

Original researches

The morphological changes relationship in the small intestine mucous membrane with the dynamics of the enterocyte's membranes polypeptide composition in cattle during the fetal period of their ontogenesis

Received: 20 February 2021
Revised: 11 March 2021
Accepted: 28 March 2021

Dnipro State Agrarian and Economic University, Sergii Efremov Str., 25, Dnipro, 49600, Ukraine

Tel.: +38-050-636-62-37
E-mail: dimasiuk@gmail.com

Cite this article: Masiuk, D. M. (2021). The morphological changes relationship in the small intestine mucous membrane with the dynamics of the enterocyte's membranes polypeptide composition in cattle during the fetal period of their ontogenesis. *Theoretical and Applied Veterinary Medicine*, 9(1), 52–56. doi: 10.32819/2021.91009

D. M. Masiuk

Dnipro State Agrarian and Economic University, Dnipro, Ukraine

Abstract. The article presents current data on the relationship of morphological changes in the jejunum intestine mucous membrane with the dynamics of the polypeptide composition in the cattle enterocytes membranes during the fetal period of ontogenesis. The study was carried out on 80 fetuses of Holstein cattle, aged 2–9 months, with a body weight of 0.6–39 kg. It was found that during the fetal period of ontogenesis, structural transformations took place in the jejunal mucous membrane of cattle, characterized by intense morphofunctional changes in its structural components. The polypeptide composition of the jejunal enterocytes plasma membrane in cattle during the fetal period of ontogenesis was determined, in particular, in the apical and basolateral membranes, respectively, 27 and 25 protein fractions with a molecular weight of 9.6–14.2 kDa to 300 kDa were found, respectively. With the help of the correlation analysis for the received data, reliable interconnections of morphological changes in the jejunal mucous layer with the dynamics of the polypeptide composition of the cattle enterocyte's membranes during the fetal period of ontogenesis were obtained. It has been proven that the thickness of the intestinal wall with villi and the mucous membrane with villi is directly related to the content of proteins with a molecular weight of 250 kDa and 155 kDa on the apical domain of enterocytes ($P \leq 0.01-0.001$). The height of the villi is associated only with the content of polypeptides with a molecular weight of 250 kDa and 155 kDa ($P \leq 0.05-0.01$) in the apical membrane and is inversely related to the content of polypeptides with a molecular weight of 9.6–14.2 kDa, 21 kDa, 22.5 kDa, 26 kDa, 33 kDa, 35 kDa, 170–185 kDa ($P \leq 0.01-0.001$). The width of the villi is related to the content on the apical membrane of proteins with a molecular weight of 170–185 kDa and 21 kDa ($p \leq 0.05-0.01$). The thickness of the intestinal wall with villi and mucous membrane with villi is associated with the content of proteins with molecular weights 155 kDa, 100 kDa, 87 kDa, 66 kDa, 52 kDa and 43 kDa ($P \leq 0.05-0.001$) on the basolateral domain of enterocytes and inversely dependent on the content of polypeptides with molecular weights of 19 kDa, 21 kDa and 31 kDa ($P \leq 0.05$). The height of enterocyte villi is directly related to the content of polypeptides with a molecular weight of 155 kDa and 52 kDa ($P \leq 0.05-0.01$) in the basolateral membrane and is inversely dependent on the content of polypeptides with a molecular weight of 24 kDa, 22.5 kDa and 17 kDa ($P \leq 0.05-0.001$). The width of the villi of enterocytes is reliably inversely related only to the content of proteins with a molecular weight of 155 kDa on the basolateral membrane ($P \leq 0.05$).

Keywords: fetus; cattle; enterocytes; jejunum; polypeptide composition

Взаємозв'язок морфологічних змін слизової оболонки порожньої кишки з динамікою поліпептидного складу мембран ентероцитів великої рогатої худоби у плодовому періоді онтогенезу

