CAPITOLO

7

L’alimentazione e l’apparato digerente

«Dimmi che cosa mangi e ti dirò che cosa sei.» — Jean Anthelme Brillat-Savarin, Fisiologia del gusto, 1825 (traduzione della redazione)

OBIETTIVI

1. Classificare i nutrienti, descriverne le funzioni e calcolare il valore energetico di un alimento da un’etichetta nutrizionale.
2. Descrivere l’organizzazione dell’apparato digerente e la struttura in quattro tonache della parete del canale alimentare.
3. Spiegare la digestione meccanica e chimica nella bocca, nello stomaco e nell’intestino tenue, indicando per ogni enzima il substrato e i prodotti.
4. Collegare la struttura di villi e microvilli all’assorbimento e seguire le vie dei nutrienti verso il fegato e verso la linfa.
5. Descrivere le funzioni del fegato e del pancreas e la regolazione nervosa e ormonale della digestione.
6. Riconoscere i meccanismi delle principali malattie dell’apparato digerente e le buone pratiche di prevenzione.

INDICE DEL CAPITOLO

7.1 I nutrienti e l’energia degli alimenti 2
7.2 L’organizzazione dell’apparato digerente 7
7.3 Dalla bocca allo stomaco 10
7.4 L’intestino tenue: digestione finale e assorbimento 12
7.5 Fegato, pancreas e regolazione della digestione 18
7.6 La salute dell’apparato digerente 21

Scienze naturali 4 · Parte III · Il corpo umano: nutrizione, scambi e difesa · versione 1.0
Capitolo 7: L'alimentazione e l'apparato digerente · pagine 197–224 del volume completo · estratto per lo studio

Ogni giorno mangi qualche centinaio di grammi di cibo: pane, pasta, frutta, latte, legumi, carne o pesce. Nessuna delle molecole che compongono quel cibo, però, può entrare così com'è nelle tue cellule. Un granello di amido è un polimero di migliaia di unità di glucosio; una proteina della carne è una catena di centinaia di amminoacidi, ripiegata in modo diverso da qualunque proteina umana. Per diventare *tuo*, il cibo deve essere smontato in molecole piccole, che attraversano la parete dell'intestino, entrano nel sangue o nella linfa e raggiungono ogni cellula del corpo.

Questo lavoro di smontaggio, trasporto e selezione è il compito dell'apparato digerente, il primo dei sistemi del corpo che studierai quest'anno. Vedrai che non lavora da solo: la chimica degli acidi e delle basi spiega perché lo stomaco è acidissimo e il duodeno quasi neutro (cap. 4), gli enzimi sono catalizzatori come quelli studiati nella cinetica (cap. 2), e i nutrienti assorbiti passano al sangue (cap. 9) e alla linfa (cap. 10), mentre i rifiuti azotati vengono eliminati dai reni (cap. 11). Prima, però, bisogna sapere che cosa c'è nel cibo e quanta energia ci fornisce.

7.1 I nutrienti e l'energia degli alimenti

7.1.1 Che cosa contiene il cibo

> **DA RICORDARE**
>
> **Richiamo · Biomolecole ed enzimi.** In *Scienze naturali 2*, cap. 2, hai studiato le quattro classi di biomolecole (carboidrati, lipidi, proteine, acidi nucleici) e hai visto che i polimeri si formano per condensazione e si scindono per idrolisi, con l'aggiunta di una molecola d'acqua a ogni legame spezzato. Nel cap. 5 dello stesso volume hai visto che gli enzimi sono catalizzatori proteici specifici per il loro substrato, con una temperatura e un pH ottimali. La digestione chimica è proprio questo: una serie di idrolisi catalizzate da enzimi.

Le sostanze che l'organismo ricava dagli alimenti e usa per produrre energia, per costruire e riparare i tessuti e per regolare il metabolismo si chiamano **nutrienti**. Si dividono in due gruppi. I **macronutrienti** (carboidrati, lipidi e proteine) servono in quantità dell'ordine delle decine o centinaia di grammi al giorno e forniscono energia. I **micronutrienti** (vitamine e sali minerali) servono in quantità di milligrammi o microgrammi e non forniscono energia, ma senza di essi il metabolismo si inceppa. A questi si aggiungono l'acqua, che rappresenta circa il 60 % della massa di un adulto, e la fibra.

I **carboidrati** sono la principale fonte di energia della dieta: gli zuccheri semplici (glucosio, fruttosio, il saccarosio dello zucchero da tavola, il lattosio del latte) e soprattutto l'amido dei ce-

reali, delle patate e dei legumi. I **lipidi** della dieta sono per lo più trigliceridi; forniscono più del doppio dell'energia dei carboidrati a parità di massa, trasportano le vitamine liposolubili e danno due acidi grassi che il corpo non sa produrre, l'acido linoleico (omega-6) e l'acido alfa-linolenico (omega-3). Le **proteine** forniscono gli amminoacidi con cui le cellule costruiscono le proprie proteine. Dei venti amminoacidi delle proteine, nove non possono essere sintetizzati dall'adulto e devono arrivare con il cibo: sono gli **amminoacidi essenziali** (istidina, isoleucina, leucina, lisina, metionina, fenilalanina, treonina, triptofano e valina). Le proteine animali li contengono tutti in proporzioni adatte; quelle dei cereali sono povere di lisina e quelle dei legumi di metionina, per cui un piatto di pasta e fagioli fornisce una miscela più completa dei due alimenti presi da soli.

La **fibra alimentare** è formata dai polisaccaridi vegetali che i nostri enzimi non riescono a idrolizzare, come la cellulosa delle pareti cellulari. Non viene assorbita, ma aumenta il volume del contenuto intestinale, ne regola il transito e nutre i batteri del colon, che la fermentano in parte.

7.1.2 Vitamine e sali minerali

Le **vitamine** sono molecole organiche indispensabili in piccole quantità, che il corpo non sintetizza o sintetizza in misura insufficiente; molte fanno da coenzimi, cioè aiutano gli enzimi a lavorare. Si classificano in base alla solubilità. Le **idrosolubili** (la vitamina C e le vitamine del gruppo B) si sciolgono in acqua, in genere non si accumulano (fa eccezione la B_{12}, che il fegato conserva) e quelle in eccesso sono eliminate con le urine: vanno quindi assunte con regolarità. Le **liposolubili** (A, D, E e K) si sciolgono nei grassi, si assorbono insieme ai lipidi e si accumulano nel fegato e nel tessuto adiposo. La Tabella 7.1 riassume le principali.

Tabella 7.1 Alcune vitamine: funzione principale, effetti della carenza e fonti alimentari (sintesi).

Vitamina	Solubilità	Funzione principale	Carenza	Fonti
A (retinolo)	liposolubile	visione in penombra, epiteli sani	cecità notturna	fegato, latte; β-carotene di carote e verdure
D (calciferolo)	liposolubile	assorbimento del calcio, mineralizzazione delle ossa	rachitismo nel bambino	pesce grasso, uova; si forma nella pelle esposta al Sole
K	liposolubile	sintesi dei fattori della coagulazione	emorragie	verdure a foglia verde; prodotta dai batteri intestinali
B_1 (tiamina)	idrosolubile	metabolismo dei carboidrati	beriberi	cereali integrali, legumi
B_3 (niacina)	idrosolubile	coenzimi delle ossidoriduzioni cellulari	pellagra	carne, pesce, cereali
B_9 (acido folico)	idrosolubile	sintesi del DNA, divisione cellulare	anemia; difetti del tubo neurale del feto	verdure a foglia, legumi
B_{12} (cobalamina)	idrosolubile	globuli rossi, sistema nervoso	anemia, danni nervosi	solo alimenti di origine animale
C (acido ascorbico)	idrosolubile	sintesi del collagene, antiossidante	scorbuto	agrumi, kiwi, peperoni, verdure fresche

Alcune carenze hanno segnato la storia. Lo **scorbuto**, con gengive sanguinanti e ferite che non guariscono, colpiva i marinai nei lunghi viaggi senza frutta fresca: senza vitamina C il collagene non si forma correttamente. La **pellagra**, dovuta alla carenza di niacina, fu diffusa nell'Ottocento fra i contadini dell'Italia settentrionale che si nutrivano quasi solo di polenta. Il **rachitismo**, con ossa molli e deformate, compare nei bambini privi di vitamina D, che il corpo produce nella pelle esposta alla luce solare. La vitamina K è necessaria per la coagulazione del sangue (cap. 9): per questo viene somministrata ai neonati, il cui intestino non ospita ancora i batteri che la producono.

I **sali minerali** sono gli elementi chimici che assumiamo in forma di ioni. Il **calcio** (Ca^{2+}) forma le ossa e i denti e serve alla contrazione muscolare e alla coagulazione; il **ferro** (Fe^{2+}) è al centro dell'emoglobina che trasporta l'ossigeno (cap. 8), e la sua carenza causa la forma più comune di anemia; lo **iodio** è un componente degli ormoni tiroidei (cap. 12), e la sua carenza fa ingrossare la tiroide (gozzo): per questo in Italia si promuove l'uso del sale iodato. Sodio e potassio regolano gli equilibri dell'acqua e l'eccitabilità di nervi e muscoli; il fluoro rende più resistente lo smalto dei denti.

