявлено лише – 11,1% від загальної кількості поліпептидів. Так, вміст в апікальній мембрані поліпептидів з молекулярними масами 100 кДа становив $2,15 \pm 0,01\%$; 120 кДа – $1,61 \pm 0,01\%$; 155 кДа – $3,59 \pm 0,02\%$; 170–185 кДа – $1,04 \pm 0,01\%$; 205 кДа – $1,46 \pm 0,01\%$; 205 кДа – $0,73 \pm 0,01\%$; 205 кДа – $0,52 \pm 0,01\%$. Білків апікальної мембрани ентероцитів порожньої кишки плодів великої рогатої худоби з молекулярними масами більше 300 кДа за результатами електрофорезу виявлено не було. Доведено збільшення з 5– до 6-місячного віку плодового розвитку великої рогатої худоби відсотку білків з молекулярними масами 100 кДа (в 1,15 раза; $p \leq 0,05$) та 250 кДа (в 1,52 раза; $p \leq 0,001$), за одночасного зменшення відсотку білків з молекулярними масами 120 кДа, 205 кДа та 300 кДа в 1,33, 1,10 ($p \leq 0,05$) та 1,46 раза ($p \leq 0,001$), відповідно.

Відносний вміст низькомолекулярних поліпептидних фракцій апікальної мембрани ентероцитів порожньої кишки плодів великої

рогатої худоби з 5- до 6-місячного віку дещо змінюється (рис. 2.3). Встановлено збільшення загальної кількості цих білків до 20,8%, що більше на 1,07% до їх умісту в апікальних мембранах ентероцитів порожньої кишки плодів 5-місячних великої рогатої худоби. Відзначимо лише достовірне збільшення відсотку білків з молекулярною масою 15,5 кДа в 1,11 раза ($p \leq 0,001$).

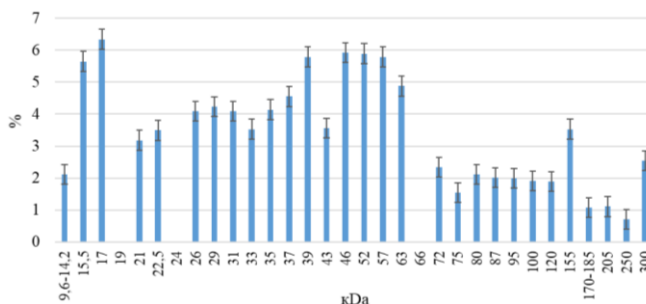


Рис. 2.3. Структурні білки апікальної мембрани ентероцитів порожньої кишки 6-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m; \%$; $n=6$

В апікальних мембранах ентероцитів порожньої кишки 6-місячних плодів великої рогатої худоби білкових фракцій з молекулярними масами від 24 кДа до 100 кДа було 66,5%, що менше майже на 3% від такого за місяць до цього. Відсоток цих поліпептидних фракцій апікальної мембрани ентероцитів порожньої кишки плодів великої рогатої худоби з 5- до 6-місячного віку істотно змінюється. Слід відзначити збільшення відносного вмісту білків з молекулярними масами 26 кДа (в 1,12 раза; $p \leq 0,05$) та 46 кДа (в 1,44 раза; $p \leq 0,001$) за одночасного зменшення частини поліпептидів з молекулярними масами 35 кДа, 37 кДа, 39 кДа, 72 кДа, 75 кДа, 87 кДа та 95 кДа в 1,10 ($p \leq 0,05$), 1,17 ($p \leq 0,01$), 1,16 ($p \leq 0,01$), 1,26 ($p \leq 0,001$), 1,42 ($p \leq 0,001$), 1,18 ($p \leq 0,01$) та 1,17 раза ($p \leq 0,01$), відповідно.

Крім того нами визначено, що уміст білкових фракцій з молекулярними масами більше 100 кДа в апікальній мембрані ентероцитів 6-місячних плодів становить 12,8% від загального вмісту поліпептидів цієї мембрани, що більше на 1,7% за подібний показник у плодів 5-місячного віку. Так, уміст поліпептидів з молекулярними масами 100 кДа становить $2,15 \pm 0,01\%$; 120 кДа – $1,61 \pm 0,01\%$; 155 кДа – $3,59 \pm 0,02\%$; 170–185 кДа – $1,04 \pm 0,01\%$; 205 кДа – $1,46 \pm 0,01\%$; 205 кДа – $0,73 \pm 0,01\%$; 205 кДа – $0,52 \pm 0,01\%$. Білків апікальної мембрани ентероцитів порожньої кишки плодів великої рогатої худоби з

молекулярними масами більше 300 кДа за результатами електрофорезу виявлено не було.

З 5- до 6-місячного віку плодового розвитку встановлено збільшення відсотку білків з молекулярними масами 120 кДа (в 1,17 раза; $p \leq 0,01$), та 300 кДа (в 4,88 раза; $p \leq 0,001$), за одночасного зменшення відсотку білків з молекулярними масами 100 кДа, та 205 кДа в 1,13 раза ($p \leq 0,01$) та 1,32 раза ($p \leq 0,001$), відповідно.

З 6- до 7-місячного віку плодів великої рогатої худоби частина низькомолекулярних поліпептидних фракцій апікальної мембрани ентероцитів порожньої кишки зменшується до 16,3%, або на 4,42%, відповідно до їх умісту в апікальних мембранах ентероцитів 6-місячних плодів (рис. 2.4). Це відбувається за рахунок зменшення відсотку білків із молекулярними масами 9,6–14,2 кДа, 17 кДа та 21 кДа в 2,37 раза ($p \leq 0,001$), 1,37 раза ($p \leq 0,001$) та 1,54 раза ($p \leq 0,001$), відповідно, причому вміст білків з молекулярними масами 15,5 кДа достовірно не змінюється.

В апікальній мембрані ентероцитів порожньої кишки 7-місячних плодів великої рогатої худоби білкових фракцій із молекулярними масами від 24 кДа до 100 кДа становить 69,4%, що більше на 3,9% від цього показника в 6-місячних плодів. Встановлено збільшення відсотку білків із молекулярними масами 26 кДа в 1,09 ($p \leq 0,05$), 29 кДа в 1,10 ($p \leq 0,05$), 46 кДа в 1,29 ($p \leq 0,001$) та 87 кДа в 1,77 раза ($p \leq 0,001$). За цих умов, відбувається зменшення частини поліпептидів із молекулярними масами 35 кДа в 1,19 ($p \leq 0,001$), 37 кДа в 1,27 ($p \leq 0,001$), 39 кДа в 1,63 ($p \leq 0,001$), 43 кДа в 1,18 ($p \leq 0,01$), 57 кДа в 1,74 ($p \leq 0,001$) та 95 кДа в 1,66 раза ($p \leq 0,05$). Серед іншого потрібно відзначити наявність у апікальній мембрані ентероцитів 7-місячних плодів великої рогатої худоби білків з молекулярними масами 24 кДа ($4,09 \pm 0,05\%$) та 66 кДа ($2,97 \pm 0,02\%$), які до цього виявлені не були.

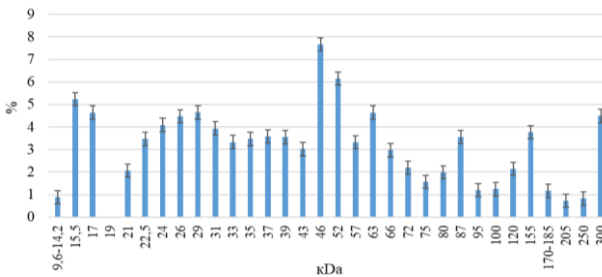


Рис. 2.4. Структурні білки апікальної мембрани ентероцитів порожньої кишки 7-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m; \%; n=6$

Аналіз отриманих результатів вказує на те, що уміст білкових фракцій з молекулярними масами більше 100 кДа в апікальній мембрані ентероцитів 7-місячних плодів великої рогатої худоби становить 14,4% від загальної кількості поліпептидів, що достовірно більше від цього показника у попередній період досліджень. Так, з 6– до 7-місячного віку плодового розвитку великої рогатої худоби у апікальній мембрані ентероцитів встановлено збільшення відсотку білків з молекулярними масами 120 кДа (в 1,13 раза; $p \leq 0,01$), 250 кДа (в 1,15 раза; $p \leq 0,01$) та 300 кДа (в 1,77 раза; $p \leq 0,001$) за зменшення відсотку білків з молекулярними масами 100 кДа і 205 кДа в 1,54 ($p \leq 0,001$) та 1,52 раза ($p \leq 0,001$), відповідно.