Д. М. Масюк

Дніпровський державний аграрно-економічний університет, Дніпро, Україна

Анотація. Наведено актуальні дані щодо взаємозв'язків морфологічних змін слизової оболонки порожньої кишки з динамікою поліпептидного складу мембран ентероцитів великої рогатої худоби у плодовому періоді онтогенезу. Роботу виконано на 80 плодах великої рогатої худоби Голштинської породи, віком 2–9 місяців, з масою тіла 0,6–39 кг. Встановлено, що протягом плодового періоду онтогенезу відбуваються структурні перетворення у слизовій оболонці порожньої кишки великої рогатої худоби, які характеризуються інтенсивними морфофункціональними змінами її структурних компонентів. Визначено поліпептидний склад плазмолемени ентероцитів порожньої кишки великої рогатої худоби протягом плодового періоду онтогенезу, зокрема, у апікальних та базолатеральних мембран виявлено відповідно 27 та 25 білкових фракцій з молекулярною масою від 9,6–14,2 кДа до 300 кДа. За допомогою кореляційного аналізу отриманих результатів отримано достовірні взаємозв'язки морфологічних змін слизової оболонки порожньої кишки з динамікою поліпептидного складу мембран ентероцитів великої рогатої худоби у плодовому періоді онтогенезу. Доведено, що товщина кишкової стінки з ворсинками та слизової оболонки з ворсинками прямо пов'язана з вмістом на апікальному домені ентероцитів білків з молекулярною масою 250 кДа та 155 кДа ($P \leq 0,01-0,001$). Висота ворсинок пов'язана лише з вмістом у апікальній мембрані

поліпептидів з молекулярною масою 250 кДа та 155 кДа ($P \leq 0,05-0,001$) і обернено пов'язана з вмістом поліпептидів з молекулярною масою 9,6–14,2 кДа, 21 кДа, 22,5 кДа, 26 кДа, 33 кДа, 35 кДа, 170–185 кДа ($P \leq 0,01-0,001$). Ширина ворсинок пов'язана з вмістом на апікальній мембрані білків з молекулярною масою 170–185 кДа та 21 кДа ($P \leq 0,05-0,01$). Товщина кишкової стінки з ворсинками та слизової оболонки з ворсинками пов'язана з вмістом на базолатеральному домені ентероцитів білків з молекулярною масою 155 кДа, 100 кДа, 87 кДа, 66 кДа, 52 кДа та 43 кДа ($P \leq 0,05-0,001$) та обернено залежна від вмісту поліпептидів з молекулярною масою 19 кДа, 21 кДа та 31 кДа ($P \leq 0,05$). Висота ворсинок ентероцитів прямо пов'язана з вмістом у базолатеральній мембрані поліпептидів з молекулярною масою 155 кДа і 52 кДа ($P \leq 0,05-0,01$) та обернено залежна від вмісту поліпептидів з молекулярною масою 24 кДа, 22,5 кДа та 17 кДа ($P \leq 0,05-0,001$). Ширина ворсинок ентероцитів достовірно обернено пов'язана лише з вмістом на базолатеральній мембрані білків з молекулярною масою 155 кДа ($P \leq 0,05$).

Ключові слова: плід; велика рогата худоба; ентероцити; порожня кишка; поліпептидний склад

Вступ

Дослідження закономірностей розвитку органів травлення у тварин в період пренатального онтогенезу є біологічною передумовою для забезпечення відповідного рівня їх життєздатності при народженні (Wong et al., 2017; Grandl et al., 2018). Відомо, що структура слизової оболонки порожньої кишки плодів великої рогатої худоби та динаміка клітинного оновлення визначає функціональний стан органів травлення. Структура слизової оболонки у пренатальному періоді онтогенезу динамічно змінюється, що зумовлено адаптаційними механізмами. Через специфіку внутрішньоутробного травлення внутрішнє середовище плода постійно зазнає змін збагачуючись за рахунок притоку поживних речовин, які потрапляють від матері у кров плоду. Завдяки тривалому і поступовому наростанню об'єму амніотичної рідини виникає морфологічна диференціація клітин слизової оболонки тонкої кишки, індукція синтезу травних ензимів і гормонів шлунково-кишкового тракту (Langman, 1976). Заковтування плодом амніотичної рідини сумарно вже на 7-му місяці внутрішньоутробного періоду досягає 50% всього її об'єму за добу (Potter & Lester, 1984).