ERRORE FREQUENTE

«Le vitamine fanno sempre bene, e più se ne prendono meglio è». Le vitamine non forniscono energia e il loro fabbisogno è piccolo: una dieta varia lo copre quasi sempre. Un eccesso di vitamine idrosolubili viene in gran parte eliminato con le urine, ma le vitamine liposolubili si accumulano e, in dosi eccessive, possono essere tossiche (soprattutto la A e la D). Gli integratori servono in situazioni particolari, per esempio la vitamina B_{12} in una dieta vegana, e vanno scelti con il medico.

7.1.3 L'energia degli alimenti

Quando una cellula ossida il glucosio o un acido grasso a CO_2 e H_2O con la respirazione cellulare, libera la stessa energia che si libererebbe bruciando quella sostanza in un calorimetro: è l'entalpia di combustione che hai imparato a misurare nel cap. 1. Per le proteine il conto è un po' diverso, perché l'azoto non esce come N_2 ma come urea, che contiene ancora energia. Per le etichette dei cibi il Regolamento (UE) n. 1169/2011 (allegato XIV) stabilisce valori convenzionali, arrotondati, dell'energia che l'organismo ricava da ogni grammo di nutriente.

IN SINTESI

Il valore energetico di un alimento. Si somma il contributo di ogni nutriente, massa per fattore energetico:

$$E = 17\ \text{kJ/g} \cdot (m_{\text{carboidrati}} + m_{\text{proteine}}) + 37\ \text{kJ/g} \cdot m_{\text{grassi}} + 29\ \text{kJ/g} \cdot m_{\text{alcol}} + 8\ \text{kJ/g} \cdot m_{\text{fibre}}$$

In chilocalorie i fattori sono 4, 4, 9, 7 e 2 kcal/g (1 kcal = 4,184 kJ). L'etichetta riporta l'energia in kJ e in kcal, riferita a 100 g o 100 mL di prodotto.

Nell'etichetta nutrizionale europea sono obbligatori, in quest'ordine, il valore energetico e le quantità di grassi, acidi grassi saturi, carboidrati, zuccheri, proteine e sale; le fibre possono essere indicate in aggiunta. Leggerla con attenzione permette di confrontare due prodotti simili e di capire da quali nutrienti viene l'energia.

ESEMPIO SVOLTO

Leggere un'etichetta nutrizionale

Problema. Un vasetto da 125 g di yogurt intero alla frutta riporta, per 100 g, i valori della Tabella 7.2 (valori di esempio). a) Calcola l'energia di 100 g in kJ e in kcal. b) Quale percentuale dell'energia viene dai grassi e quale dagli zuccheri? c) Quanta energia fornisce il vasetto intero?

Tabella 7.2 Dichiarazione nutrizionale di uno yogurt alla frutta, per 100 g (valori di esempio).

Nutriente	per 100 g
grassi	3,2 g
di cui acidi grassi saturi	2,1 g
carboidrati	13,5 g
di cui zuccheri	13,0 g
fibre	0,4 g
proteine	3,6 g
sale	0,12 g

Soluzione. a) Si moltiplica ogni massa per il suo fattore. Gli acidi grassi saturi e gli zuccheri sono *già compresi* nei grassi e nei carboidrati: non vanno contati due volte. Il sale non fornisce energia.

$$E = 3{,}2 \times 37 + 13{,}5 \times 17 + 0{,}4 \times 8 + 3{,}6 \times 17 = 118{,}4 + 229{,}5 + 3{,}2 + 61{,}2 = 412{,}3 \text{ kJ}$$

Con i fattori in kcal: 3,2 × 9 + 13,5 × 4 + 0,4 × 2 + 3,6 × 4 = 98,0 kcal; dividendo 412 kJ per 4,184 kJ/kcal si ottiene quasi lo stesso valore, 98,5 kcal, perché i fattori in kcal sono arrotondati. b) I grassi danno 118,4 kJ su 412,3 kJ, cioè il 28,7 %; gli zuccheri 13,0 g × 17 kJ/g = 221 kJ, cioè il 53,6 %. c) Il vasetto contiene 1,25 volte 100 g: 412,3 kJ × 1,25 ≈ 515 kJ, circa 123 kcal.

Risultato. 100 g di yogurt forniscono circa 412 kJ (98 kcal); più di metà dell'energia viene dagli zuccheri, in gran parte aggiunti con la preparazione di frutta. Le percentuali sono un modo efficace per confrontare prodotti diversi.

7.1.4 Fabbisogno energetico e alimentazione equilibrata

L'energia che spendi ogni giorno ha tre voci. La più grande, in una persona poco attiva, è il **metabolismo basale**: l'energia spesa a riposo, da svegli, a digiuno e in un ambiente a temperatura confortevole, per mantenere le funzioni vitali. Si aggiungono l'energia dell'attività fisica, che varia moltissimo da persona a persona, e una piccola quota spesa per digerire e trasformare il cibo. Il fabbisogno dipende quindi da età, sesso, massa corporea, crescita e attività; in un adole-

scente in crescita è elevato. In Italia i valori di riferimento per l'energia e i nutrienti sono i **LARN** (Livelli di Assunzione di Riferimento di Nutrienti ed energia), elaborati dalla Società Italiana di Nutrizione Umana (SINU).

Un modello alimentare equilibrato e ben studiato è la **dieta mediterranea**, riconosciuta nel 2010 dall'UNESCO come patrimonio culturale immateriale dell'umanità: abbondanza di cereali, legumi, verdura e frutta, olio d'oliva come grasso principale, pesce, poca carne rossa e pochi zuccheri aggiunti. Non è solo un elenco di cibi, ma anche un modo di mangiare: pasti regolari, stagionalità, convivialità.

Per descrivere lo stato di nutrizione di una popolazione adulta si usa spesso l'**indice di massa corporea** (IMC, in inglese BMI), il rapporto fra la massa e il quadrato della statura:

$$\text{IMC} = \frac{m\ (\text{kg})}{h^2\ (\text{m}^2)}$$

L'IMC è utile per gli studi su grandi gruppi di persone, ma ha limiti evidenti se applicato a un singolo individuo: non distingue la massa muscolare da quella grassa (un atleta molto muscoloso può avere un IMC alto), non dice dove è distribuito il grasso e non vale come tale per bambini e adolescenti, per i quali si usano curve di crescita per età e sesso. Non è una diagnosi: solo il medico può valutare lo stato di salute di una persona.

COLLEGAMENTI

Educazione alla salute · Quando il cibo diventa un problema. I disturbi della nutrizione e dell'alimentazione, come l'anoressia nervosa, la bulimia nervosa e il disturbo da alimentazione incontrollata, sono malattie vere e proprie, che coinvolgono il corpo e la mente e spesso iniziano proprio nell'adolescenza. Non si risolvono con la forza di volontà e non riguardano solo il peso. Se pensi che tu o un amico possiate averne uno, parlane con un adulto di fiducia e con il medico di famiglia o il consultorio: esistono centri del Servizio sanitario nazionale specializzati nella cura di questi disturbi, e chiedere aiuto presto fa la differenza.

7.2 L'organizzazione dell'apparato digerente

L'apparato digerente svolge quattro compiti: l'**ingestione** del cibo; la **digestione**, cioè la sua riduzione in molecole assorbibili, meccanica (masticazione, rimescolamento) e chimica (idrolisi enzimatica); l'**assorbimento** dei prodotti nel sangue e nella linfa; l'**eliminazione** dei residui non digeriti con le feci.

È formato da due parti (Figura 7.1). Il **canale alimentare** è un lungo tubo aperto alle due estremità, che comprende bocca, faringe, esofago, stomaco, intestino tenue (diviso in duodeno, digiuno e ileo) e intestino crasso (cieco con l'appendice, colon e retto), fino all'ano. Nel vivente l'intestino tenue è lungo circa 3 m, il crasso circa 1,5 m. Le **ghiandole annesse** stanno fuori dal tubo e vi riversano le loro secrezioni attraverso dotti: le ghiandole salivari, il fegato con la cisti-

fellea e il pancreas. Dal punto di vista topologico, il cibo nel lume del canale è ancora «fuori» dal corpo: entra davvero nell'organismo solo quando attraversa l'epitelio intestinale.