Як вказують отримані результати, із 7– до 8-місячного віку плодів великої рогатої худоби спектр білкових фракцій апікальної мембрани ентероцитів достовірно не змінюється, однак змінюється їх співвідношення. Частина низькомолекулярних білків у апікальній мембрані ентероцитів порожньої кишки зменшується до 14,7%, що менше відповідно на 1,7% за цей показник у плодів великої рогатої худоби 7-місячного віку (рис. 2.5). Зокрема, зменшення відбувається за рахунок поліпептидів з молекулярними масами 15,5 кДа та 17 кДа в 1,34 ($p \leq 0,001$) та 1,23 ($p \leq 0,001$), відповідно, тоді, як уміст білків з молекулярними масами 9,6–14,2 кДа достовірно збільшується в 1,13 раза ($p \leq 0,05$).

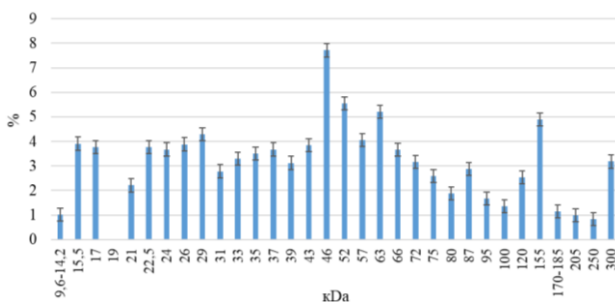


Рис. 2.5. Структурні білки апікальної мембрани ентероцитів порожньої кишки 8-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m; \%$; $n=6$

У апікальній мембрані ентероцитів порожньої кишки 8-місячних плодів великої рогатої худоби фракції поліпептидів з молекулярними масами від 24 кДа до 100 кДа становлять 70,4%, що достовірно не відрізняється від показників у 7-місячних плодів. Однак, встановлено збільшення до 8-місячного віку плодів частини білків з молекулярними

масами 43 кДа в 1,27 ($p \leq 0,001$), 57 кДа в 1,22 ($p \leq 0,001$), 63 кДа у 1,12 ($p \leq 0,05$), 66 кДа в 1,23 ($p \leq 0,001$), 72 кДа в 1,44 ($p \leq 0,001$), 75 кДа в 1,65 ($p \leq 0,05$) та 95 кДа в 1,39 раза ($p \leq 0,001$), за достовірного зменшення частини поліпептидів з молекулярними масами 26 кДа в 1,15 ($p \leq 0,01$), 31 кДа в 1,41 ($p \leq 0,001$), 39 кДа в 1,14 раза ($p \leq 0,05$), 52 кДа в 1,11 ($p \leq 0,051$) та 87 кДа в 1,24 раза ($p \leq 0,001$), відповідно.

Уміст білкових фракцій з молекулярними масами більше 100 кДа в апікальній мембрані ентероцитів 8-місячних плодів становить 14,6%, що достовірно не відрізняється від цього показника у попередній період досліджень. Відзначимо, що із 7– до 8-місячного віку плодового розвитку великої рогатої худоби у апікальній мембрані ентероцитів встановлено збільшення відносного вмісту білків із молекулярними масами 120 кДа (в 1,18 раза; $p \leq 0,01$), 155 кДа (в 1,30 раза; $p \leq 0,001$) та 205 кДа (в 1,36 раза; $p \leq 0,01$), причім відбувається зменшення відсотку білків з молекулярною масою 300 кДа в 1,41 раза ($p \leq 0,001$).

На останньому етапі пренатального розвитку плода відбуваються істотні зміни поліпептидного складу апікальної мембрани ентероцитів (рис. 2.6). Так, з 8– до 9-місячного віку плодів великої рогатої худоби у апікальній мембрані ентероцитів порожньої кишки частина низькомолекулярних білків зменшується до 11,7%, що достовірно менше на 3,0%, порівняно з цим показником у 8-місячному віці плодів. Окремо треба відзначити показове зменшення відносного вмісту поліпептидів із молекулярними масами 15,5 кДа та 17 кДа у 1,55 ($p \leq 0,001$) та 1,43 раза ($p \leq 0,001$), відповідно, причім уміст білків із молекулярними масами 9,6–14,2 кДа та 21 кДа достовірно збільшується в 1,49 ($p \leq 0,001$) та 1,10 раза ($p \leq 0,05$), відповідно. Аналіз проведених досліджень вказує, що в апікальній мембрані ентероцитів порожньої кишки 9-місячних плодів великої рогатої худоби вміст фракцій поліпептидів з молекулярними масами від 24 кДа до 100 кДа становить майже 70%, що достовірно не відрізняється від показників попереднього етапу досліджень. Однак, нами встановлені достовірні зміни у частці кожної з цих фракцій. Зокрема, збільшення до 9-місячного віку плодів частини білків з молекулярними масами 37 кДа в 1,12 ($p \leq 0,05$), 43 кДа в 1,15 ($p \leq 0,05$), 57 кДа у 1,26 ($p \leq 0,001$), 66 кДа в 1,17 ($p \leq 0,01$), 72 кДа в 1,29 ($p \leq 0,001$), 75 кДа в 1,86 раза ($p \leq 0,001$) і 95 кДа в 1,61 раза ($p \leq 0,001$) за зменшення частини поліпептидів з молекулярними масами 26 кДа в 1,25 ($p \leq 0,001$), 29 кДа в 2,09 ($p \leq 0,001$), 31 кДа в 1,54 ($p \leq 0,001$), 35 кДа в 1,12 ($p \leq 0,05$), 39 кДа в 1,23 ($p \leq 0,001$), 52 кДа в 1,23 ($p \leq 0,001$) і 87 кДа у 1,22 раза ($p \leq 0,001$), відповідно.

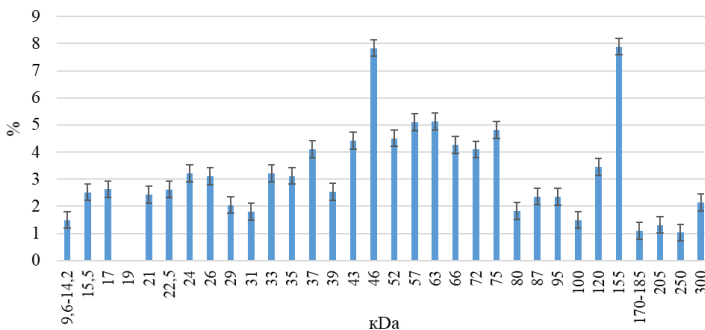


Рис. 2.6. Структурні білки апікальної мембрани ентероцитів порожньої кишки 9-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m; \%; n=6$

Результати досліджень довели, що вміст білкових фракцій з молекулярними масами більше 100 кДа в апікальній мембрані ентероцитів 8-місячних плодів становить 18,4%, що достовірно більше від усіх отриманих попередніх значень. Це збільшення відбувається за рахунок зростання в апікальній мембрані ентероцитів з 8- до 9-місячного віку плодового розвитку великої рогатої худоби відсотку поліпептидів з молекулярними масами 100 кДа в 1,11 ($p \leq 0,05$), 120 кДа в 1,36 ($p \leq 0,001$), 155 кДа в 1,61 ($p \leq 0,001$), 205 кДа в 1,32 ($p \leq 0,001$) та 250 кДа в 1,24 раза ($p \leq 0,001$), причім, поряд із цим, проходить зменшення відсотку білків з молекулярною масою 300 кДа в 1,49 раза ($p \leq 0,001$).

Отже, аналіз результатів електрофорезу білків апікальної мембрани ентероцитів плодів великої рогатої худоби в пізньому плодовому періоді вказує на динамічні зміни їх поліпептидного вмісту. Так, у мембранах ентероцитів відбувається значне зменшення вмісту низькомолекулярних білкових фракцій та збільшення поліпептидів із молекулярними масами більше за 100 кДа. Встановлено появу в апікальній мембрані ентероцитів порожньої кишки великої рогатої худоби з 7-місячного віку плодового розвитку фракцій поліпептидів з молекулярними масами 24 кДа та 66 кДа, які наявні в цій мембрані до кінця плодового періоду.

