

Apparato digerente

L'apparato digerente è costituito da due porzioni:

1. **Canale alimentare:** permette di assumere il cibo e assorbire le sostanze nutritive dal cibo per poi eliminare quello che non è utile all'organismo. È suddiviso in **intestino anteriore** (bocca, faringe, esofago e stomaco) e **intestino posteriore** (intestino medio, intestino posteriore propriamente detto e ano). Le due strutture sono divise dallo **sifone pilorico**;
2. **Ghiandole annesse:** fondamentali per la funzionalità, si tratta di ghiandole esocrine con un adenomero e un dotto che mette in comunicazione la ghiandola direttamente con l'esterno o con il lume dell'intestino. Si tratta di **ghiandole orali, ghiandole gastriche, fegato e pancreas**. Fegato e pancreas sono dette ghiandole **extraparietali**, ghiandole esocrine che si originano come proliferazione dell'epitelio e rimangono anesse a quell'epitelio con il loro dotto. Sono extraparietali perché l'adenomero è molto sviluppato e riempie lo spazio intorno della cavità peritoneale, quindi non può essere contenuto nella parete del tubo digerente.

ORIGINE EMBRIOLOGICA

L'origine è **endodermica**, a partire dall'**archenteron**, cioè l'intestino primitivo. Allo stadio precoce si individuano due diverse porzioni dell'archenteron:

- **Stomodeo**, cioè la porzione rostrale;
- **Proctodeo**, la porzione caudale.

A questo livello si individuano il cuore, il faringe, l'abbozzo del fegato, l'intestino posteriore e la **tasca di Rathke**, cioè un'introflessione dell'ectoderma a livello dello stomodeo, che formerà una porzione non nervosa dell'ipofisi. A un livello più avanzato dello sviluppo l'archenteron si raffina e si riconoscono le porzioni differenziate. Si individuano strutture come la lingua, il faringe, la ghiandola tiroide, lo stomaco, il fegato, il pancreas e intestino. In molti amnioti si abbozza la vescica urinaria a partire dall'allantoide.

Tubo digerente a livello embrionale

Il tubo digerente nel tratto iniziale e in quello terminale è circondato da altri organi ed è spesso situato in una cavità con il celoma, ma solo nell'embrione. Nel tratto del torace il tubo digerente è quindi libero nel celoma che sarà poi la cavità peritoneale. Però non è libero in questa cavità ma mantenuto in posizione dai mesenteri, doppie lame di connettivo con poco epitelio ma molti nervi e vasi per motilità e irrorazione; durante l'evoluzione questi mesenteri diventano sempre più lunghi.

Bocca e cavità orale

Lo stomodeo in formazione si incontra con l'archenteron, fino alla fessurazione, dopo la quale si completa lo sviluppo della bocca, si forma la tasca del Rathke, che formerà l'adenoiopofisi. La seconda struttura importante è il **placode nasale**, cioè un inspessimento dell'ectoderma in punti precisi (nasali, ottici e otici), andrà a formare gli organi di senso. La bocca si forma grazie

all'incontro tra archenteron e stomodeo, incontro che può avvenire in punti diversi in base al vertebrato:

- Negli agnati la bocca è arretrata, quindi molto profonda, il placode nasale è molto avanti, le narici sono sempre esterne;
- Nella maggior parte dei pesci la bocca si trova tra la tasca del Rathke e il placode nasale, nei pesci coanati si ottengono narici interne che si aprono all'esterno con le narici esterne;
- In tutti i tetrapodi la bocca si apre più anteriormente alla tasca del Rathke, anteriormente al placode nasale.

La bocca è delimitata da un contorno detto **rima buccale**. Negli ittiopsidi si parla di **cavità orofaringea**, deputata all'assunzione del cibo e alla respirazione; è delimitata dorsalmente dal palato primario, mentre ventralmente si trova il pavimento della bocca dove si appoggia la **lingua primaria** che non è muscolare ma è un sollevamento del pavimento, costituita da tessuto connettivo rivestito da epitelio e supportata da un pezzo scheletrico derivante dal secondo arco viscerale. Le pareti della bocca sono occupate dalle **fessure branchiali**. Infine sono presenti dentelli cornei (negli agnati) o denti (negli gnatostomi). Normalmente non ci sono ghiandole ma l'unica eccezione è la bocca delle lamprede, dove sono presenti **ghiandole del veleno**.