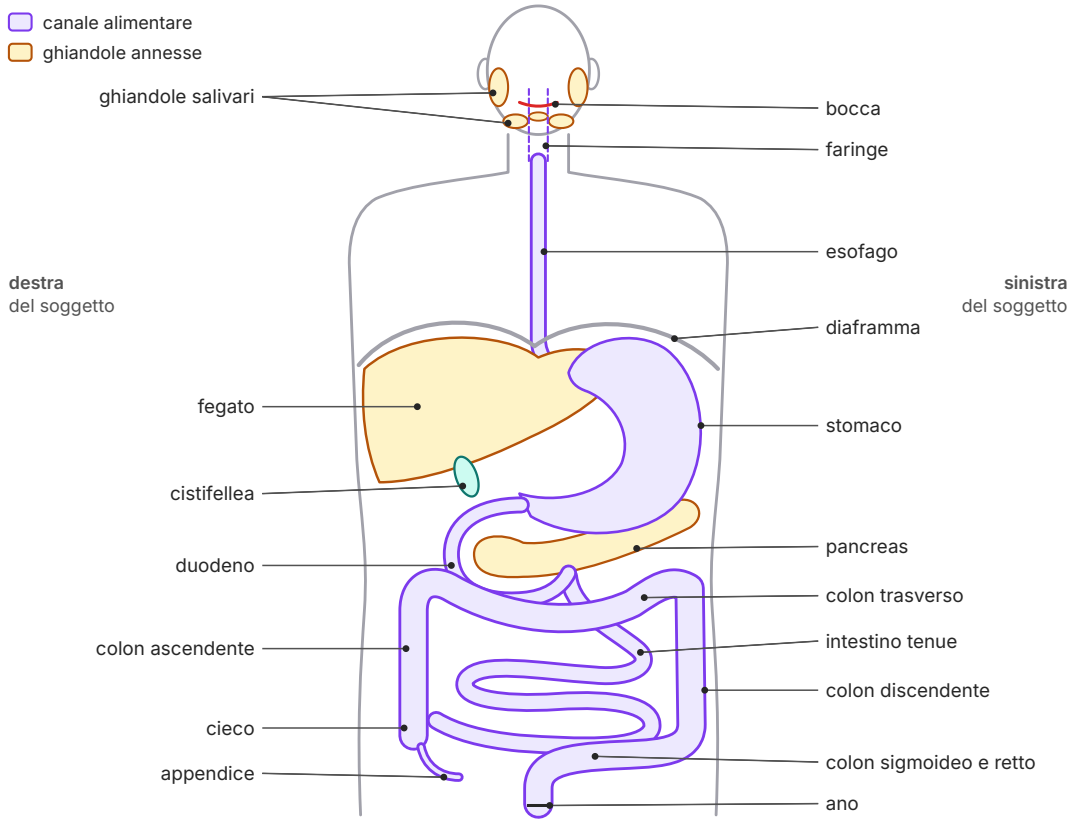


Figura 7.1 L'apparato digerente in visione anteriore (schema non in scala). La destra del soggetto è alla sinistra di chi guarda: il fegato occupa la parte destra dell'addome superiore, sotto il diaframma, con la cistifellea sul suo margine inferiore; lo stomaco è a sinistra. La faringe, tratteggiata, si trova dietro la cavità orale. Il pancreas è in gran parte nascosto dietro lo stomaco, con la testa accolta nella curva del duodeno.

7.2.1 La parete del canale alimentare

Dall'esofago all'ano la parete del canale alimentare ha la stessa organizzazione in quattro strati, o tonache, che cambiano nei dettagli da un tratto all'altro (Figura 7.2). Procedendo dal lume verso l'esterno:

- la **mucosa**, che riveste il lume: un epitelio (pavimentoso stratificato nella bocca e nell'esofago, cilindrico semplice dallo stomaco al colon), uno strato di connettivo con vasi e tessuto linfatico, la *lamina propria*, e un sottile strato di muscolo liscio, la *muscularis mucosae*; nella mucosa si trovano molte ghiandole;

- la **sottomucosa**, un connettivo ricco di vasi sanguigni e linfatici e di una rete di neuroni, il plesso sottomucoso;
- la **muscolare**, di muscolo liscio, con uno strato interno di fibre circolari e uno esterno di fibre longitudinali (nello stomaco c'è anche un terzo strato, obliquo); fra i due si trova un'altra rete nervosa, il plesso mienterico;
- la **sierosa**, la membrana più esterna, che nel tratto addominale è il peritoneo viscerale; l'esofago, che attraversa il torace, è avvolto invece da un connettivo detto avventizia.

I due plessi formano il *sistema nervoso enterico*, una rete di neuroni che coordina da sola i movimenti e le secrezioni del canale, pur ricevendo segnali dal resto del sistema nervoso (cap. 13).

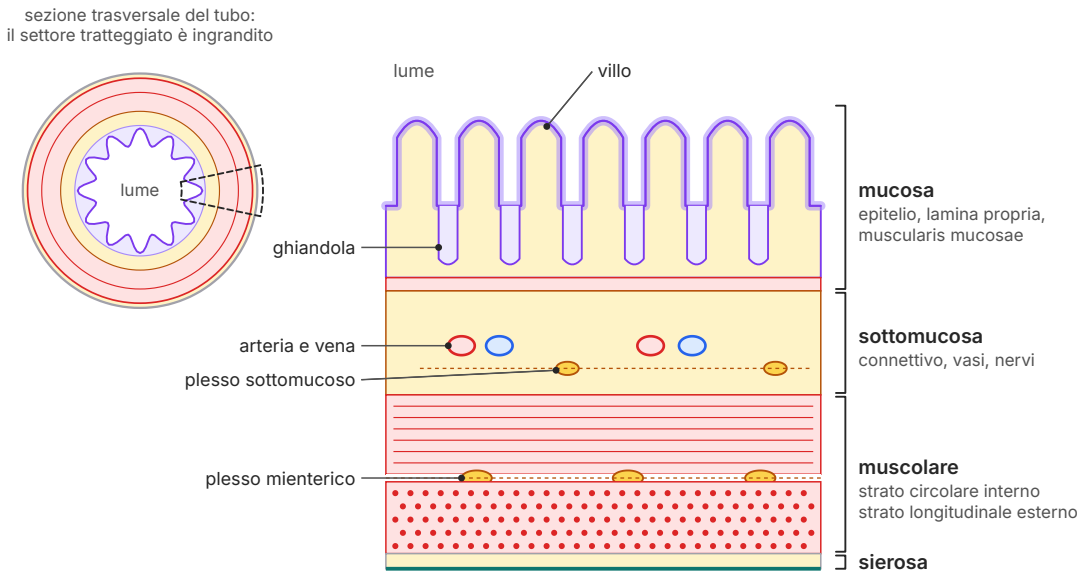


Figura 7.2 Le quattro tonache della parete del canale alimentare (schema non in scala). A sinistra, una sezione trasversale del tubo; a destra, il settore tratteggiato ingrandito, preso dall'intestino tenue, dove la mucosa forma i villi. Nello strato circolare le fibre muscolari sono tagliate per il lungo, in quello longitudinale sono tagliate di traverso e appaiono come punti.

7.2.2 Peristalsi e sfinteri

Il contenuto avanza grazie alla **peristalsi**, un'onda di contrazione della muscolatura circolare che si propaga lungo il tubo: dietro al boccone il muscolo si stringe, davanti si rilassa, e il contenuto viene spinto in avanti come il dentifricio in un tubetto. Per questo puoi deglutire anche a testa in giù. Nell'intestino tenue, oltre alla peristalsi, contrazioni ritmiche ad anello (la *segmentazione*) rimescolano il contenuto con i succhi digestivi e lo mettono a contatto con la parete.

In alcuni punti lo strato circolare è ispessito e forma uno **sfintere**, un anello muscolare che, contraendosi, chiude il passaggio e regola il flusso. I principali sono lo sfintere esofageo inferio-

re, o **cardias**, fra esofago e stomaco; il **piloro**, fra stomaco e duodeno; la valvola ileocecale, fra ileo e cieco; e i due sfinteri anali, l'interno di muscolo liscio, involontario, e l'esterno di muscolo scheletrico, controllato dalla volontà.

7.3 Dalla bocca allo stomaco

7.3.1 La bocca e la deglutizione

Nella bocca inizia la digestione meccanica. I denti tagliano, strappano e macinano il cibo, aumentandone la superficie esposta agli enzimi. La dentatura definitiva dell'adulto conta 32 denti: in ciascuna arcata 4 incisivi, 2 canini, 4 premolari e 6 molari, compresi i due «denti del giudizio»; la dentatura da latte ne ha 20. La corona di ogni dente è rivestita dallo **smalto**, la sostanza più dura del corpo, formata quasi solo da cristalli di idrossiapatite, un fosfato di calcio; sotto si trovano la dentina e la polpa, con vasi e nervi.

Tre paia di ghiandole salivari, le parotidi, le sottomandibolari e le sottolinguali, producono ogni giorno circa 1–1,5 L di saliva. La saliva è quasi tutta acqua; contiene muco, che lubrifica e tiene insieme il cibo, il lisozima, un enzima che danneggia la parete di molti batteri, e l'**amilasi salivare**, che inizia l'idrolisi dell'amido in maltosio e in frammenti più corti, le destrine. Se mastichi a lungo un pezzo di pane lo senti diventare leggermente dolce: è il maltosio che si forma. La lingua rimescola il cibo e lo modella in una pallottola morbida, il **bolo**.