Відомо, що велика кількість внутрішньоклітинних функцій здійснюється безпосередньо за участю мембран (Mohammad, 2015). Плазматична мембрана ентероцитів епітелію тонкого кишечника має провідне значення для процесів травлення та всмоктування поживних речовин (Reboul, 2018). Ключовими, як структурними так і функціональними, компонентами мембран плазмолемі ентероцитів є поліпептиди, що забезпечують функції транспорту і секреції поживних речовин, рецепція та регуляція клітинного метаболізму та мембранний гідроліз (Tarabova et al., 2016). Дослідники вказують, що білковий склад плазмолемі ентероцитів залежить від багатьох складових, зокрема типу годівлі, віку, виду тварин, фізіологічного стану й ін. (St Johnston & Sanson, 2011; Masiuk, 2019). Показано стрімку динаміку змін якісних і кількісних відмінностей поліпептидного складу мембран ентероцитів великої рогатої худоби протягом усього плодового періоду (Folsch, 2008). Тому, з наукової точки зору важливо дослідити взаємозв'язок морфологічних змін слизової оболонки порожньої кишки з вмістом білків мембран ентероцитів великої рогатої худоби.

Матеріал і методи досліджень

Для виконання поставленої мети було досліджено 80 плодів великої рогатої худоби Голштинської породи, віком 2–9 місяців, з масою тіла 0,6–39 кг. Плоди були отримані від клінічно здорових корів, під час вимушеного забою. Вік плодів встановлювали за методом, описаним Студенцовим А. П.

Для морфологічних досліджень шляхом анатомічного препарування відбирали зразки тканин порожньої кишки. Для отримання оглядових препаратів, проведення морфометричних досліджень фрагменти тканин заливали у парафін за загальноприйнятою методикою. Із парафінових блоків на санному та ротатійному мікротомі готували тотальні гістопрізи. Дослід-

ження гістологічних препаратів проводили за допомогою стереоскопічного мікроскопа МБС-10 і світлових Olympus CH-20, CX-41. Кількісний (морфометричний) аналіз тканинних компонентів проводили за методикою “крапкового підрахунку” з використанням окулярних тестових систем (вставок) із 256 рівновіддаленими крапками за Автанділовим (Avtandilov, 1990). Диференційний підрахунок крапок здійснювали за допомогою лабораторного лічильника. Підрахунок крапок і вимірювання на МБС-10 проводили за збільшення 8×2; 8×4; 8×7, а на світлових мікроскопах – окуляр 10×, об'єктив 4/10/40/.

За основу виділення кишкових клітин був хімічний (цитрат/СДТО) метод (Tomchuk et al., 1994) на основі якого розроблялась авторська модифікація методу (Патент на корисну модель № 118136 Україна. Спосіб одержання ізольованих ентероцитів плодів великої рогатої худоби) отримання ізольованих ентероцитів порожньої кишки плодів великої рогатої худоби. Якість отриманих епітеліальних клітин оцінювали за морфологічними і функціональними показниками. Для отримання апікальних і базолатеральних мембран із суспензії ізольованих ентероцитів порожньої кишки плодів великої рогатої худоби використовували базову методику диференціального центрифугування (Tsvilikhovskiy, 1989) у нашій модифікації (Патент на корисну модель № 118133 Спосіб фракціонування плазматичних мембран ізольованих ентероцитів). Дослідження вмісту і складу структурних білків плазмолемі ентероцитів проводили за допомогою електрофорезу в поліакриламідному гелі товщиною 1 мм (Laemmli, 1970).

Експериментальні дослідження проведені із дотримання вимог Закону України № 3447 – IV від 21.02.06 р. «Про захист тварин від жорстокого поводження» та узгоджуються з основними принципами «Європейської конвенції з 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).

Одержані цифрові дані опрацьовували статистично: визначали коефіцієнт кореляції (r) розраховувалися методом Пірсона за допомогою прикладного програмного комплексу «Microsoft Office Excel 2016».