1.2. Динаміка вмісту поліпептидів базолатеральних мембран ентероцитів у пізньому плодовому періоді

Аналіз проведених нами системних досліджень вказує, що в базолатеральній мембрані ентероцитів 5-місячних плодів великої рогатої худоби є 25 білкових фракцій з молекулярними масами від 9,6 до 155 кДа (рис. 2.7).

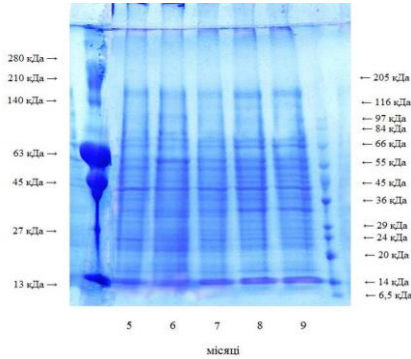


Рис. 2.7. Результати електрофорезу у градієнтному поліакриламідному гелі 7–18% апікальних мембран ентероцитів плодів великої рогатої худоби у пізньому плодовому періоді

Велика частина з виявлених білкових фракцій належить до поліпептидів з низькими молекулярними масами (9,6–24 кДа – 40,26%). Так, уміст білків з молекулярними масами 9,6–14,2 кДа в базолатеральній мембрані 5-місячних плодів становить $14,97 \pm 0,09\%$; 15,5 кДа – $4,98 \pm 0,13\%$; 17 кДа – $3,97 \pm 0,04\%$; 19 кДа – $3,57 \pm 0,03\%$; 21 кДа – $7,81 \pm 0,08\%$. Слід відзначити збільшення в базолатеральній мембрані ентероцитів до 5-місячного віку плодів відсотку білків із молекулярними масами 9,6–14,2 кДа, 19 кДа та 21 кДа в 2,29 ($p \leq 0,001$), 1,28 ($p \leq 0,001$) і 1,19 рази ($p \leq 0,001$), відповідно, порівняно з такими показниками 4-місячних плодів великої рогатої худоби. Зокрема, відбувається зменшення вмісту білків з молекулярними масами 15,5 кДа у 1,36 рази ($p \leq 0,001$) та 17 кДа в 1,79 рази (рис. 2.8).

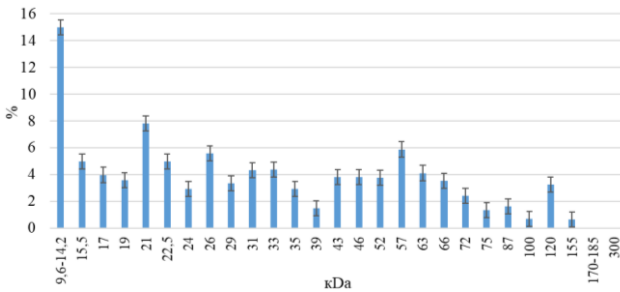


Рис. 2.8. Структурні білки базолатеральної мембрани ентероцитів порожньої кишки 5-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m; \%$; $n=6$

У базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки плодів відносний уміст білків з молекулярними масами 24–95 кДа є переважаючим – 55,2%. Так, уміст білків з молекулярними масами становить 24 кДа – $2,92 \pm 0,0\%$; 26 кДа – $5,57 \pm 0,03\%$; 29 кДа – $3,33 \pm 0,03\%$; 31 кДа – $4,33 \pm 0,03\%$; 33 кДа – $4,35 \pm 0,04\%$; 35 кДа – $2,91 \pm 0,02\%$; 39 кДа – $1,48 \pm 0,03\%$; 43 кДа – $3,82 \pm 0,04\%$; 46 кДа – $3,82 \pm 0,03\%$; 52 кДа – $3,75 \pm 0,04\%$; 57 кДа – $5,88 \pm 0,06\%$; 63 кДа – $4,41 \pm 0,03\%$; 66 кДа – $3,53 \pm 0,04\%$; 72 кДа – $2,41 \pm 0,03\%$; 75 кДа – $1,35 \pm 0,01\%$; 87 кДа – $1,62 \pm 0,01\%$. Потрібно, крім іншого, відзначити достовірне збільшення в базолатеральній мембрані ентероцитів з 4– до 5-місячного віку плодів частини білкових фракцій з молекулярними масами 31 кДа та 52 кДа у 1,17 раза ($p \leq 0,01$) та 1,47 раза ($p \leq 0,001$), відповідно. Поряд із цим, у даний період у базолатеральній мембрані зменшується вміст білків з молекулярними масами 24 кДа в 1,52 ($p \leq 0,001$), 35 кДа у 1,14 ($p \leq 0,05$), 39 кДа в 1,74 ($p \leq 0,001$), 43 кДа в 1,11 ($p \leq 0,05$), 63 кДа в 1,17 ($p \leq 0,01$), 75 кДа в 1,48 ($p \leq 0,001$) та 87 кДа в 1,68 раза ($p \leq 0,001$).

Слід відзначити, що в базолатеральній мембрані ентероцитів 5-місячних плодів білкових фракцій із молекулярними масами 100 кДа і більше виявлено в сумі лише 4,56%. Так, частина поліпептидів з молекулярною масою 100 кДа становила лише $0,69 \pm 0,01\%$, а білків з молекулярними масами 120 кДа та 155 кДа $3,24 \pm 0,03\%$ та $0,63 \pm 0,01\%$, відповідно, на відміну від апікальної мембрани у базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки 2-місячних плодів великої рогатої худоби високомолекулярних білків з молекулярною масою більше за 155 кДа за результатами електрофорезу не виявлено.

У базолатеральній мембрані ентероцитів 6-місячних плодів великої рогатої худоби не виявлено білкову фракцію з молекулярною масою 75 кДа (рис. 2.9). Варто відзначити зменшення в базолатеральній мембрані ентероцитів плодів у період з 5– до 6-місячного віку частини поліпептидів із низькими молекулярними масами майже на 10% ($p \leq 0,001$). Так, частина білків з молекулярними масами 9,6–14,2 кДа зменшилася в 1,60 раза ($p \leq 0,001$), білків з молекулярною масою 17 кДа в 1,30 раза ($p \leq 0,001$) та 21 кДа в 2,06 раза ($p \leq 0,001$) порівняно з показниками 5-місячних плодів великої рогатої худоби. Причём, в 1,36 раза ($p \leq 0,001$) збільшився вміст білків з молекулярною масою 15,5 кДа. Поліпептидів з молекулярною масою 24–95 кДа у базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки 6-місячних плодів великої рогатої худоби переважна більшість – 62,46%, що на 10,9% ($p \leq 0,001$) більше, ніж у 5-місячному віці. В той же час, слід відзначити достовірне збільшення у базолатеральній мембрані ентероцитів з 5- до 6-місячного віку плодів частини білкових фракцій з молекулярною масою 35 кДа (у 1,36 раза; $p \leq 0,001$), 39 кДа (у 1,89 раза; $p \leq 0,001$), 46 кДа (у 2,06 раза; $p \leq 0,001$), 63 кДа (у 1,38 раза; $p \leq 0,001$),

72 кДа (у 1,26 раза; $p \leq 0,001$) та 87 кДа (у 2,03 раза; $p \leq 0,001$). Поряд із цим, у даний період відбувається зменшення частини білків з молекулярною масою 29 кДа у 1,11 раза ($p \leq 0,05$) та 31 кДа у 1,70 раза ($p \leq 0,001$).