La deglutizione comincia in modo volontario, quando la lingua spinge il bolo verso la faringe, e prosegue come riflesso, che non puoi fermare. In una frazione di secondo il palato molle si solleva e chiude le cavità nasali, la laringe si alza e l'**epiglottide**, una lamina di cartilagine elastica, si abbassa sulla sua apertura: il bolo scivola così nell'esofago e non nelle vie aeree. L'esofago, un tubo muscolare lungo circa 25 cm che attraversa il torace dietro la trachea, lo spinge con la peristalsi fino al cardias, che si apre per lasciarlo entrare nello stomaco e poi si richiude. Nell'esofago non avviene alcuna digestione.

7.3.2 Lo stomaco

Lo stomaco è il tratto più dilatato del canale: un sacco muscolare a forma di J, situato nella parte sinistra dell'addome superiore. Si distinguono il *fondo*, la parte più alta, il *corpo* e l'*antro* pilorico, che termina con il piloro. Lo stomaco svolge tre compiti: fa da serbatoio, perché riceve un pasto in pochi minuti e lo cede all'intestino a poco a poco; rimescola il cibo con i tre strati della sua tonaca muscolare; inizia la digestione delle proteine.

La superficie della mucosa è punteggiata da milioni di piccole depressioni, le fossette gastriche, sul cui fondo si aprono le **ghiandole gastriche** (Figura 7.3). Esse producono ogni giorno circa 2–3 L di succo gastrico, grazie a cellule specializzate:

- le **cellule mucose**, della superficie e del colletto, secernono un muco denso e ione idrogenocarbonato, HCO_3^-;

- le **cellule parietali** secernono acido cloridrico, HCl, e il *fattore intrinseco*, una proteina senza la quale la vitamina B_{12} non può essere assorbita;
- le **cellule principali** secernono il pepsinogeno e una lipasi gastrica, che ha un ruolo modesto;
- alcune **cellule endocrine** liberano ormoni nel sangue; nell'antro le cellule G producono la gastrina.

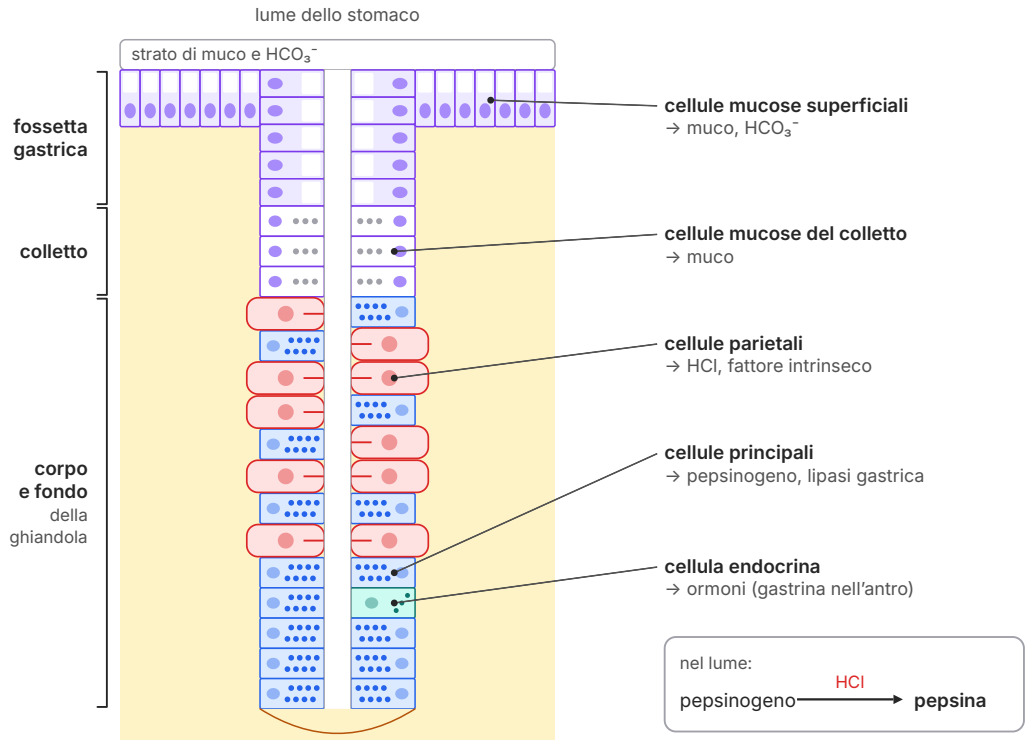


Figura 7.3 Una ghiandola gastrica del corpo dello stomaco (schema non in scala). Le cellule mucose rivestono la superficie e la fossetta gastrica; più in basso si trovano le cellule mucose del colletto, poi le cellule parietali e, verso il fondo della ghiandola, soprattutto le cellule principali. Le secrezioni sono indicate a destra; nel lume l'HCl trasforma il pepsinogeno in pepsina.

Le cellule parietali trasportano attivamente gli ioni H^+ nel lume della ghiandola con una pompa di membrana (la H^+/K^+-ATPasi), che consuma ATP; contemporaneamente escono gli ioni Cl^-. Il risultato è un succo gastrico molto acido: il contenuto dello stomaco ha in genere un pH compreso fra circa 1,5 e 3,5. Ricordando la definizione di pH (cap. 4), a pH 2 la concentrazione di H_3O^+ è 10^{-2} mol/L, centomila volte maggiore che a pH 7. L'acidità uccide gran parte dei microrganismi ingeriti, denatura le proteine, srotolandole e rendendo i legami peptidici più accessibili agli enzimi, e attiva il pepsinogeno.

Il pepsinogeno è un *precursore* inattivo. Nel lume, a pH acido, perde un frammento della catena e diventa **pepsina**, un enzima che idrolizza le proteine in polipeptidi più corti; la pepsina attiva a sua volta altro pepsinogeno. È un buon esempio di una strategia che ritroverai nel pancreas: gli enzimi che digeriscono le proteine sono prodotti in forma inattiva, così non digeriscono le cellule che li sintetizzano. La pepsina lavora al meglio a pH intorno a 2 e si inattiva a pH neutro.

Perché allora lo stomaco non digerisce se stesso? Le difese sono diverse e lavorano insieme: uno strato di muco spesso e ricco di HCO_3^- ricopre l'epitelio e mantiene vicino alle cellule un pH quasi neutro; le cellule epiteliali sono saldate da giunzioni strette, che impediscono all'acido di infiltrarsi fra di esse; l'epitelio si rinnova continuamente, sostituendo le cellule danneggiate nel giro di pochi giorni; la pepsina, infine, nasce inattiva. Quando queste difese cedono si possono formare lesioni della mucosa (§ 7.6).

Dopo alcune ore di rimescolamento il contenuto dello stomaco è diventato una poltiglia semiliquida e acida, il **chimo**. Il piloro lo lascia passare nel duodeno a piccole porzioni; lo svuotamento richiede in genere da 2 a 4 ore, più a lungo dopo un pasto ricco di grassi. Lo stomaco assorbe pochissimo: un po' d'acqua, l'alcol e alcuni farmaci.

7.4 L'intestino tenue: digestione finale e assorbimento

7.4.1 Il duodeno e i succhi digestivi

Il **duodeno**, il primo tratto dell'intestino tenue, lungo circa 25 cm, è il luogo dove la digestione chimica si completa. Qui, attraverso un'apertura comune, arrivano due secrezioni: la bile, dal fegato e dalla cistifellea, e il succo pancreatico.

La **bile** è prodotta continuamente dal fegato, circa 0,8–1 L al giorno, e si accumula e si concentra nella **cistifellea** (colecisti), che la riversa nel duodeno quando arriva il cibo. Oltre ad acqua, ioni e pigmenti biliari (come la bilirubina, che deriva dall'emoglobina e i cui prodotti di trasformazione colorano le feci), contiene i **sali biliari**, derivati dal colesterolo. I sali biliari sono molecole anfipatiche, con una parte idrofoba e una idrofila, come i saponi: si dispongono sulla superficie delle gocce di grasso e le spezzano in goccioline sempre più piccole, che restano disperse nell'acqua. Questa **emulsione** moltiplica la superficie su cui possono lavorare gli enzimi dei lipidi, che sono solubili in acqua. In seguito i sali biliari formano piccoli aggregati, le micelle, che trasportano i prodotti della digestione dei lipidi fino all'epitelio.

ERRORE FREQUENTE

«La bile digerisce i grassi». La bile non contiene enzimi e non rompe alcun legame chimico: emulsiona i grassi, cioè li disperde in goccioline, un processo fisico. La digestione vera, cioè l'idrolisi dei trigliceridi, la compie la lipasi pancreatica, che senza l'emulsione lavorerebbe solo sulla piccola superficie di grosse gocce. I sali biliari, inoltre, non vanno perduti: quasi tutti vengono riassorbiti nell'ileo e tornano al fegato, che li riutilizza.

Tabella 7.3 I principali enzimi digestivi: dove agiscono, chi li produce, su quale substrato e con quali prodotti.