Результати

Проведеними дослідженнями встановлено, що структурні перетворення у слизовій оболонці порожньої кишки великої рогатої худоби протягом плодового періоду характеризуються інтенсивними морфологічними змінами її структурних компонентів. Ці зміни спрямовані у першу чергу на підготовку організму новонародженого теля до постнатального травлення і формування колострального імунітету. Встановлено, що у ембріонів великої рогатої худоби протягом плодового періоду відбувається збільшення складчастості слизової оболонки порожньої кишки, розвиток ворсинок, відбувається збільшення їх довжини і кількості. За цих умов у 9-місячних плодів чітко від-

Таблиця – Взаємозв'язки (r) морфометричних змін основних структурних компонентів слизової оболонки порожньої кишки з вмістом структурних білків апікальної (АМ) і базолатеральної (БМ) мембрани ентероцитів

Молекулярна маса поліпептидів, кДа	Порожня кишка плодів великої рогатої худоби							
	Слизова оболонка				Показники ворсинок			
	Кишкова стінка з ворсинками		Слизова оболонка з ворсинками		Висота		Ширина	
	АМ	БМ	АМ	БМ	АМ	БМ	АМ	БМ
300	0,59	–	0,49	–	0,42	–	-0,21	–
250	0,94***	–	0,95***	–	0,94***	–	-0,47	–
205	-0,69	–	-0,65	–	-0,78*	–	0,70	–
170–185	-0,51	–	-0,57	–	-0,92**	–	0,88**	–
155	0,89***	0,99***	0,93***	0,97***	0,73*	0,84**	-0,56	-0,73*
120	0,67	-0,37	0,67	-0,31	0,32	-0,45	-0,28	0,38
100	-0,19	0,81*	-0,08	0,77*	0,36	0,41	-0,42	-0,24
95	0,02	–	0,21	–	0,50	–	0,08	–
87	-0,43	0,82*	-0,47	0,76*	-0,45	0,42	0,14	-0,29
75	0,43	–	0,47	–	0,12	–	-0,05	–
72	0,37	0,72	0,41	0,65	0,14	0,21	-0,09	0,01
66	–	0,90**	–	0,86**	–	0,51	–	-0,31
63	0,73*	0,39	0,73*	0,29	0,70	-0,02	-0,36	0,14
57	0,04	-0,75*	0,14	-0,73*	0,31	-0,33	-0,09	0,13
52	-0,80*	0,94***	-0,84**	0,94***	-0,59	0,92**	0,35	-0,72
46	0,92**	0,54	0,87**	0,45	0,66	0,46	-0,45	-0,36
43	0,71*	0,77*	0,76*	0,75*	0,55	0,35	-0,22	-0,18
39	-0,90**	0,57	-0,84**	0,48	-0,53	0,04	0,38	0,08
37	0,19	–	0,28	–	0,52	–	-0,27	–
35	-0,94***	0,700	-0,93***	0,60	-0,85**	0,41	0,58	-0,33
33	-0,92**	-0,95***	-0,91*	-0,89**	-0,90**	-0,66	0,64	0,48
31	-0,60	-0,77*	-0,59	-0,69	-0,18	-0,39	0,08	0,26
29	-0,07	-0,89**	-0,14	-0,90**	0,24	-0,72	-0,31	0,62
26	-0,78*	-0,92**	-0,84**	-0,88**	-0,87**	-0,55	0,69	0,32
24	–	-0,84**	–	-0,83*	–	-0,91**	–	0,70
22,5	-0,82*	-0,97***	-0,85**	-0,91**	-0,86**	-0,74*	0,54	0,71
21	-0,87**	-0,79*	-0,85**	-0,71	-0,91**	-0,48	0,75*	0,32
19	–	-0,78*	–	-0,72	–	-0,38	–	0,29
17	0,02	-0,93**	0,06	-0,91**	0,44	-0,85**	-0,30	0,57
15,5	-0,91**	-0,19	-0,92**	-0,23	-0,65	-0,70	0,43	0,72
9,6–14,2	-0,82*	0,63	-0,81*	0,67	-0,86**	0,65	0,58	-0,37

Примітка: достовірні значення: * – P < 0,05; ** – P < 0,01; *** – P < 0,001.

бувається формування м'язової пластинки слизової оболонки.