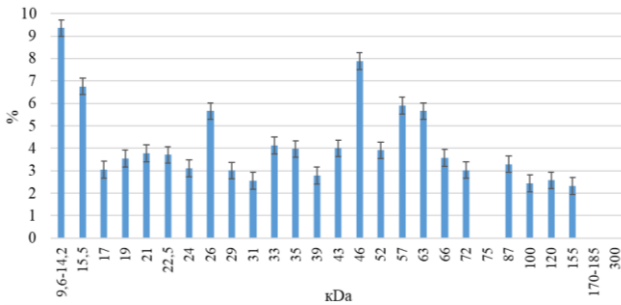


Рис. 2.9. Структурні білки базолатеральної мембрани ентероцитів порожньої кишки 6-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m$; %; $n=6$

У базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки 6-місячних плодів великої рогатої худоби білкових фракцій з молекулярною масою більше 100 кДа виявлено в сумі лише 7,33%, що в 1,61 раза ($p \leq 0,001$) більше від попереднього значення (5-місячного віку плодів). Зокрема, в 6-місячному віці плодів встановлено збільшення частини поліпептидів з молекулярними масами 100 кДа та 155 кДа в 3,54 ($p \leq 0,001$) та 3,68 раза ($p \leq 0,001$), відповідно, порівняно з цими показниками плодів у 5-місячного віку. З іншого боку, доведено, що відносний уміст білків з молекулярною масою 120 кДа в базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки 6-місячних плодів великої рогатої худоби є достовірно меншим у 1,26 раза, порівняно з таким у 5-місячних плодів.

Аналіз проведених досліджень довів, що з 6- до 7-місячного віку плодів великої рогатої худоби відбувається значний перерозподіл білкових фракцій у базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки (рис. 2.10). У цій мембрані встановлено зменшення частини поліпептидів з низькими молекулярними масами до 7-місячного віку майже в 2,6 раза ($p \leq 0,001$). Зокрема, відносний уміст білків з молекулярними масами 17 кДа зменшується в 2,85 раза ($p \leq 0,001$), 19 кДа у 3,23 раза ($p \leq 0,001$), 21 кДа в 8,04 раза ($p \leq 0,001$) та 22,5 кДа в 1,93 раза ($p \leq 0,001$), порівняно з цими показниками 6-місячних плодів великої рогатої худоби. В той же час, відносний уміст білків з молекулярними масами 9,6–14,2 кДа та 15,5 кДа достовірно не змінюється.

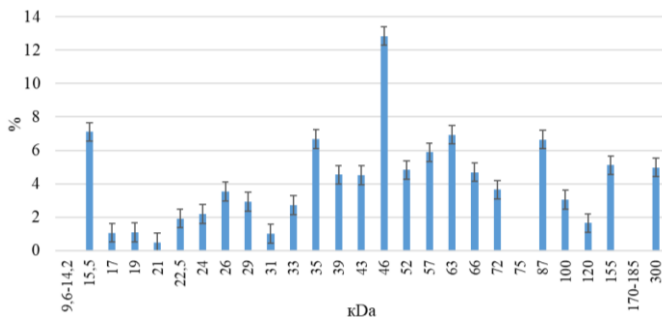


Рис. 2.10. Структурні білки базолатеральної мембрани ентероцитів порожньої кишки 7-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m$; %; $n=6$

У базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки плодів великої рогатої худоби з шести– до 7-місячного віку відбувається збільшення частини поліпептидів з молекулярними масами 24–95 кДа до 73,5%, що на 11,1% ($p \leq 0,001$) більше, ніж у 6-місячному віці. Однак, це зростання є нерівномірним і істотно залежить від молекулярної маси білка. Так, у базолатеральних мембранах ентероцитів із 6- до 7-місячного віку плодів збільшується частина білків з молекулярними масами 35 кДа (в 1,68 раза; $p \leq 0,001$), 39 кДа (в 1,63 раза; $p \leq 0,001$), 43 кДа (в 1,13 раза; $p \leq 0,05$), 46 кДа (в 1,63 раза; $p \leq 0,001$), 52 кДа (в 1,23 раза; $p \leq 0,001$), 66 кДа (в 1,31 раза; $p \leq 0,001$), 72 кДа (в 1,20 раза; $p \leq 0,001$) та 87 кДа (в 2,02 раза; $p \leq 0,001$). В той же час, частина білків з меншими молекулярними масами зменшується. Зокрема, це білки з молекулярними масами 24 кДа в 1,42 раза ($p \leq 0,001$), 26 кДа в 1,60 раза ($p \leq 0,001$), 31 кДа в 2,52 раза ($p \leq 0,001$) та 33 кДа в 1,52 раза ($p \leq 0,001$).

У базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки 7-місячних плодів великої рогатої худоби частина білкових фракцій з молекулярними масами більше 100 кДа становить 14,8%, що в два рази ($p \leq 0,001$) вище за цей показник у плодів 6-місячного віку. Так, у базолатеральній мембрані ентероцитів плодів 7-місячного віку встановлено збільшення відносного вмісту поліпептидів з молекулярними масами 100 кДа та 155 кДа в 1,25 раза ($p \leq 0,001$) та 2,20 рази ($p \leq 0,001$), відповідно, порівняно з плодами 6-місячного віку. Однак, відносний уміст базолатеральної мембрани білків ентероцитів 7-місячних плодів великої рогатої худоби з молекулярною масою 120 кДа був меншим у 1,56 раза ($p \leq 0,001$) за такий у 6-місячних плодів.

У базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки плодів великої рогатої худоби 8-місячного віку відбувається зменшення частина поліпептидів із низькою молекулярною масою. Зокрема, вміст

білків з молекулярними масами 17 кДа зменшується в 1,95 раза ($p \leq 0,001$), 19 кДа в 1,13 раза ($p \leq 0,05$) та 22,5 кДа в 1,66 раза ($p \leq 0,001$), порівняно з цими показниками 7-місячних плодів великої рогатої худоби (рис. 2.11). Проведений нами аналіз показав, що відносний уміст білків з молекулярною масою 21 кДа достовірно збільшується в 3,53 раза ($p \leq 0,001$).

У базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки плодів великої рогатої худоби 8-місячного віку зменшується вміст поліпептидів з молекулярними масами 24–95 кДа до 69,7%, що майже на 4,0% ($p \leq 0,001$) менше, ніж у плодів 7-місячного віку. Також, у цій у мембрані ентероцитів 8-місячних плодів зменшується вміст білків з молекулярними масами 26 кДа (в 1,20 раза; $p \leq 0,01$), 29 кДа (в 1,18 раза; $p \leq 0,001$), 46 кДа (в 1,29 раза; $p \leq 0,001$) та 63 кДа (в 1,12 раза; $p \leq 0,05$). За цих умов, збільшується частина білків з молекулярними масами 31 кДа в 1,10 раза ($p \leq 0,05$) та 43 кДа в 1,45 раза ($p \leq 0,001$).

Аналіз результатів електрофорезу білків базолатеральної мембрани ентероцитів порожньої кишки 8-місячних плодів великої рогатої худоби вказує на достовірне збільшення в ній частини білкових фракцій з молекулярними масами 100 кДа і більше до 18,3%, що на 3,5% ($p \leq 0,05$) вище за показник умісту цих білків у базолатеральній мембрані ентероцитів плодів 7-місячного віку. Зокрема, встановлено збільшення частини поліпептидів з молекулярними масами 100 кДа в 1,15 раза ($p \leq 0,05$), 120 кДа в 1,69 раза ($p \leq 0,001$) та 155 кДа в 1,19 раза ($p \leq 0,01$).

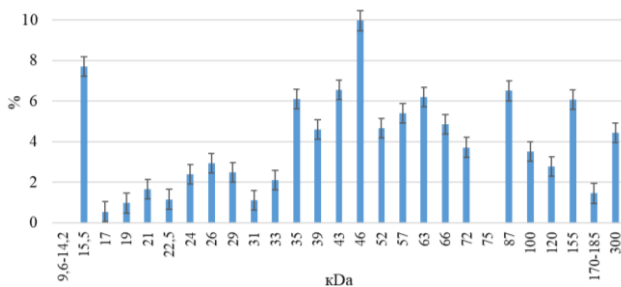


Рис. 2.11. Структурні білки базолатеральної мембрани ентероцитів порожньої кишки 8-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m$; %; $n=6$

На противагу цьому вміст у базолатеральній мембрані білків з молекулярними масами 300 кДа було меншим у 1,12 раза ($p \leq 0,05$), порівняно із цим показником у плодів 7-місячного віку. Потрібно також відзначити появу у базолатеральних мембранах ентероцитів на

восьмому місяці плодового розвитку великої рогатої худоби поліпептидів з молекулярними масами 170–185 кДа, яких у попередні місяці виявлено не було.