Dove agisce	Enzima (origine)	Substrato	Prodotti
bocca	amilasi salivare (ghiandole salivari)	amido	maltosio, destrine
stomaco	pepsina (cellule principali, come pepsinogeno)	proteine	polipeptidi
lume del tenue	amilasi pancreatica (pancreas)	amido, destrine	maltosio, maltotriosio, destrine brevi
lume del tenue	tripsina, chimotripsina, carbossipeptidasi (pancreas)	polipeptidi	peptidi brevi, amminoacidi
lume del tenue	lipasi pancreatica (pancreas)	trigliceridi emulsionati	monogliceridi, acidi grassi
lume del tenue	nucleasi (pancreas)	DNA, RNA	nucleotidi
orletto a spazzola	maltasi, α-destrinasi	maltosio, destrine brevi	glucosio
orletto a spazzola	saccarasi	saccarosio	glucosio, fruttosio
orletto a spazzola	lattasi	lattosio	glucosio, galattosio
orletto a spazzola	amminopeptidasi, dipeptidasi	peptidi brevi	amminoacidi

Il **succo pancreatico**, prodotto dal pancreas esocrino in quantità di circa 1,2–1,5 L al giorno, svolge due funzioni. La prima è chimica, nel senso del cap. 4: contiene molto idrogenocarbonato, che neutralizza l'acido del chimo ($HCO_3^- + H_3O^+ \rightleftarrows H_2CO_3 + H_2O$, poi $H_2CO_3 \rightleftarrows CO_2 + H_2O$) e porta il pH del duodeno vicino alla neutralità, dove lavorano gli enzimi pancreatici. La seconda è enzimatica: il succo pancreatico contiene gli enzimi per tutte le classi di nutrienti:

- l'**amilasi pancreatica**, che continua l'idrolisi dell'amido fino a maltosio e piccole destrine;

- la **tripsina**, la **chimotripsina** e la **carbossipeptidasi**, che spezzano i polipeptidi in peptidi brevi e amminoacidi; sono secrete come precursori inattivi (tripsinogeno, chimotripsinogeno, procarbossipeptidasi): un enzima della membrana duodenale, l'enteropeptidasi, attiva il tripsinogeno, e la tripsina attiva poi gli altri;
- la **lipasi pancreatica**, che idrolizza ogni trigliceride in un monogliceride e due acidi grassi;
- le **nucleasi**, che idrolizzano DNA e RNA in nucleotidi.

L'ultimo passo avviene sulla superficie stessa delle cellule dell'epitelio intestinale. La loro membrana, rivolta verso il lume, forma l'**orletto a spazzola**, nel quale sono inseriti enzimi che completano la digestione: la **maltasi** (maltosio → 2 glucosio), la **saccarasi** (saccarosio → glucosio + fruttosio), la **lattasi** (lattosio → glucosio + galattosio), le peptidasi che staccano gli ultimi amminoacidi e gli enzimi che completano la demolizione dei nucleotidi. La Tabella 7.3 e la Figura 7.4 riassumono il percorso di ciascun nutriente.

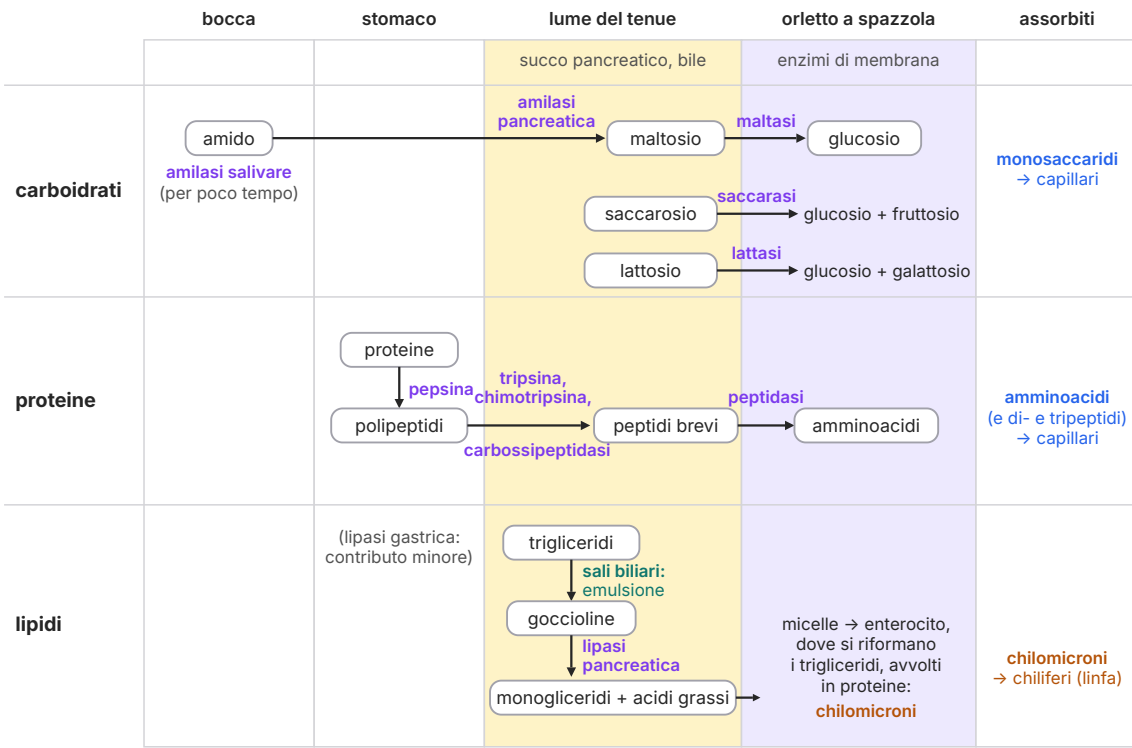


Figura 7.4 La digestione dei macronutrienti, dal luogo in cui inizia alla forma in cui viene assorbita (schema). I nomi in viola sono enzimi; l'azione dei sali biliari, in verde, è un'emulsione, non una digestione. Nello stomaco i carboidrati non vengono digeriti: l'acido inattiva presto l'amilasi salivare.

ESEMPIO SVOLTO

Il pH del succo gastrico e la neutralizzazione nel duodeno

Problema. Un campione di succo gastrico ha $[H_3O^+] = 0{,}020$ mol/L. a) Calcola il pH. b) Nel duodeno arrivano 50 mL di chimo a pH 2,00. Quante moli di HCO_3^- servono per neutralizzarne l'acido? c) Quale volume di succo pancreatico, supponendo che contenga 0,10 mol/L di HCO_3^-, fornisce questa quantità?

Soluzione. a) $pH = -\log [H_3O^+] = -\log 0{,}020 = 1{,}70$. b) A pH 2,00 si ha $[H_3O^+] = 10^{-2{,}00} = 1{,}0 \times 10^{-2}$ mol/L, quindi:

$$n(H_3O^+) = 1{,}0 \times 10^{-2}\ \text{mol/L} \times 0{,}050\ \text{L} = 5{,}0 \times 10^{-4}\ \text{mol}$$

La reazione $HCO_3^- + H_3O^+ \rightarrow H_2CO_3 + H_2O$ ha rapporto 1 : 1, quindi servono $5{,}0 \times 10^{-4}$ mol di HCO_3^-. c) $V = n/c = 5{,}0 \times 10^{-4}\ \text{mol} \div 0{,}10\ \text{mol/L} = 5{,}0 \times 10^{-3}\ \text{L} = 5{,}0\ \text{mL}$.

Risultato. pH = 1,70; servono $5{,}0 \times 10^{-4}$ mol di idrogenocarbonato, contenute in circa 5 mL di succo pancreatico. Poiché il pancreas ne secerne più di un litro al giorno, riesce a neutralizzare tutto il chimo che il piloro lascia passare.

7.4.2 Villi e microvilli

La velocità con cui una sostanza passa dal lume al sangue dipende dall'area della superficie di scambio. L'intestino tenue la moltiplica con tre livelli di ripiegamento (Figura 7.5). La mucosa e la sottomucosa formano pieghe circolari permanenti, le *pliche circolari*. La mucosa è a sua volta coperta da milioni di estroflessioni a forma di dito, i **villi**, alti circa 0,5–1 mm. Ogni cellula dell'epitelio dei villi, l'*enterocita*, porta infine sulla membrana apicale migliaia di **microvilli**, sottili estroflessioni lunghe circa 1 µm, che formano l'orletto a spazzola. La superficie della mucosa dell'intestino tenue misurata con questi criteri è di circa 30 m^2, quasi venti volte la superficie della pelle (Helander e Fändriks, 2014).

Al centro di ogni villo si trova un capillare linfatico a fondo cieco, il **chilifero**, circondato da una rete di capillari sanguigni alimentati da un'arteriola e drenati da una venula. Fra un villo e l'altro la mucosa si approfonda in ghiandole tubulari, le *cripte*, dove cellule staminali si dividono di continuo: le nuove cellule risalgono lungo il villo e ne sostituiscono l'epitelio nel giro di pochi giorni. Fra gli enterociti sono sparse le *cellule caliciformi*, che secernono muco.