Стінка порожньої кишки плодів великої рогатої худоби представлена слизовою, м'язовою та серозною оболонками. Товщина усієї кишкової стінки у ранньому плодовому періоді становить $331,7 \pm 6,88$ мкм. У цей період кишківі ворсинки, як по висоті, так і по ширині, майже однакові. На верхівці ворсинок епітелій одношаровий однорядний призматичний, а в області основи та бокової поверхні – багаторядний. Надалі до 3-місячного віку невеликі епітеліально-сполучнотканинні вирости повністю трансформуються в істинні ворсинки пер-

шої генерації. Надалі, до 4-місячного віку формується власна пластинка слизової оболонки, висота ворсинок збільшується, а ширина залишається незмінною. У пізній плодовий період товщина стінки порожньої кишки та її слизової оболонки помірно збільшується, причому збільшується і висота ворсинок. Встановлено лінійну залежність росту товщини кишкової стінки, її слизової оболонки та власної пластинки слизової у пізньому плодовому періоді. Причому, розвиток ворсинок проходить асинхронно зі значними коливаннями висоти та ширини.

Особливості морфологічної структури слизової оболонки

порожньої кишки плодів пов'язані з диференціюванням ентодермальної та мезенхімальної закладок. Процеси гістогенезу слизової оболонки відбуваються неодноразово, супроводжуються змінами рельєфу та розмірів. Плодовий період онтогенезу характеризується асинхронністю розвитку виростів слизової оболонки порожньої кишки. За висотою вони істотно збільшуються на п'ятому місяці (у 2,7 рази; $P < 0,001$, порівняно з 2-місячними плодами). Ширина ворсинок за весь пренатальний період зменшується майже удвічі ($P < 0,001$) на тлі максимального зменшення на третьому місяці.

У плодовому періоді в плазмолемі еритроцитів порожньої кишки великої рогатої худоби у апікальних та базолатеральних мембранах виявлено відповідно 27 та 25 білкових фракцій з молекулярною масою від 9,6–14,2 кДа до 300 кДа. Слід відмітити, що у апікальних мембранах наявні поліпептидні фракції з молекулярною масою 22,5 кДа, 37 кДа, 155 кДа та 170–185 кДа, що відсутні у базолатеральних, і навпаки – в базолатеральних мембранах наявні білки з молекулярною масою 19 кДа, 24 кДа та 66 кДа.

Розвиток організації стінки порожньої кишки протягом плідного періоду відбувається за рахунок якісних та кількісних змін її структурних компонентів, зокрема поліпептидів. Так, основні структурно-функціональні поліпептиди еритроцитів мають високу молекулярну масу (155 кДа – цитоскелет клітин (Kobayashi et al., 1992), димер лужної фосфатази (Boldyrev, 1997) та інші ензими (Stremnitzer et al., 2015), 250 кДа – транспортери-рецептори клітин (Ojha et al., 2016), 205 кДа – актин-зв'язувальний білок (Coudrier et al., 1983) і т.д.).

Аналіз результатів досліджень вказує на достовірні взаємозв'язки морфометричних змін основних структурних компонентів слизової оболонки порожньої кишки з вмістом структурних білків мембрани еритроцитів (таблиця). Наявна чітка залежність динаміки товщини усієї кишкової стінки порожньої кишки з вмістом високомолекулярних білків на апікальній мембрані еритроцитів. Так, товщина кишкової стінки з ворсинками та слизової оболонки з ворсинками прямо пов'язана з вмістом на апікальному домені еритроцитів білків з молекулярною масою 250 кДа ($r=0,94-0,95$; $P \leq 0,001$), та 155 кДа ($r=0,89-0,93$; $P \leq 0,01-0,001$) відповідно. Крім цього ці морфометричні показники прямо залежні від вмісту поліпептидів з молекулярною масою 63 кДа ($r=0,73$; $P \leq 0,05$), 46 кДа ($r=0,87-0,92$; $P \leq 0,01$) та 43 кДа ($r=0,71-0,76$; $P \leq 0,05$). Причому поліпептиди з меншою молекулярною масою були обернено пов'язані з товщиною кишкової стінки з ворсинками та слизової оболонки з ворсинками. Так, дані морфометричні показники залежні від вмісту на апікальному домені еритроцитів білків з молекулярною масою 9,6–14,2 кДа ($r=-0,81-0,82$; $P \leq 0,05$), 15,5 кДа ($r=-0,91-0,92$; $P \leq 0,01$), 21 кДа ($r=-0,85-0,87$; $P \leq 0,01$), 26 кДа ($r=-0,78-0,84$; $P \leq 0,05-0,01$), 33 кДа, 35 кДа та 39 кДа ($r=-0,84-0,94$; $P \leq 0,01-0,001$) та 52 кДа ($r=-0,80-0,84$; $P \leq 0,05-0,01$).