Nei tetrapodi si parla invece di **cavità orale**. Qui è presente il **palato primario**, fino agli anfibi, mentre a partire dai rettili si sviluppa anche un **palato secondario**. Sul pavimento della bocca è presente una **lingua muscolare** che ha un ruolo attivo nell'assunzione del cibo; le guance sono delle strutture muscolate appartenenti alla cavità e sono presenti sia i denti che le ghiandole orali.

Negli agnati

In una lampreda si ha una **bocca circolare** con dentelli cornei e **lingua primaria**. Il tubo digerente è separato mediante un setto dall'**acquedotto faringeo**, dove si aprono le branchie.

Negli anfibi

Si ha la comparsa delle **coane (narici interne)** molto anteriori, i denti vomerali sono infissi sui vomeri (parte del dermatocranio). Si vedono delle **trombe uditive** in connessione con l'orecchio medio, che derivano dagli archi viscerali 1 e 2. Il pavimento è slargato con dei **sacchi vocali**, che servono anche per incamerare aria. La **lingua è muscolare**, posta anteriormente nella cavità, importante per l'assunzione del cibo in quanto viene estroflessa rapidamente per la cattura del cibo. La **glottide**, che permette di dirigere l'aria nella laringe, è uno **sfintere muscolare**, infine vediamo l'apertura dell'esofago.

Nei mammiferi

Al palato duro segue un **palato molle** che sposta ulteriormente l'apertura delle coane. Lo sviluppo di questo palato secondario porta alla completa divisione tra la porzione orale e la porzione nasale della cavità.

In posizione arretrata si trova il **faringe**, suddiviso in:

- **Rinofaringe**: dove si aprono le coane, da qui l'aria arriva alla laringe;
- **Orofaringe**: da qui il cibo arriva all'esofago.

Si trova l'**epiglottide**, struttura rigida che contribuisce a separare il passaggio di aria nelle vie aeree, occludendo la glottide durante il passaggio del cibo. Si notano anche le **tonsille**, per la difesa immunitaria, piene di tessuto linfatico e tipiche dei mammiferi.

Organo vomeronasale

Si tratta di un organo aggiuntivo olfattorio delle fosse nasali, molto sensibile ai feromoni e importante per il riconoscimento individuale; l'apertura di questo organo si trova in posizione anteriore al palato di molti mammiferi. Non è presente né nei primati né nell'uomo.

Lingua

Negli ittiopsidi e negli urodeli la lingua è primaria, un sollevamento del pavimento buccale supportato da un pezzo scheletrico. Dagli anuri anteriormente alla lingua primaria si individua il **campo ghiandolare**, cioè una porzione di pavimento che si arricchisce di ghiandole mucipare, così che la lingua si ricopra di muco. Dai rettili anteriormente al campo ghiandolare si formano i **tubercoli linguali**, porzioni muscolari importanti per la cattura del cibo e la regolazione del linguaggio. Nella lingua di alcuni uccelli la capacità di estroflessione è legata allo sviluppo di una porzione scheletrica cioè l'**entoglosso**.

Ghiandole orali

Compaiono negli anfibi e servono a favorire l'avanzamento del cibo nel tubo digerente. Ce ne sono di diversi tipi e si chiamano in base alla loro topografia, sono ghiandole esocrine che si aprono in diverse porzioni della cavità orale. Nei mammiferi sono in grado di secernere non solo il liquido per inumidire il cibo, ma contribuiscono anche alla prima fase della digestione, infatti le ghiandole salivari dei mammiferi secernono **amilasi**, che inizia a digerire gli amidi. Le ghiandole orali degli altri tetrapodi non hanno amilasi. Le ghiandola salivare più grossa è la **parotide**, che si apre a livello del palato e del pavimento della bocca vicino ai molari (arretrata).

Modalità di assunzione del cibo

Negli ittiopsidi l'assunzione del cibo avviene sfruttando le correnti d'acqua con una costante apertura della bocca (**ram feeders**), avviene in particolare con l'azione coordinata di muscoli epiassiali e ipoassiali, con cui collabora il complesso adduttore della mandibola; oppure tramite **suzione**. Con questa modalità la preda viene attirata nella bocca per suzione. Vicino alla preda la bocca si apre improvvisamente grazie a molti pezzi scheletrici e muscoli. Quando i muscoli epiassiali e ipoassiali si contraggono la volta del cranio si solleva e viene favorito l'abbassamento della mandibola. **Genioideo** e **sternoideo** fanno retrarre la mandibola, l'elevatore dell'opercolo fa spostare l'opercolo per allargare la cavità orale e infine anche l'arco

palatopterigoideo insieme al **mascellare** e al **premascellare** si muovono. Tutto ciò fa sì che si formi il movimento di suzione.