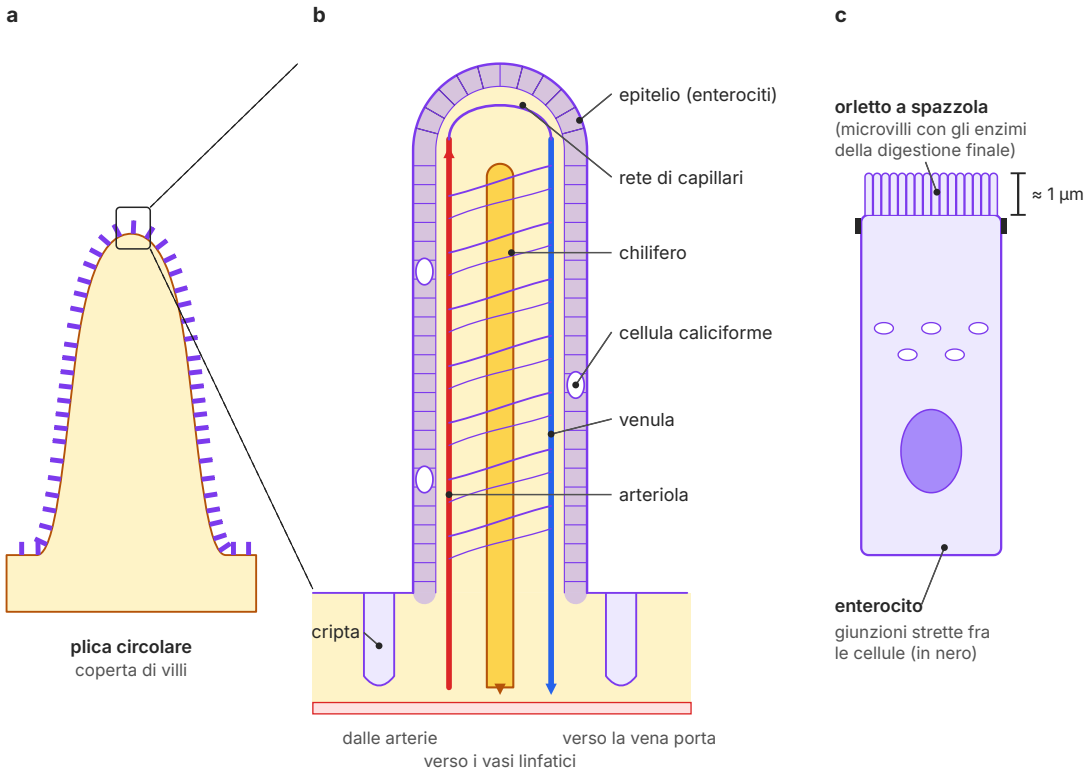


Figura 7.5 I tre livelli di ripiegamento dell'intestino tenue (schemi non in scala). a) Una plica circolare, coperta di villi. b) Un villo in sezione longitudinale: l'epitelio di enterociti con alcune cellule caliciformi, la rete di capillari fra l'arteriola e la venula, il chilifero al centro, le cripte alla base. c) Un enterocito: la membrana apicale forma i microvilli dell'orletto a spazzola.

ERRORE FREQUENTE

«Villi e microvilli sono la stessa cosa». Un villo è una struttura *pluricellulare*, visibile con una lente: contiene connettivo, vasi sanguigni e un chilifero, ed è rivestito da centinaia di cellule. Un microvillo è una piccola estroflessione della membrana di *una sola cellula*, visibile solo al microscopio elettronico. Allo stesso modo, è sbagliato pensare che lo stomaco assorba la maggior parte dei nutrienti: quasi tutto l'assorbimento avviene nell'intestino tenue, proprio grazie a questa enorme superficie.

7.4.3 Le vie dell'assorbimento

I monosaccaridi e gli amminoacidi entrano negli enterociti attraverso proteine di trasporto della membrana. Il glucosio e il galattosio, per esempio, entrano insieme a ioni Na^+ con un trasporto attivo secondario, alimentato dal gradiente di Na^+ che la pompa sodio-potassio mantiene

ai lati della membrana (*Scienze naturali 2*, cap. 4); il fruttosio entra per diffusione facilitata. Dal lato opposto della cellula queste molecole passano nei capillari del villo, che confluiscono nelle vene dell'intestino e poi nella **vena porta epatica**: tutto il sangue che ha raccolto i nutrienti idrosolubili passa quindi dal fegato prima di raggiungere il cuore e il resto del corpo (§ 7.5).

I lipidi seguono un'altra strada. I monogliceridi e gli acidi grassi, trasportati dalle micelle fino all'orletto a spazzola, attraversano la membrana per diffusione, perché sono liposolubili. Nell'enterocita vengono ricombinati in trigliceridi e, insieme a colesterolo e fosfolipidi, avvolti da uno strato di proteine: si formano così i **chilomicroni**, particelle troppo grandi per entrare nei capillari sanguigni. Escono dalla cellula ed entrano nel chilifero, la cui parete è più permeabile; con la linfa (cap. 10) risalgono fino al dotto toracico, che si getta in una grande vena alla base del collo, la succlavia sinistra.

L'acqua segue i soluti per osmosi. Ogni giorno nell'intestino tenue entrano circa 9 L di liquido, di cui solo poco più di 2 L bevuti o contenuti nel cibo: il resto sono saliva, succo gastrico, bile, succo pancreatico e succo intestinale. Il tenue ne riassorbe la grande maggioranza, il crasso quasi tutto il resto, e con le feci se ne perde circa un decimo di litro (valori indicativi, Tortora e Derrickson). La vitamina B_{12}, legata al fattore intrinseco dello stomaco, viene assorbita nell'ultimo tratto dell'ileo.

7.4.4 L'intestino crasso

Ciò che resta arriva nell'intestino crasso attraverso la valvola ileocecale. Il primo tratto è il **cieco**, da cui pende l'**appendice** vermiforme, un tubicino ricco di tessuto linfatico la cui infiammazione (l'appendicite) richiede un intervento rapido. Seguono il colon, ascendente, trasverso, discendente e sigmoideo, e il **retto**. La mucosa del crasso non ha villi; è ricca di cellule caliciformi, il cui muco facilita lo scorrimento del contenuto, e riassorbe acqua e sali, trasformando il contenuto liquido in feci semisolide.

Il crasso ospita la comunità di microrganismi più densa del corpo, il **microbiota intestinale**: secondo una stima recente circa 4×10^{13} batteri, un numero dello stesso ordine di grandezza delle cellule umane dell'organismo (Sender, Fuchs e Milo, 2016). Questi batteri fermentano una parte della fibra producendo gas e acidi grassi a catena corta, che nutrono le cellule del colon; sintetizzano vitamine, in particolare la vitamina K; competono con i microrganismi patogeni e contribuiscono a educare il sistema immunitario. Un ciclo di antibiotici, che uccide anche i batteri utili, può alterarne temporaneamente l'equilibrio.

Le feci sono formate in gran parte da acqua, batteri, fibra non digerita, cellule di sfaldamento dell'epitelio e prodotti di trasformazione della bile. Quando il retto si riempie, la distensione della parete fa partire il riflesso della defecazione, che rilassa lo sfintere anale interno; lo sfintere esterno, volontario, permette di rimandarla.

7.5 Fegato, pancreas e regolazione della digestione

7.5.1 Il fegato

Il fegato è la ghiandola più grande del corpo: in un adulto pesa circa 1,4 kg e occupa la parte destra dell'addome superiore, sotto il diaframma. È formato da decine di migliaia di piccole unità, i lobuli, in cui file di cellule epatiche, gli **epatociti**, sono separate da capillari larghi e permeabili, i *sinusoidi*; nei sinusoidi si trovano anche macrofagi, le cellule di Kupffer, che catturano batteri e globuli rossi invecchiati.

Il fegato ha una doppia irrigazione (Figura 7.6). Circa un quarto del sangue che lo attraversa arriva dall'arteria epatica ed è ricco di ossigeno; circa tre quarti arrivano dalla vena porta epatica, che raccoglie il sangue di stomaco, intestino, milza e pancreas: un sangue povero di ossigeno ma ricco dei nutrienti appena assorbiti e delle eventuali sostanze tossiche ingerite. I due flussi si mescolano nei sinusoidi e defluiscono attraverso le vene sovraepatiche nella vena cava inferiore. Il fegato è dunque il primo organo a «esaminare» quasi tutto ciò che assorbiamo, tranne i lipidi, che arrivano per via linfatica.

Le funzioni del fegato sono numerosissime; le principali sono:

- produce la **bile**;
- regola i nutrienti nel sangue: immagazzina il glucosio in eccesso sotto forma di glicogeno e lo libera quando la glicemia scende (cap. 12), trasforma gli zuccheri in eccesso in grassi, conserva ferro e vitamine A, D e B_{12};
- sintetizza le principali **proteine del plasma**, come l'albumina e i fattori della coagulazione, per i quali serve la vitamina K (cap. 9);
- trasforma l'ammoniaca, tossica, prodotta dalla demolizione degli amminoacidi, in **urea**, che i reni eliminano con le urine (cap. 11);
- **detossifica** farmaci, alcol e altre sostanze estranee, rendendole più solubili in acqua ed eliminabili.