Висота ворсинок еритроцитів прямо пов'язана лише з вмістом у апікальній мембрані поліпептидів з молекулярною масою 250 кДа ($r=0,94$; $P \leq 0,001$) та 155 кДа ($r=0,73$; $P \leq 0,05$) і обернено пов'язана з вмістом поліпептидів з молекулярною масою 9,6–14,2 кДа ($r=-0,86$; $P \leq 0,01$), 21 кДа, 22,5 кДа, 26 кДа ($r=-0,86-0,91$; $P \leq 0,01$), 33 кДа, 35 кДа ($r=-0,85-0,90$; $P \leq 0,001$), 170–185 кДа ($r=-0,92$; $P \leq 0,01$). Встановлено, що від 53% ($P \leq 0,05$) до 88% ($P \leq 0,001$) варіацій вмісту білків з молекулярною масою 9,6–14,2 кДа, 21 кДа, 22,5 кДа, 26 кДа, 33 кДа, 35 кДа, 155 кДа, 170–185 кДа 250 кДа у апікальному домені плазмолемі еритроцитів залежить від висоти ворсинок порожньої кишки плодів великої рогатої худоби.

Ширина ворсинок еритроцитів прямо пов'язана лише з вмістом на апікальній мембрані білків з молекулярною масою 170–185 кДа ($r=0,88$; $P \leq 0,01$) та 21 кДа ($r=0,74$; $P \leq 0,05$). А товщина кишкової стінки з ворсинками та слизової оболонки з ворсинками прямо пов'язана з вмістом на базолатерально-

му домені еритроцитів білків з молекулярною масою 155 кДа ($r=0,97-0,99$; $P \leq 0,001$), 100 кДа ($r=0,77-0,81$; $P \leq 0,05$), 87 кДа ($r=0,76-0,82$; $P \leq 0,05$), 66 кДа ($r=0,86-0,90$; $P \leq 0,01$), 52 кДа ($r=0,94$; $P \leq 0,001$) та 43 кДа ($r=0,75-0,77$; $P \leq 0,05$). Крім цього морфометричні показники обернено залежні від вмісту поліпептидів з молекулярною масою 17 кДа ($r=-0,91-0,93$; $P \leq 0,01$), 22,5 кДа ($r=-0,91-0,97$; $P \leq 0,01-0,001$), 24 кДа ($r=-0,83-0,84$; $P \leq 0,01$), 26 кДа ($r=-0,88-0,92$; $P \leq 0,01$), 29 кДа ($r=-0,89-0,90$; $P \leq 0,01$) та 33 кДа ($r=-0,89-0,95$; $P \leq 0,01-0,001$). Коefіцієнт детермінації свідчить, що від 53 до 97% ($P \leq 0,05-0,001$) варіацій вмісту цих білків у базолатеральному домені плазмолемі еритроцитів залежить від товщини кишкової стінки та товщини слизової оболонки порожньої кишки.

Отримані результати досліджень вказують на відмінності у взаємозв'язках динаміки товщини кишкової стінки з ворсинками та слизової оболонки з ворсинками з вмістом окремих білків на базолатеральній мембрані еритроцитів. Так, товщина кишкової стінки з ворсинками обернено залежні від вмісту поліпептидів з молекулярною масою 19 кДа, 21 кДа та 31 кДа ($r=-0,77-0,79$; $P \leq 0,05$), тоді, як ці взаємозв'язки у слизовій оболонці з ворсинками відсутні. Коefіцієнт детермінації свідчить, що від 59 до 62% ($P \leq 0,05$) варіацій вмісту цих білків у базолатеральному домені плазмолемі еритроцитів залежить від товщини кишкової стінки порожньої кишки та не пов'язані з товщиною слизової оболонки.