Результати проведеного дослідження довели, що з 8– до 9-місячного віку плодів великої рогатої худоби у базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки частина поліпептидів з низькими молекулярними масами достовірно не змінюється і становить 12,1% (рис. 2.12). Однак виявлено певний їх перерозподіл відповідно до молекулярних мас, зокрема, зменшується частина білків з молекулярними масами 17 кДа в 1,77 раза ($p \leq 0,001$), 19 кДа в 4,04 раза ($p \leq 0,001$) та 22,5 кДа в 2,83 раза ($p \leq 0,001$), порівняно з показниками цих білків у 8-місячних плодів великої рогатої худоби. В той же час, у 9-місячних плодів уміст у базолатеральній мембрані ентероцитів білків з молекулярними масами 15,5 кДа та 21 кДа достовірно збільшується в 1,19 раза ($p \leq 0,01$).

У 9-місячних плодів великої рогатої худоби незначно зменшується у базолатеральній мембрані ентероцитів уміст поліпептидів з молекулярними масами 24–95 кДа до 65,8%. Потрібно підкреслити, що в базолатеральній мембрані ентероцитів з 8– до 9-місячного віку плодів великої рогатої худоби зменшується частина білків з молекулярними масами 26 кДа (в 1,48 раза; $p \leq 0,001$), 29 кДа (в 1,53 раза; $p \leq 0,001$), 35 кДа (в 1,21 раза; $p \leq 0,001$) та 46 кДа (в 1,98 раза; $p \leq 0,001$). Попри це, зростає частина білків з молекулярними масами 43 кДа в 1,26 раза ($p \leq 0,001$), 52 кДа в 1,22 раза ($p \leq 0,01$) та 87 кДа в 1,15 раза ($p \leq 0,05$).

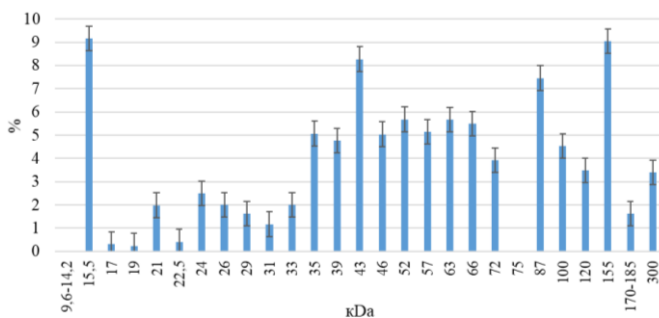


Рис. 2.12. Структурні білки базолатеральної мембрани ентероцитів порожньої кишки 9-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m$; %; $n=6$

Аналіз білків базолатеральної мембрани ентероцитів порожньої кишки 9-місячних плодів великої рогатої худоби вказує на достовірне збільшення вмісту білкових фракцій з молекулярними масами 100 кДа та більше до 22,1%. Зокрема, встановлено збільшення частини

поліпептидів з молекулярними масами 100 кДа в 1,29 раза ($p \leq 0,001$), 120 кДа в 1,25 раза ($p \leq 0,001$), 155 кДа в 1,49 раза ($p \leq 0,001$) та 170–185 кДа в 1,12 раза ($p \leq 0,05$) відповідно до цих показників у плодів 8-місячного віку. Слід також відзначити зменшення частини білків з молекулярними масами 300 кДа в 1,31 раза ($p \leq 0,001$) у базолатеральній мембрані 9-місячних плодів, порівняно з 8-місячними.

Отже, аналіз результатів досліджень білків базолатеральної мембрани ентероцитів великої рогатої худоби у пізньому плодovому періоді вказує на істотні зміни їх поліпептидного складу. Зокрема, у базолатеральній мембрані ентероцитів протягом пізнього плодovого періоду зменшується вміст низькомолекулярних білкових фракцій (у 3,3 раза; $p \leq 0,001$) та збільшується частина високомолекулярних білків. Крім цього, із 7-місячного віку плода з базолатеральної мембрани ентероцитів зникають білки з молекулярними масами 9,6–14,2 кДа, а з 6-місячного віку – білки з молекулярною масою 75 кДа. Натомість, починаючи із 7-місячного віку в базолатеральній мембрані ентероцитів плодів великої рогатої худоби з'являються білки з молекулярною масою 300 кДа, а з 8-місячного віку – білки з молекулярними масами 170–185 кДа.

2. Співвідношення вмісту окремих структурних білків на різних полюсах плазмолемі ентероцитів у пізньому плодovому періоді

Відносний вміст окремих білкових фракцій у апікальній та базолатеральній мембранах ентероцитів упродовж пізнього плодovого періоду динамічно змінюється. Нееквівалентний уміст поліпептидів на окремих полюсах ентероцитів та їх зміна протягом пізнього плодovого періоду дає нові наукові дані щодо структурних і функціональних змін у цих клітинах.

Проведеними нами дослідженнями встановлено, що з 4- до 5-місячного віку плодів великої рогатої худоби відбувається зміна розподілення поліпептидних фракцій між різними полюсами ентероцитів та лише відношення поліпептидів із молекулярними масами 15,5 кДа, 31 кДа, 43 кДа, 46 кДа та 57 кДа не має достовірної різниці на окремих полюсах мембран ентероцитів (рис. 2.13).

У апікальній мембрані ентероцитів 5-місячних плодів, порівняно з базолатеральною мембраною, встановлено більший уміст білків з молекулярними масами 17 кДа в 1,52 ($p \leq 0,001$), 29 кДа в 1,23 ($p \leq 0,01$), 35 кДа в 1,57 ($p \leq 0,001$), 39 кДа в 4,55 ($p \leq 0,001$), 52 кДа в 1,51 ($p \leq 0,001$), 63 кДа в 1,28 ($p \leq 0,001$), 72 кДа в 1,22 ($p \leq 0,001$), 75 кДа в 1,62 ($p \leq 0,001$), 87 кДа в 1,46 ($p \leq 0,001$), 100 кДа в 3,12 ($p \leq 0,001$) та 155 кДа у 5,70 раза ($p \leq 0,001$). І навпаки, у базолатеральній мембрані ентероцитів, уміст поліпептидних фракцій з молекулярними масами 9,6–14,2 кДа, 21 кДа, 22,5 кДа, 26 кДа, 33 кДа та 120 кДа є більшим за такий у апікальній

мембрані у 7,34 ($p \leq 0,001$), 2,36 ($p \leq 0,001$), 1,55 ($p \leq 0,001$), 1,52 ($p \leq 0,001$), 1,24 ($p \leq 0,01$) та у 2,01 рази ($p \leq 0,001$), відповідно.

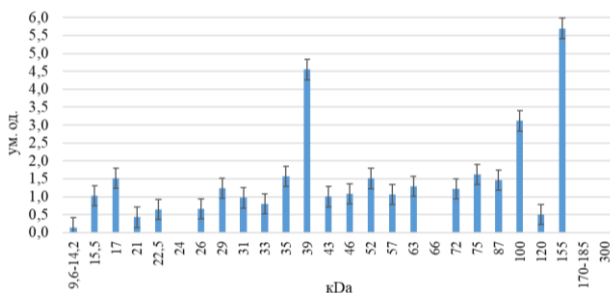


Рис. 2.13. Відношення вмісту структурних білків на різних полюсах плазмолемі ентероцитів у 5-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m$; %; $n=6$

З 5-ти до 6-ти місячного віку плодів великої рогатої худоби відбувається деякий перерозподіл окремих фракцій поліпептидів між апікальною та базальною мембраною ентероцитів. Зокрема, відбувається зрушення співвідношення білків з молекулярною масою 31 кДа у бік їх переважання в апікальній мембрані (більше в 1,60 рази; $p \leq 0,01$), поряд із зсувом полярної рівноваги білків з молекулярними масами 15,5 кДа, 43 кДа, 46 кДа, 72 кДа, 87 кДа та 100 кДа у бік їх переважання в базолатеральній мембрані (рис. 2.14). В той же час, у базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки 6-місячних плодів великої рогатої худоби був більшим вміст поліпептидів із молекулярними масами 15,5 кДа в 1,20 ($p \leq 0,01$), 43 кДа – в 1,12 ($p \leq 0,05$), 46 кДа – в 1,33 ($p \leq 0,001$), 72 кДа – в 1,29 ($p \leq 0,001$), 87 кДа – в 1,64 ($p \leq 0,001$) та 100 кДа – у 1,28 рази ($p \leq 0,001$).