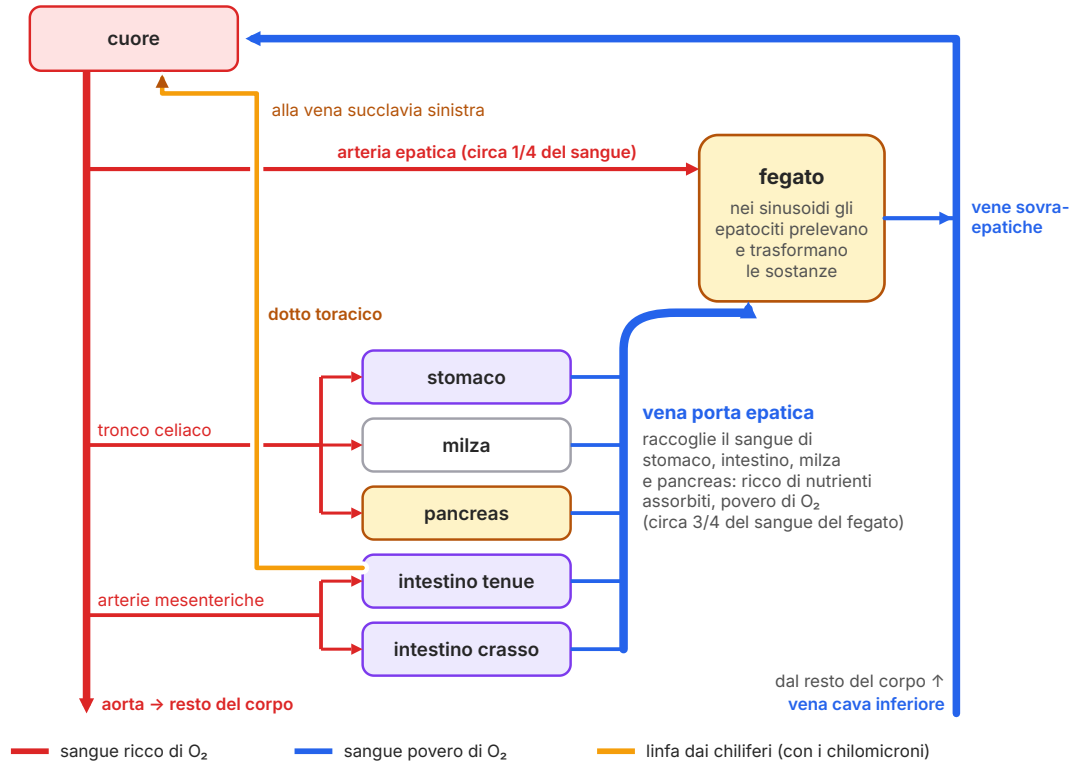


Figura 7.6 Il circolo portale epatico (schema). Il fegato riceve sangue ricco di ossigeno dall'arteria epatica e sangue ricco di nutrienti dalla vena porta, che raccoglie il sangue di stomaco, intestino, milza e pancreas; lo restituisce alla vena cava inferiore attraverso le vene sovraepatiche. I lipidi assorbiti, in forma di chilomicroni, evitano il fegato e passano per la linfa. Le arterie sono semplificate: in realtà l'arteria epatica è un ramo del tronco celiaco.

L'alcol etilico è un esempio istruttivo. Viene assorbito già nello stomaco e poi rapidamente nel tenue, e raggiunge il fegato attraverso la vena porta. Qui gli epatociti lo ossidano in due tappe catalizzate da enzimi: l'etanolo diventa etanale (acetaldeide), una sostanza tossica, e l'etanale diventa acetato, lo ione dell'acido etanoico. Sono ossidazioni nel senso del cap. 5, perché il numero di ossidazione del carbonio aumenta, e seguono la sequenza alcol primario → aldeide → acido carbossilico del cap. 6: $CH_3CH_2OH \rightarrow CH_3CHO \rightarrow CH_3COO^-$. Il fegato smaltisce l'alcol a una velocità limitata, che non si può accelerare: nel frattempo l'alcol resta nel sangue e agisce sul sistema nervoso.

7.5.2 Il pancreas

Il pancreas è una ghiandola allungata, situata dietro lo stomaco, con la testa nell'ansa del duodeno e la coda verso la milza. È una **ghiandola mista**. La parte esocrina, che ne costituisce

quasi tutta la massa, è formata da piccoli grappoli di cellule, gli acini, che producono gli enzimi del succo pancreatico, mentre le cellule dei dotti aggiungono l'idrogenocarbonato; il dotto pancreatico confluisce con il dotto biliare e sbocca nel duodeno. La parte endocrina è formata da gruppi sparsi di cellule, le isole di Langerhans, che producono gli ormoni insulina e glucagone: la studierai nel cap. 12.

7.5.3 Il controllo nervoso e ormonale

La secrezione dei succhi digestivi e i movimenti del canale non sono continui: sono coordinati con l'arrivo del cibo da riflessi nervosi e da ormoni prodotti dallo stesso apparato digerente. Si distinguono tre fasi. Nella **fase cefalica** la vista, l'odore o il pensiero del cibo stimolano, attraverso il nervo vago, la secrezione di saliva e di succo gastrico: lo stomaco si prepara prima che il cibo arrivi. Nella **fase gastrica** la distensione della parete e la presenza di peptidi nello stomaco stimolano riflessi locali e la liberazione della **gastrina**, un ormone delle cellule G dell'antro che, passando nel sangue, stimola la secrezione di HCl e i movimenti dello stomaco. Nella **fase intestinale** l'arrivo del chimo nel duodeno fa liberare due ormoni dalla mucosa duodenale:

- la **secretina**, liberata quando arriva chimo acido, stimola il pancreas a secernere un succo ricco di HCO_3^- e riduce la secrezione gastrica;
- la **colecistochinina** (CCK), liberata quando arrivano grassi e amminoacidi, stimola la secrezione degli enzimi pancreatici e la contrazione della cistifellea, rallenta lo svuotamento dello stomaco e contribuisce al senso di sazietà.

È un esempio di regolazione a feedback negativo (*Scienze naturali 3*, cap. 16): l'acido che arriva nel duodeno provoca la secrezione dell'idrogenocarbonato che lo neutralizza, e intanto rallenta lo stomaco che lo produce.

APPROFONDIMENTO

Approfondimento · La secretina, il primo ormone

Già nel Settecento il naturalista emiliano Lazzaro Spallanzani aveva dimostrato che il succo gastrico digerisce la carne anche fuori dal corpo, in una provetta. Ma come facevano gli organi digerenti a «sapere» quando lavorare? All'inizio del Novecento si pensava che tutto dipendesse dai nervi: il fisiologo russo Ivan Pavlov aveva mostrato che il nervo vago stimola le secrezioni digestive.

Nel 1902 i fisiologi inglesi William Bayliss ed Ernest Starling eseguirono su un cane anestetizzato un esperimento decisivo. Isolarono un tratto di intestino tagliandone tutti i nervi, lasciando solo i vasi sanguigni, e vi introdussero acido: il pancreas cominciò comunque a secernere. Il segnale, dunque, non viaggiava lungo i nervi. Prepararono allora un estratto della mucosa intestinale trattata con acido e lo iniettarono in una vena: anche questa volta il pancreas rispose. Una sostanza chimica prodotta dall'intestino viaggiava nel sangue e raggiungeva il pancreas; la chiamarono *secretina*.

Nel 1905 Starling propose il termine *ormone*, dal greco *hormáō*, «metto in moto», per tutti i messaggeri chimici di questo tipo. Nacque così l'endocrinologia, che studierai nel cap. 12.

7.6 La salute dell'apparato digerente

Molti disturbi dell'apparato digerente si possono prevenire con abitudini semplici, e molti altri si curano bene se riconosciuti in tempo. Le informazioni che seguono servono a capire i meccanismi, non a fare diagnosi: per qualunque disturbo persistente bisogna rivolgersi al medico.

La carie. Sulla superficie dei denti si forma una pellicola di batteri, la placca. Alcuni di essi, come *Streptococcus mutans*, fermentano gli zuccheri della dieta e producono acido lattico: quando il pH della placca scende sotto un valore critico, circa 5,5, lo smalto comincia a sciogliersi. Conta più la frequenza con cui si mangiano zuccheri che la quantità: ogni spuntino zuccherino fa ripartire l'attacco acido. Lavare i denti, usare un dentifricio al fluoro e limitare gli zuccheri fuori pasto sono le difese principali.

COLLEGAMENTI

Chimica · Il fluoro e l'equilibrio dello smalto. L'idrossiapatite dello smalto, $Ca_5(PO_4)_3OH$, è un sale poco solubile in equilibrio con i suoi ioni nella saliva, Ca^{2+}, PO_4^{3-} e OH^-. Gli acidi della placca consumano gli ioni OH^- e trasformano gli ioni fosfato in HPO_4^{2-}: per il principio di Le Châtelier (cap. 3) l'equilibrio di solubilità si sposta verso la dissoluzione. Quando lo ione fluoruro, F^-, sostituisce l'OH^-, si forma fluoroapatite, $Ca_5(PO_4)_3F$, meno solubile e meno sensibile agli acidi, perché F^- è una base molto più debole di OH^-. A pH neutro, inoltre, la saliva può ridepositare gli ioni sullo smalto appena intaccato.