Gli anfibi usano il **trasporto intraorale**, grazie alla loro lingua.

Negli amnioti si parla di **ciclo di alimentazione**, arricchito nei mammiferi della capacità di masticare (che si ha anche in alcuni rettili). Questi cicli specifici sono dati dalla coordinazione dei movimenti e delle contrazioni, cinesi cranica e muscoli molto sviluppati. Questo ciclo presenta diversi passaggi:

1. Apertura lenta;
2. Apertura veloce;
3. Chiusura lenta;
4. Chiusura veloce.

Inoltre la lingua è muscolare e anche le guance e le labbra muscolari contribuiscono al ciclo.

Nel processo di masticazione entrano in gioco differenziamenti in base al tipo di alimentazione (come il temporale molto sviluppato nei carnivori).

Esofago

È una struttura presente nei tetrapodi con funzione di passaggio. L'epitelio che circonda il lume dell'esofago è pluristratificato e a volte cheratinizzato per la protezione. Nei tetrapodi sono presenti **ghiandole muscolari** associate all'esofago, che secernono muco e aiutano il passaggio del cibo. Negli uccelli l'esofago è differenziato e presenta **ingluvie**, estroflessioni dell'esofago che servono per accumulare il cibo e per una sua prima digestione. L'ingluvia può essere fusiforme, con un sacco o con due sacchi; il latte delle ingluvie è secreto sotto stretto controllo ormonale.

Stomaco

È un tratto del tubo digerente che precede lo sfintere pilorico, presente in tutti i vertebrati, con funzione di accumulo e digestione dei cibi. In alcuni si presenta solo come una struttura tubolare con parete non specializzata dove non avviene né accumulo né processamento del cibo (alcuni pesci). Nella maggior parte dei casi lo stomaco è una struttura slargata che favorisce l'accumulo del cibo. Ha una parete differenziata con **ghiandole gastriche**, che contribuiscono alla digestione del cibo secernendo acido cloridrico e pepsina; comunque il completamento della digestione avviene dopo il piloro, cioè nell'intestino posteriore. Nei diversi vertebrati lo stomaco possiede una slargatura e una specializzazione della parete, e inoltre presenta una ripiegatura, in tutti i tetrapodi.

Negli uccelli

Ha una forma particolare, con due divisioni:

1. Proventriglio, cioè lo stomaco ghiandolare;
2. Ventriglio, lo stomaco muscolare.

Le ghiandole gastriche favoriscono la digestione; inoltre nel ventriglio possono anche esserci sassolini per favorire lo sminuzzamento del cibo, permesso dall'attività muscolare. La regione pilorica dello stomaco degli uccelli non presenta né ghiandole né muscolatura.

Nei mammiferi ruminanti

È presente uno stomaco **concamerato** in 4 camere:

1. Rumine;
 2. Reticolo;
 3. Omaso;
 4. Abomaso.
- 
- Epitelio pluristratificato senza ghiandole**
- 
- Vero stomaco**

Rumine, reticolo e omaso servono per lo sminuzzamento e la fermentazione del cibo a carico di batteri **cellulosolitici**, mentre nell'abomaso si trovano le ghiandole gastriche e l'epitelio monostratificato. Il cibo viene inghiottito, arriva nel rumine dove avviene la fermentazione, poi viene rigurgitato e torna nel reticolo, passa nell'omaso e arriva all'abomaso. Alcuni dei prodotti del processamento del cibo sono assorbiti a livello della parete delle camere, che assorbe anche degli acidi.

Gli altri erbivori, non ruminanti, fanno fermentazione nell'intestino posteriore.

Intestino posteriore

È tutto il tratto di tubo digerente che segue il piloro. In quasi tutti i tetrapodi sono presenti due porzioni:

1. Intestino medio;
2. Intestino posteriore propriamente detto.

Questi due tratti hanno anatomia e funzioni diverse.