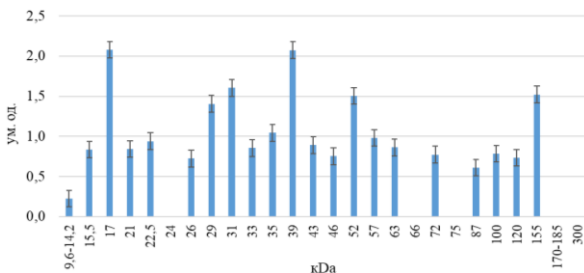


Рис. 2.14. Відношення вмісту структурних білків на різних полюсах плазмолемі ентероцитів 6-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m$; %; $n=6$

Крім цього, в апікальній мембрані ентероцитів плодів великої рогатої худоби 6-місячного віку, порівняно з базолатеральною мембраною, встановлено більший уміст білків з молекулярними масами 17 кДа в 2,08 ($p \leq 0,001$), 29 кДа – в 1,41 ($p \leq 0,01$), 31 кДа – в 1,60 ($p \leq 0,001$) та 52 кДа – в 1,51 рази ($p \leq 0,001$). І, навпаки, у базолатеральній мембрані ентероцитів встановлено більший уміст поліпептидних фракцій із молекулярними масами 15,5 кДа, 43 кДа, 46 кДа, 63 кДа, 72 кДа, 87 кДа та 100 кДа, порівняно з таким у апікальній мембрані в 1,20 ($p \leq 0,01$), 1,12 ($p \leq 0,05$), 1,33 ($p \leq 0,001$), 1,16 ($p \leq 0,01$), 1,29 ($p \leq 0,01$), 1,64 рази ($p \leq 0,01$) та в 1,28 рази ($p \leq 0,001$), відповідно.

Як показали отримані нами результати досліджень, із 6- до 7-місячного віку плодів великої рогатої худоби між апікальною та базолатеральною мембраною ентероцитів змінюється відношення окремих фракцій поліпептидів (рис. 2.15). Зокрема, якщо уміст білків з молекулярними масами 21 кДа, 26 кДа, 33 кДа та 120 кДа переважав у 6-місячному віці плодів у базолатеральній мембрані (в 1,17–1,36 рази), то у 7-місячних плодів уміст цих поліпептидів був більшим у апікальній мембрані ентероцитів в 4,38 ($p \leq 0,001$), 1,27 ($p \leq 0,001$), 1,22 ($p \leq 0,01$) та 1,30 рази ($p \leq 0,001$), відповідно.

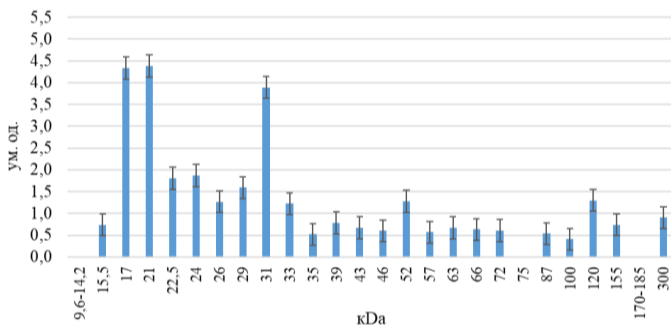


Рис. 2.15. Відношення вмісту структурних білків на різних полюсах плазмолем ентероцитів у 7-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m$; %; $n=6$

З іншого боку, білки з молекулярними масами 39 кДа та 155 кДа, яких було більше в апікальній мембрані ентероцитів 6-місячних плодів до 7-місячного їх віку домінують уже в базолатеральній мембрані ентероцитів. Зокрема, у базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки 7-місячних плодів великої рогатої худоби вміст поліпептидів з молекулярними масами 39 кДа був більше в 1,28 ($p \leq 0,01$),

а 155 кДа в 1,36 раза ($p \leq 0,001$), порівняно із значеннями їх концентрації в апікальній мембрані.

Окрім цього, в апікальній мембрані ентероцитів плодів 7-місячного віку, порівняно з базолатеральною мембраною, встановлено більший вміст білків з молекулярними масами 17 кДа – в 4,34 ($p \leq 0,001$), 29 кДа – в 1,59 ($p \leq 0,01$), 31 кДа – в 3,89 ($p \leq 0,001$) та 52 кДа – в 1,28 раза ($p \leq 0,001$). Поряд із цим, у базолатеральній мембрані ентероцитів, порівняно з апікальною мембраною, міститься більше поліпептидних фракцій із молекулярними масами 15,5 кДа (в 1,36 раза; $p \leq 0,001$), 43 кДа (в 1,49 раза; $p \leq 0,001$), 46 кДа (в 1,67 раза; $p \leq 0,001$), 63 кДа (в 1,49 раза; $p \leq 0,001$), 72 кДа (в 1,65 раза; $p \leq 0,01$), 87 кДа (в 1,87 раза; $p \leq 0,01$) та 100 кДа (в 2,46 раза; $p \leq 0,001$).

Отримані нами результати показали, що в апікальній мембрані ентероцитів порожньої кишки 7-місячних плодів з'являються поліпептидні фракції з молекулярною масою 66 кДа і їх вміст менший в 1,58 раза ($p \leq 0,001$), порівняно з базолатеральною мембраною. Однак, білки з молекулярною масою 300 кДа, що з'являються в базолатеральній мембрані ентероциту у 7-місячному віці плода, переважають за їх вмістом у апікальній мембрані в цей період (в 1,11 раза; $p \leq 0,05$). З іншого боку, поява у цей період в апікальній мембрані білків з молекулярною масою 24 кДа характеризується їх переважанням на цьому домені в 1,87 раза ($p \leq 0,001$), порівняно з їх вмістом у базолатеральній мембрані ентероцитів. Із 7- до 8-місячного віку плодів великої рогатої худоби відношення окремих фракцій поліпептидів між апікальною та базолатеральною мембранами ентероцитів істотно не змінюється (рис. 2.16).

Принагідно підкреслимо, що лише переважання у базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки 8-місячних плодів вмісту поліпептидів із молекулярними масами 170–185 кДа в 1,27 раза; $p \leq 0,001$, тоді, як білки з такою молекулярною масою у базолатеральній мембрані ентероцитів у 7-місячному віці, були відсутні. Крім цього, білки з молекулярною масою 120 кДа змінюють до 8-місячного віку локалізацію з переважанням на базолатеральній мембрані (в 1,10 раза; $p \leq 0,05$), тоді як у попередньому етапі досліджень їх вміст був більшим у апікальній мембрані ($p \leq 0,001$).

У апікальній мембрані ентероцитів плодів 8-місячного віку, порівняно з базолатеральною мембраною, зберігається більший вміст білків з молекулярними масами 17 кДа – в 6,85 ($p \leq 0,001$), 21 кДа – в 1,33 ($p \leq 0,001$), 22,5 кДа – в 3,24 ($p \leq 0,001$), 24 кДа – в 1,54 ($p \leq 0,01$), 26 кДа – в 1,32 ($p \leq 0,001$), 29 кДа – у 1,73 раза ($p \leq 0,01$), 31 кДа – в 2,50 ($p \leq 0,001$), 33 кДа – в 1,56 ($p \leq 0,001$) та 52 кДа – в 1,19 раза ($p \leq 0,01$), а в базолатеральній мембрані, порівняно з апікальною мембраною, більший вміст поліпептидних фракцій із молекулярними масами

15,5 кДа в 1,97 ($p \leq 0,001$), 35 кДа в 1,75 ($p \leq 0,01$), 39 кДа в 1,48 ($p \leq 0,001$), 43 кДа в 1,70 ($p \leq 0,001$), 46 кДа в 1,29 ($p \leq 0,001$), 57 кДа в 1,33 ($p \leq 0,001$), 63 кДа в 1,19 ($p \leq 0,01$), 66 кДа в 1,33 ($p \leq 0,001$), 72 кДа в 1,17 ($p \leq 0,05$), 87 кДа в 2,27 ($p \leq 0,001$) та 100 кДа в 2,60 ($p \leq 0,001$), 120 кДа в 1,10 ($p \leq 0,05$), 155 кДа в 1,24 ($p \leq 0,001$), 170–185 кДа в 1,27 ($p \leq 0,001$) та 300 кДа в 1,40 рази ($p \leq 0,001$).