Обговорення

Структура слизової оболонки порожньої кишки плодів великої рогатої худоби пов'язана з функціональним станом органів травлення у пренатальному періоді онтогенезу. Динамічні зміни морфології слизової оболонки в цей час зумовлені адаптаційними механізмами, які проявляються збільшенням швидкості проліферації клітин кишкового епітелію у відповідь на зростання об'єму субстрату в порожнині тонкої кишки (Nikolaieva et al., 2016). При цьому змінюється довжина кишкових ворсинок і висота мікророслин еритроцитів, а також швидкість міграції клітин (Cotran et al., 2000). По мірі формування та ускладнення організації порожньої кишки плодів великої рогатої худоби відбуваються інтенсивні перетворення поліпептидного складу мембран еритроцитів. Протягом плідного періоду збільшення товщини кишкової стінки з ворсинками та слизової оболонки з ворсинками супроводжується зменшенням вмісту низькомолекулярних структурних білків за рахунок зростання поліпептидів з середньою та високою молекулярною масою. Є дані, що збільшення вмісту поліпептидів з високою та середньою молекулярною масою відбувається поряд із значним збільшенням активності ряду ензимів плазмолемі еритроцитів (Coudrier E. et al., 1983). Завдяки тривалому і поступовому наростанню об'єму амніотичної рідини, що поступає, виникає і морфологічна диференціація клітин слизової оболонки кишки, індукція синтезу травних ензимів і гормонів травного тракту (Langman, 1976).

З розвитком амніотрофного живлення відбувається гіпертрофія слизової оболонки, інтенсифікація міграції кишкових еритроцитів, що є одним із головних факторів збільшення висоти ворсинок).

Доведено, що висота ворсинок еритроцитів прямо пов'язана з вмістом у базолатеральній мембрані поліпептидів з молекулярною масою 155 кДа ($r=0,73$; $P \leq 0,05$) і 52 кДа ($r=0,92$; $P \leq 0,01$) та обернено залежна від вмісту поліпептидів з молекулярною масою 24 кДа ($r=-0,91$; $P \leq 0,001$), 22,5 кДа ($r=-0,74$; $P \leq 0,05$) та 17 кДа ($r=-0,85$; $P \leq 0,015$). Так, від 55% ($P \leq 0,05$) до 85% ($P \leq 0,001$) варіацій вмісту даних білків у базолатеральному домені плазмолемі еритроцитів залежить від висоти ворсинок порожньої кишки плодів великої рогатої худоби. На відміну від цього, ширина ворсинок еритроцитів достовірно обернено

пов'язана лише з вмістом на базолатеральній мембрані білків з молекулярною масою 155 кДа ($r = -0,73$; $P \leq 0,05$). Причому, до 53% варіацій його вмісту на цьому домені плазмолемі ентероцитів залежить від ширини ворсинок порожньої кишки плодів великої рогатої худоби.

Ці відмінності є відображенням особливості структури ентероцитів і вказують на різну функціональну роль різних доменів у фізіологічних процесах (Tilney et al., 1973).

Висновок

Вікові зміни структури слизової оболонки порожньої кишки у плодovому періоді онтогенезу полягають у поступовому збільшенні її складчастості, розвитку ворсин, збільшенні їх довжини і кількості, формуванні м'язової пластинки слизової ці зміни достовірно пов'язані з вмістом структурних білків базолатеральної мембрани ентероцитів.

Перспективи подальших досліджень. У подальшому планується дослідити особливостей процесів мембранного гідролізу, транспорту, секреції речовин у кишковому каналі жуйних тварин у пренатальному онтогенезі.