Nei pesci

L'intestino posteriore ha un primo tratto (small intestine) e un secondo tratto (large intestine). L'intestino medio ha la funzione di completare la digestione e iniziare l'assorbimento. In esso sboccano le due ghiandole associate che sono il **fegato**, che produce la bile che serve ad emulsionare i grassi, e il **pancreas**, ghiandola esocrina ed endocrina che produce i succhi pancreatici, che completano la digestione delle proteine. Nell'intestino posteriore propriamente detto viene assorbita l'acqua e passano i rifiuti della digestione. È presente la **valvola a spirale**, cioè un sollevamento della parete per aumentare la superficie di assorbimento e quindi evitare una perdita eccessiva di nutrimento. In alcuni pesci come i teleostei questa valvola non è presente ma ci sono i **ciechi pilorici**, sempre per l'aumento della superficie di assorbimento.

Nei tetrapodi

L'intestino subisce una divisione:

- Intestino tenue, con un lume piccolo, suddiviso in duodeno, digiuno e ileo;
- Intestino crasso, con un lume più ampio, diviso in colon e retto e finisce con l'ano.

Inoltre l'intestino tenue si allunga e dai rettili compaiono i villi per l'aumento della superficie di assorbimento.

Il completamento dell'assorbimento dei nutrienti avviene nell'intestino tenue, mentre l'accumulo di fuci e l'assorbimento dei liquidi avviene nell'intestino crasso.

Anatomia microscopica del tubo digerente

Esofago

Il lume è rivestito dalla prima tonaca, cioè la **mucosa**, che è costituita da diversi tessuti: un epitelio pluristratificato che riveste il lume e il **sottoepitelio**, cioè un connettivo che può presentare un gruppo di fibre muscolari lisce cioè **muscularis mucosae**. La seconda tonaca è la **sottomucosa**, composta da tessuto connettivo propriamente detto riccamente vascolarizzato, dove vengono accolti gli adenomeri di diverse ghiandole. La terza tonaca è la **muscolare esterna**, costituita da tessuto muscolare, nella maggioranza del tubo digerente muscolatura liscia. Qui si riconoscono i due strati **circolare e longitudinale**, in base a come le fibre muscolari sono disposte.

La **tonaca avventizia** è la tonaca connettivale più esterna nei tratti del tubo digerente dove intorno ci sono altri tessuti, quindi è l' epitelio di contenimento dell'organo che lo separa da altri organi; la **tonaca sierosa** è costituita verso la muscolatura da connettivo e verso la cavità peritoneale da epitelio, è l'epitelio di contenimento dell'organo che lo separa dalla cavità peritoneale.

Stomaco

L'epitelio della mucosa diventa monostratificato nella maggior parte dello stomaco, è sempre cilindrico e può avere caratteristiche particolari: in molti vertebrati si vedono all'interno goccioline di muco, per protezione dell'epitelio stesso dagli eventi chimici propri della digestione. Nella mucosa si trovano anche le **ghiandole gastriche esocrine**, il cui adenomero può essere accolto nella mucosa o addirittura nella sottomucosa in alcuni vertebrati (uccelli).

Intestino

La mucosa forma estroflessioni digitiformi chiamate **villi**, già evidenti in anfibi e rettili e veri e propri villi in uccelli e mammiferi. Sono rivestite da epitelio monostratificato cubico. I veri e propri villi presentano introflessioni della mucosa chiamate cripte, poste tra un villo e l'altro e rivestite da un epitelio con funzione di riserva di cellule staminali con funzioni ghiandolari. La funzione dell'epitelio monostratificato cubico che riveste i villi è quella di assorbimento ed è composto da cellule assorbenti con microvilli apicali. I villi e i microvilli sono specializzazioni e aumentano la superficie assorbente. Nella maggior parte dei vertebrati le cellule con questi microvilli si trovano

nell'intestino o nel rene. Nella sottomucosa dell'intestino medio posteriore si trovano dei **follicoli linfatici**, in quanto in questa zona c'è la necessità di tenere alto il livello di difese immunitarie.

Intestino posteriore e ghiandole annesse

Ghiandola rettale

Presente sono nei selaci, si trova caudalmente alla valvola spirale e serve ad eliminare i Sali in eccesso, quindi per la regolazione omeostatica.

Fegato e pancreas sono due grosse ghiandole presenti in tutti i vertebrati.