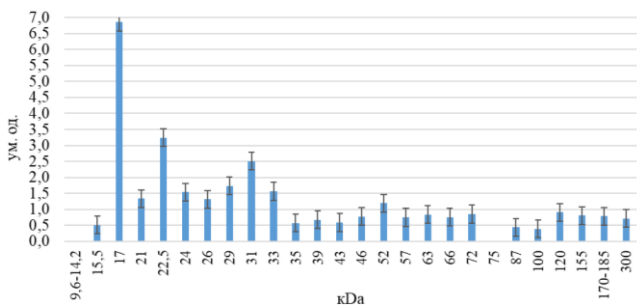


Рис. 2.16. Відношення вмісту структурних білків на різних полюсах плазмолемі ентероцитів у 8-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m$; %; $n=6$

На заключному етапі досліджень встановлено, що з 8– до 9-місячного віку плодів великої рогатої худоби відношення поліпептидів з середніми молекулярними масами між апікальною та базолатеральною мембранами істотно не змінюється (рис. 2.17). Окремо слід відзначити відносний уміст поліпептидів з молекулярною масою 52 кДа у базолатеральній мембрані ентероцитів порожньої кишки 9-місячних плодів, що переважає в 1,26 рази такий в апікальній мембрані ($p \leq 0,001$). З іншого боку, в 9-місячних плодів білки з молекулярною масою 46 кДа переважають вміст таких в апікальній мембрані ентероцитів у 1,56 рази ($p \leq 0,001$), порівняно з базолатеральною. Відзначимо також, що білки з молекулярними масами 57 кДа, 72 кДа та 120 кДа в рівній мірі наведені як в апікальній, так і в базолатеральній мембранах ентероцитів у цей же період розвитку плодів великої рогатої худоби, тоді, як у 8-місячному віці плодів вони домінували на базолатеральній мембрані.

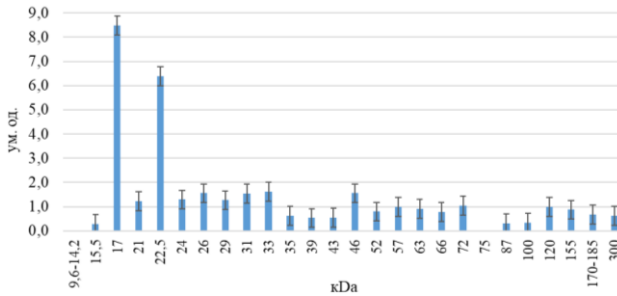


Рис. 2.17. Відношення вмісту структурних білків на різних полюсах плазмолемі ентероцитів 9-місячних плодів великої рогатої худоби, $M \pm m$; %; $n=6$

Аналіз проведених досліджень вказує на те, що в апікальній мембрані ентероцитів плодів 9-місячного віку, порівняно з базолатеральною, переважає вміст білків з невеликими молекулярними масами (від 21 кДа до 33 кДа), тоді, як у базолатеральній мембрані домінують значно важчі за молекулярними масами білки (від 35 кДа до 300 кДа). Так, в апікальній мембрані встановлено більший уміст білків з молекулярними масами 17 кДа – в 8,48 ($p \leq 0,001$), 21 кДа – в 1,23 ($p \leq 0,001$), 22,5 кДа – в 6,39 ($p \leq 0,001$), 24 кДа – в 1,29 ($p \leq 0,001$), 26 кДа – в 1,56 ($p \leq 0,001$), 29 кДа – в 1,27 ($p \leq 0,01$), 31 кДа – в 1,54 ($p \leq 0,001$), 33 кДа – в 1,61 ($p \leq 0,001$) та 46 кДа – в 1,56 раза ($p \leq 0,01$). На відміну від цього, у базолатеральній мембрані ентероцитів плодів великої рогатої худоби більший уміст поліпептидних фракцій з молекулярними масами 15,5 кДа – в 3,64 ($p \leq 0,001$), 35 кДа – в 1,63 ($p \leq 0,01$), 39 кДа – в 1,88 ($p \leq 0,001$), 43 кДа – в 1,87 ($p \leq 0,001$), 52 кДа – в 1,26 ($p \leq 0,001$), 63 кДа – в 1,11 ($p \leq 0,05$), 66 кДа – в 1,29 ($p \leq 0,001$), 87 кДа – в 3,16 ($p \leq 0,001$), 100 кДа – в 3,03 ($p \leq 0,001$), 155 кДа – в 1,15 ($p \leq 0,05$), 170–185 кДа – в 1,50 ($p \leq 0,001$) та 300 кДа – в 1,59 раза ($p \leq 0,001$), порівняно з таким в апікальній мембрані.

ВИСНОВКИ

Вищенаведені результати вказують, що у пізній плодовий період великої рогатої худоби відбуваються істотні зміни білкового складу апікальних та базальних мембран ентероцитів, що характеризуються їх динамічним розподілом між полюсами ентероцитів з переважанням у 9-місячному віці плодів поліпептидів з вищими молекулярними масами у базолатеральній мембрані і з меншими молекулярними масами – в апікальній мембрані.

У пізній плодовий період великої рогатої худоби в апікальних та базолатеральних мембранах ентероцитів виявлено 31 та 27 білкових фракцій, відповідно з молекулярною масою від 9,6 до 300 кДа. Водночас, зменшується вміст низькомолекулярних та збільшується частина високомолекулярних білкових фракцій. Особливістю апікальної мембрани ентероцитів на цьому етапі є наявність у ній білків з молекулярною масою 80 та 95 кДа, які в цій мембрані плодів 4-місячного віку відсутні. З 7-місячного віку розвитку плода великої рогатої худоби в плазмолемі ентероцитів з'являються фракції поліпептидів з молекулярною масою 24 та 66 кДа. Поліпептидний склад різних полюсів плазмолем ентероцитів у пізній плодовий період великої рогатої худоби динамічно змінюється, внаслідок чого у 9-місячному віці в апікальній мембрані переважають білки з молекулярною масою від 21 до 33 кДа, а у базолатеральній мембрані – від 35 до 300 кДа.

АНОТАЦІЯ

Епітеліальні клітини кишечника мають унікальну структуру завдяки поляризації окремих білків відносно апікальної та базолатеральної плазматичної мембрани. Поляризація епітеліальних клітин забезпечує одночасно транспортну та бар'єрну функції інтестинальної системи обумовлений динамічною експресією відповідних мембранних білків епітеліальних клітин, які забезпечують одночасно транспорт поживних речовин та міцність інтестинального бар'єру. Динамічні зміни вмісту окремих поліпептидів відображають диференціацію та спеціалізацію апікальних та базолатеральних мембран в ході онтогенезу. Щільність інтестинального бар'єру забезпечується міжклітинними контактами епітеліальних клітин, а також, взаємодією адгезивних білків з компонентами екстрацелюлярного матриксу. Таким чином, ефективність формування функцій інтестинального епітелію залежить від своєчасної експресії відповідних білків, які згодом вбудовуються в домени апікальної та/або базолатеральної плазматичної мембрани.

Ефективність бар'єрної функції кишечника забезпечується білками міжклітинної адгезії ентероцитів та екстрацелюлярного матриксу. Комплексна оцінка вмісту молекулярних маркерів функціонального стану інтестинальної системи використовується як для вивчення механізмів патогенезу, так і для з'ясування можливостей кишечника забезпечувати надійний бар'єр. Дослідження вмісту окремих поліпептидів є важливою складовою в розумінні процесів диференціації кишечника в період онтогенезу і буде корисним для підтримки здоров'я кишечника продуктивних тварин.