References

- Avtandilov, G. G. (1990). Meditsinskaya morfometriya [Medical morphometry]. Medicine, Moscow (in Russian).
- Boldyrev, A. A. (1997). Reguljacija aktivnosti membrannih fermentov. Sorosovskij Obrazovatel'nyj Zhurnal, 6, 21–27 (in Russian).
- Cotran, R. S., Kumar, V., & Robbins, S. L. (2000). Robbins pathology basis of disease. Pennsylvania, Philadelphia: Saunders.
- Coudrier, E., Reggio, H., & Louvard, D. (1983). Characterization of an integral membrane glycoprotein associated with the microfilaments of pig intestinal microvilli. The EMBO Journal, 2(3), 469–475.
- Fölsch, H. (2008). Regulation of membrane trafficking in polarized epithelial cells. Current Opinion in Cell Biology, 20(2), 208–213.
- Grandl, F., Schwarm, A., Ortmann, S., Furger, M., Kreuzer, M., & Clauss, M. (2017). 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. Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition, 102(3), 639–651.
- Kobayashi, H., Inoue, A., Mikawa, T., Kuwayama, H., Hotta, Y., Masaki, T., & Ebashi, S. (1992). Isolation of cDNA for Bovine stomach 155 kDa protein exhibiting myosin light chain kinase activity1. The Journal of Biochemistry, 112(6), 786–791.
- Langman, J. (1976) Fourth to eight week of development. In: Langman I (ed) Introduction to embryology. Bohn, Scheltema and Holkema, Utrecht, pp 70–76 (in Dutch).
- Masiuk, D. M. (2019). Structural proteins of plasmolemma of the jejunum absorbing enterocytes of cattle fetus in early fetal period. Ukrainian Journal of Veterinary and Agricultural Sciences, 2(3), 32–38.
- Mohammad, A. W., Teow, Y. H., Ang, W. L., Chung, Y. T., Oatley-Radcliffe, D. L., & Hilal, N. (2015). Nanofiltration membranes review: Recent advances and future prospects. Desalination, 356, 226–254.
- Nikolaieva, O. V., Shevchenko, O. M., Pavlova, O. O., Yeshchenko, V. Yu., Shutova, N. A., Lytvynenko, O. Yu., Sulkhodost, I. O., Kucherivchenko, M. O., Koliada, O. M., Ohnieva, L. H., Kovaltsova, M. V., Serhienko, K. V., & Morozov, O. V. (2016). Patofizioloohia travlennia. Kharkiv: KhNMU (in Ukrainian).
- Ojha, K. S., Alvarez, C., Kumar, P., O'Donnell, C. P., & Tiwari, B. K. (2016). Effect of enzymatic hydrolysis on the production of free amino acids from boarfish (*Capros aper*) using second order polynomial regression models. LWT - Food Science and Technology, 68, 470–476.
- Potter, G. D., & Lester, R. (1984). The developing colon and nutrition. Journal of Pediatric Gastroenterology and Nutrition, 3(4), 485–487.
- Reboul, E. (2018). Vitamin E intestinal absorption: Regulation of membrane transport across the enterocyte. IUBMB Life, 71(4), 416–423.
- Stremnitzer, C., Manzano-Szalai, K., Willensdorfer, A., Starkl, P., Pieper, M., König, P., & Jensen-Jarolim, E. (2015). Papain degrades tight junction proteins of human keratinocytes in vitro and sensitizes C57BL/6 mice via the skin independent of its enzymatic activity or TLR4 activation. Journal of Investigative Dermatology, 135(7), 1790–1800.
- St Johnston, D., & Sanson, B. (2011). Epithelial polarity and morphogenesis. Current Opinion in Cell Biology, 23(5), 540–546.
- Tarabova, L., Makova, Z., Piesova, E., Szaboova, R., & Faixova, Z. (2016). Intestinal mucus layer and mucins (A review). Folia Veterinaria, 60(1), 21–25.
- Tilney, L. G., Hatano, S., Ishikawa, H., & Mooseker, M. S. (1973). The polymerization of actin: its role in the generation of the acrosomal process of certain echinoderm sperm. Journal of Cell Biology, 59(1), 109–126.
- Tomchuk, V. A., Usatiuk, P. V., Tsvilikhovskiy, M. I., & Melnychuk, D. O. (1994) Otrymannia izolovanykh klityn epiteliu tonkoho kyshechnyka velykoi rohatoi khudoby [Obtaining isolated cells of the epithelium of the small intestine of cows]. Physiological Journal, 40(5/6), 45–51 (in Ukrainian).
- Tsvilikhovskiy, N. I. (1989). Vydelenie apikal'noj i bazal'noj membran jenterocita tonkoj kishki korov i strukturno-funkcional'nye izmenenija v nih pri patologii [Isolation of the apical and basemem membranes of enterocyte of the small intestine of cows and structural and functional changes in them during pathology]. Physiological Journal, 35(5), 121 (in Russian).
- Wong, E. A., Gilbert, E. R., & Miska, K. B. (2017). Nutrient transporter geneexpression in poultry, livestock and fish. Biology of Domestic Animals, 319–344.