Sviluppo embrionale

Fegato e pancreas sono le grandi ghiandole **extraparietali** annesse all'intestino che si sviluppano dall'epitelio che riveste l'intestino. Durante lo sviluppo embrionale si abbozzano due **gemme epiteliali**, una ventrale e una dorsale, in un punto dell'intestino vicinissimo allo sfintere pilorico. L'abbozzo ventrale è l'**abbozzo epato-pancreatico** perché da quella gemma si formerà il fegato e la porzione ventrale del pancreas. Si forma anche la **cistifellea**, cioè un sacchettino vuoto e che non tutti i vertebrati hanno, che servirà ad accumulare la bile prodotta dal fegato. Cistifellea e fegato avranno i dotti confluenti in un unico dotto (**caledoco**) che arriverà all'intestino, dove confluiscono dotto epatico e dotto cistico. L'abbozzo dorsale è l'abocco pancreatico, che formerà l'altra parte del pancreas.

Fegato

Organo **parenchimatoso pieno**, formato quindi da epitelio e connettivo dove l'epitelio ha funzione tipica dell'organo, e quindi il connettivo serve come supporto. Nel fegato sono gli **epatociti** a svolgere tutte le funzioni. Il fegato ha un sistema di vasi afferenti e efferenti, ma la sua vascolarizzazione è particolare, infatti c'è un **vaso afferente aggiuntivo**, oltre alla sua arteria epatica, che porta sangue ossigenato. Al fegato arriva anche la vena porta epatica; questa vascolarizzazione è presente in tutti i vertebrati.

Nei non mammiferi nel fegato si trovano **cordoni cellulari**, strutture cilindriche epiteliali in cui si trovano **canalcoli biliari**. Alle pareti ci sono i vasi.

Nei mammiferi invece sono presenti **lobuli epatici**, strutture cilindriche in cui l'organizzazione è particolare: arrivano la vena porta epatica e l'arteria epatica; i rami di questi vasi si capillarizzano e si insinuano tra le cellule epiteliali (dette hepatociti); il sangue dall'esterno arriva centro dell'organo, raggiungendo un vaso centrale detta **tributaria della vena epatica**, che porta via il sangue. Quindi la direzione dei sangue va dalla periferia al centro. Durante lo scambio l'arteria epatica porta sangue ossigenato all'organo. La vena porta epatica prima di arrivare al fegato esce dall'intestino dove raccoglie nel sangue elementi nutritivi semplici, ossia amminoacidi, che arrivano così al fegato.

Funzioni del fegato:

- Produrre **bile**, che viene riversata nei canalicoli biliari che si individuano tra file di epatociti, che si organizzano in modo da scambiare col sangue, ma anche da riversare la bile. La secrezione e la direzione della bile è opposta a quella del sangue, infatti non viene riversata nel sangue;
- Produrre **somatomedina**, un ormone prodotto e secreto dal fegato nel sangue, con funzione di regolazione della crescita dell'individuo;
- Regolare il **livello di glucosio** nel sangue. Gli epatociti sono in grado infatti di assorbire ed espellere glucosio. Una volta che l'hanno assorbito lo immagazzinano come **glicogeno**, oppure lo demoliscono nel citoplasma per liberare glucosio, questa attività è regolata da ormoni prodotti dal pancreas cioè **insulina e glucagone**;
- Assorbire molti **xenobiotici**, cioè insiemi di molecole non sintetizzate dall'organismo (farmaci, coloranti, additivi).

Nel fegato di mammifero a livello microscopico sono evidenti i **lobuli epatici**, al cui interno si notano strutture cave, cioè la **vena centro-lobulare** (vaso efferente), mentre tutto il resto è parenchima. Ovviamente si riconoscono tanti epatociti. Si individuano strutture dette **triadi**, dove si riconoscono le sezioni di 3 grosse strutture cave: arteria epatica, vena epatica e dotto biliare; la vena è molto più grande mentre l'arteria più piccola con una parete più spessa, il dotto presenta una parete con epitelio cubico.

Pancreas dei mammiferi

Il pancreas di mammifero è una ghiandola extraparietale associata all'intestino, è sia **esocrina**: la porzione che produce e riversa nell'intestino i succhi pancreatici; sia **endocrina**: per la produzione di insulina e glucagone.

Il pancreas esocrino è organizzato in **acini**, strutture sferiche con un lume molto piccolo in collegamento con il dotto escretore;

il pancreas endocrino è compattato dentro al pancreas esocrino ed è costituito da **isolotti di Langerhans**, strutture riccamente vascolarizzate per l'immissione di ormoni nel sangue. Il bersaglio di questi ormoni è il fegato, che si occupa quindi di immagazzinare o liberare glicogeno. I succhi pancreatici servono per completare la digestione.