Література

1. Chin A.M., Hill D.R., Aurora M., Spence J.R. Morphogenesis and maturation of the embryonic and postnatal intestine. *Semin Cell Dev Biol.* 2017. Vol. 66. P. 81-93. doi: 10.1016/j.semcdb.2017.01.011
2. Kimberly R.P., Wu J., Gibson A.W., Su K., Qun H., Li X., Edberg J.C. Diversity and duplicity: human Fcγ receptors in host defense and autoimmunity. *Immunol. Res.* 2002. Vol. 26, № 1-3. P. 177–189. <https://doi.org/10.1385/IR:26:1-3:177>
3. Oh S., Yoo Y.B. Epithelial-Mesenchymal Interactions for the Development of Intestinal Villi. *Dev Reprod.* 2019. Vol. 23, №4. P. 305-311. doi:10.12717/DR.2019.23.4.305.
4. Cencer C. S., Silverman J. B., Meenderink L. M., Krystofiak E. S., Millis B. A., Tyska M. J. Adhesion-based capture stabilizes nascent microvilli at epithelial cell junctions. *Developmental cell.* 2023. Vol. 58, № 20. P. 2048–2062. <https://doi.org/10.1016/j.devcel.2023.09.001>
5. Trotta R.J., Swanson K.C. Prenatal and Postnatal Nutrition Influence Pancreatic and Intestinal Carbohydrase Activities of Ruminants. *Animals (Basel).* 2021. Vol. 11, №1. P. 171. doi: 10.3390/ani11010171.
6. Guerbette T., Boudry G., Lan A. Mitochondrial function in intestinal epithelium homeostasis and modulation in diet-induced obesity. *Mol Metab.* 2022. Vol. 63. P. 101546. doi: 10.1016/j.molmet.2022.101546.
7. Lee S.E., Massie I., Meran L., Li V.S. Extracellular Matrix Remodeling in Intestinal Homeostasis and Disease. *In Advances in Stem Cells and their Niches.* 2018. Vol. 2. P. 99–140. <https://doi.org/10.1016/bs.asn.2018.01.001>
8. Howard A.M., LaFever K.S., Fenix A.M., Scurrah C.R., Lau K.S., Burnette D.T., Bhawe G., Ferrell N., Page-McCaw A. DSS-induced damage to basement membranes is repaired by matrix replacement and crosslinking. *J Cell Sci.* 2019. Vol. 132, №7. jcs226860. doi: 10.1242/jcs.226860.
9. Fölsch H. Regulation of membrane trafficking in polarized epithelial cells. *Curr Opin Cell Biol.* 2008. Vol. 20, №2. P. 208-213. doi: 10.1016/j.ceb.2008.01.003.
10. Grandl F., Schwarm A., Ortman S., Furger M., Kreuzer M., Claus M. Kinetics of solutes and particles of different size in the digestive tract of cattle of 0.5-10 years of age, and relationships with methane production. *J Anim Physiol Anim Nutr (Berl).* 2018. Vol. 102, №3. P. 639-651. doi: 10.1111/jpn.12862.
11. Jaulin F., Xue X., Rodriguez-Boulan E., Kreitzer G. Polarization-dependent selective transport to the apical membrane by KIF5B in MDCK cells. *Dev Cell.* 2007. Vol. 13, №4. P. 511-522. doi: 10.1016/j.devcel.2007.08.001.

12. Indra I., Troyanovsky R.B., Shapiro L., Honig B., Troyanovsky S.M. Sensing Actin Dynamics through Adherens Junctions. *Cell Rep.* 2020. Vol. 30, №8. P. 2820-2833. doi: 10.1016/j.celrep.2020.01.106.
13. Stoops E.H., Caplan M.J. Trafficking to the apical and basolateral membranes in polarized epithelial cells. *J Am Soc Nephrol.* 2014. Vol. 25, №7. P. 1375-1386. doi:10.1681/ASN.2013080883.
14. Shin K., Fogg V.C., Margolis B. Tight junctions and cell polarity. *Annu Rev Cell Dev Biol.* 2006. Vol. 22. P. 207–235. <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.22.010305.104219>
15. Bennett V., Healy J. Organizing the fluid membrane bilayer: diseases linked to spectrin and ankyrin. *Trends Mol Med.* 2008. Vol. 14, №1. P. 28-36. doi:10.1016/j.molmed.2007.11.005.
16. McCaffrey L. M., Macara I. G. Widely conserved signaling pathways in the establishment of cell polarity. *Cold Spring Harbor perspectives in biology.* 2009. Vol. 1, №2. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a001370>
17. Drozdowski L.A., Clandinin T., Thomson A.B. Ontogeny, growth and development of the small intestine: Understanding pediatric gastroenterology. *World J Gastroenterol.* 2010. Vol. 16, №7. P. 787-799. doi: 10.3748/wjg.v16.i7.787.
18. Голопура С.І., Маринюк М.О., Цвіліховський М.І. Експресія імунорецепторних протеїнів у плазмолемі ентероцитів новонароджених телят у період формування колострального імунітету. *Біологія тварин.* 2017. Т.19, №2. С. 16–22. <http://dx.doi.org/10.15407/animbiol19.02.016>
19. Gajda A.M., Storch J. Enterocyte fatty acid-binding proteins (FABPs): different functions of liver and intestinal FABPs in the intestine. *Prostaglandins Leukot Essent Fatty Acids.* 2015. Vol. 93. P.9-16. doi: 10.1016/j.plefa.2014.10.001.
20. Almássy J., Diszházi G., Skaliczki M., Márton I., Magyar Z.É., Nánási P.P., Yule D.I. Expression of BK channels and Na⁺-K⁺ pumps in the apical membrane of lacrimal acinar cells suggests a new molecular mechanism for primary tear-secretion. *Ocul Surf.* 2019. Vol. 17, №2. P. 272-277. doi:10.1016/j.jtos.2019.01.007.
21. Brasitus T.A. Lipid dynamics and lipid–protein interaction in rat enterocyte plasma membranes. In Attachment Of Organisms To The Gut Mucosa. *Biochemistry.* 1980. Vol. 19, № 12. P. 2763–2769. doi: 10.1021/bi00553a035
22. Apodaca G. Role of Polarity Proteins in the Generation and Organization of Apical Surface Protrusions. *Cold Spring Harb Perspect Biol.* 2018. Vol. 10, №1. a027813. doi:10.1101/cshperspect.a027813.
23. Masiuk D. Structural proteins of plasmolemma of the jejunum absorbing enterocytes of cattle fetus in early fetal period. *Ukrainian Journal*

of Veterinary and Agricultural Sciences. 2019. Vol. 2, №3. P. 32–38.
<https://doi.org/10.32718/ujvas2-3.08>

24. Цвіліховський М. І., Грищенко В. А., Усатюк П. В., Мельничук Д. О. Особливості формування колострального імунітету у новонароджених телят. *Укр. біохім. журн.* 2002. Т. 74, № 4Б(2). С. 78.

25. Цвіліховський М.І., Береза В.І., Немова Т.В., Якимчук О.М. Лімітні фактори і патологія тварин антенатального та постнатального розвитку. *Вісн. Полтав. держ. аграр. акад.* 2014. Т. 3. С. 92–94.
<https://doi.org/10.31210/visnyk2014.03.17>

26. Masiuk D. Expression of plasmalemma proteins of the absorptive enterocytes of the cattle in the late fetal period. *Ukrainian Journal of Veterinary and Agricultural Sciences*. 2020. Vol. 3, №1. P. 52–57.
<https://doi.org/10.32718/ujvas3-1.10>

Information about the authors:

Masiuk Dmytro Mykolayovych,

Doctor of Veterinary Sciences, Professor
Head of the Department of Physiology,
Animal Biochemistry and Laboratory Diagnostics,
Dnipro State Agrarian and Economic University,
25, Serhiia Yefremova str., Dnipro, 49600, Ukraine

Nedzvetsky Victor Stanislavovych,

Doctor of Biological Sciences, professor
Vice-director of Scientific Research Center of Biosafety
and Environmental Control Agro-Industrial Complex,
Dnipro State Agrarian and Economic University,
25, Serhiia Yefremova str., Dnipro, 49600, Ukraine

Kokariiev Andrii Viktorovych,

Candidate of Veterinary Sciences, Associate Professor,
Head of the Department of Immunochemical
and Molecular Genetic Analysis,
Scientific Research Center of Biosafety and Environmental Control
Agro-Industrial Complex,
Dnipro State Agrarian and Economic University,
25, Serhiia Yefremova str., Dnipro, 49600, Ukraine