Reflusso e ulcera. Se il cardias non si chiude bene, il contenuto acido dello stomaco risale nell'esofago, la cui mucosa non è protetta come quella gastrica: è il reflusso gastroesofageo, che provoca bruciore dietro lo sterno. L'**ulcera peptica** è invece una lesione profonda della mucosa dello stomaco o del duodeno, dove le difese descritte nel § 7.3 vengono sopraffatte dall'acido. Le cause principali sono l'infezione da *Helicobacter pylori* e l'uso prolungato di alcuni farmaci antinfiammatori.

COLLEGAMENTI

Storia della medicina · Un batterio nello stomaco. Per decenni si pensò che nessun batterio potesse vivere nello stomaco e che l'ulcera fosse causata dallo stress e dall'eccesso di acido. Nei primi anni Ottanta gli australiani Robin Warren, patologo, e Barry Marshall, medico, isolarono da biopsie di pazienti con gastrite un batterio a spirale, *Helicobacter pylori*. Il batterio sopravvive nascosto nello strato di muco e produce l'enzima ureasi, che scinde l'urea in ammoniaca, una base che neutralizza l'acido intorno a lui. Per convincere i colleghi scettici, Marshall arrivò a bere una coltura del batterio e sviluppò una gastrite. Oggi l'ulcera da *H. pylori* si cura con gli antibiotici, e i due ricercatori hanno ricevuto il premio Nobel per la medicina nel 2005.

Celiachia e intolleranza al lattosio. La **celiachia** è una malattia autoimmune: in persone geneticamente predisposte, il glutine, un insieme di proteine del frumento, dell'orzo e della segale, scatena una risposta del sistema immunitario (cap. 10) che danneggia la mucosa dell'intestino tenue e appiattisce i villi. La superficie di assorbimento si riduce e compaiono disturbi intestinali, anemia o difficoltà di crescita. La diagnosi spetta al medico, con esami del sangue ed eventualmente una biopsia; l'unica terapia è una dieta senza glutine per tutta la vita. L'**intolleranza al lattosio**, invece, non coinvolge il sistema immunitario: dopo lo svezzamento, in molti adulti l'attività della lattasi si riduce molto. Il lattosio non digerito arriva nel crasso, dove richiama acqua per osmosi e viene fermentato dai batteri con produzione di gas: ne derivano gonfiore e diarrea. Il latte «senza lattosio» è latte al quale l'industria ha aggiunto lattasi, che ha già scisso il disaccaride.

Fegato e alcol. L'abuso di alcol danneggia gli epatociti: prima il fegato accumula grasso, poi può infiammarsi e, dopo anni, andare incontro a **cirrosi**, in cui il tessuto funzionante viene sostituito da tessuto fibroso cicatriziale. Altre cause importanti di malattia epatica sono i virus dell'epatite B e C; contro l'epatite B esiste un vaccino, obbligatorio in Italia dal 1991.

Prevenzione del tumore del colon-retto. Il Servizio sanitario nazionale invita ogni due anni le persone fra 50 e 69 anni a un esame semplice, la ricerca del sangue occulto nelle feci: permette di scoprire e asportare lesioni precoci prima che diventino pericolose. Una dieta ricca di fibra, verdura e frutta, povera di carni rosse e lavorate, e l'attività fisica riducono il rischio.

ESPERIENZA DI LABORATORIO

L'amilasi e la digestione dell'amido

Obiettivo. Verificare che l'amilasi idrolizza l'amido e studiare come la sua velocità dipende dalla temperatura.

Materiali. Soluzione di amido all'1 %; soluzione di amilasi commerciale (in polvere, per uso alimentare o di laboratorio); soluzione di Lugol (iodio in ioduro di potassio) in contagocce; piastra di porcellana a pozzetti o vetrini; provette e portaprovette; bagni a temperatura diversa (acqua e ghiaccio, acqua a temperatura ambiente, acqua a circa 37 °C, acqua quasi bollente preparata dall'insegnante); termometro; cronometro; pipette.

Procedimento. 1) In ogni pozzetto della piastra metti una goccia di Lugol: con l'amido diventa blu-nero, senza amido resta giallo-bruno. 2) Prepara una provetta per ogni temperatura con 5 mL di soluzione di amido e lasciala nel bagno per cinque minuti; fai lo stesso con piccole provette di amilasi. 3) Versa 1 mL di amilasi nell'amido, mescola e fai partire il cronometro. 4) Ogni minuto preleva una goccia della miscela e mettila in un pozzetto con il Lugol; annota il tempo dopo il quale il colore blu non compare più. 5) Prepara un controllo con amido e acqua al posto dell'enzima. Variante: ripeti a 37 °C aggiungendo qualche goccia di aceto alla miscela, per studiare l'effetto del pH.

Sicurezza. Occhiali e guanti; il Lugol macchia la pelle e i tessuti ed è irritante per gli occhi. L'acqua calda la maneggia l'insegnante, con pinze per provette. Non si assaggia nulla e non si usa la saliva. Le soluzioni diluite si smaltiscono nel lavandino con molta acqua.

Risultato atteso. Nel controllo il blu persiste. Con l'enzima l'amido scompare più in fretta a una temperatura intermedia, lentamente al freddo e per nulla, o quasi, ad alta temperatura, dove l'enzima si denatura; anche l'acidità dell'aceto rallenta la reazione.

Domande. Perché serve il controllo senza enzima? Come potresti scoprire se l'effetto del freddo è reversibile e quello del calore no? Che cosa succede all'amilasi salivare quando il bolo arriva nello stomaco?

SINTESI

- I **nutrienti** si dividono in macronutrienti (carboidrati, lipidi, proteine), che forniscono energia e materiali, e micronutrienti (vitamine e sali minerali); servono anche acqua e fibra. Nove amminoacidi sono **essenziali** per l'adulto.
- Le vitamine idrosolubili (C, gruppo B) in genere non si accumulano; le liposolubili (A, D, E, K) si accumulano e in eccesso possono essere tossiche. Carenze tipiche: scorbuto (C), rachitismo (D), pellagra (B_3).
- Il valore energetico di un alimento si calcola con i fattori UE: 17 kJ/g per carboidrati e proteine, 37 kJ/g per i grassi, 29 kJ/g per l'alcol, 8 kJ/g per la fibra.
- Il fabbisogno energetico comprende il **metabolismo basale**, l'attività fisica e la digestione; l'IMC è un indicatore per popolazioni adulte, non una diagnosi individuale.
- L'apparato digerente comprende il **canale alimentare** e le **ghiandole annesse** (salivari, fegato, pancreas); la parete del canale ha quattro tonache: mucosa, sottomucosa, muscolare, sierosa.
- Il contenuto avanza per **peristalsi**; gli sfinteri (cardias, piloro, valvola ileocecale, sfinteri anali) regolano il passaggio.
- Nella bocca l'amilasi salivare inizia la digestione dell'amido; nello stomaco l'HCl (pH ≈ 1,5–3,5) denatura le proteine e attiva la **pepsina**; muco, HCO_3^-, giunzioni strette e rinnovamento proteggono la mucosa.
- Nel duodeno la **bile** emulsiona i grassi (non è un enzima), il **succo pancreatico** neutralizza il chimo e fornisce amilasi, proteasi, lipasi e nucleasi; gli enzimi dell'**orletto a spazzola** completano la digestione.
- Pliche, **villi** e **microvilli** portano la superficie della mucosa del tenue a circa 30 m^2. Monosaccaridi e amminoacidi passano nei capillari e nella **vena porta**; i lipidi, come **chilomicroni**, nei chiliferi e nella linfa.
- Il crasso riassorbe acqua e sali e ospita il **microbiota**, che fermenta la fibra e produce vitamina K.
- Il fegato produce la bile, regola glucosio e lipidi, sintetizza le proteine plasmatiche, produce l'urea e detossifica; il pancreas è una ghiandola mista.
- La digestione è regolata da riflessi nervosi e dagli ormoni **gastrina**, **secretina** e **colecistochinina**; la secretina (Bayliss e Starling, 1902) fu il primo ormone scoperto.

ESERCIZI

Comprendere e ricordare

1. ● Quale di questi amminoacidi è essenziale per un adulto?
   - **A.** l'alanina
   - **B.** la glicina
   - **C.** la leucina
   - **D.** l'acido glutammico

2. ● Lo scorbuto è causato dalla carenza di:
   - **A.** vitamina D
   - **B.** vitamina C
   - **C.** vitamina K
   - **D.** ferro

3. ● In quale tonaca della parete del canale alimentare si trovano uno strato circolare e uno longitudinale di muscolo liscio?
   - **A.** nella mucosa
   - **B.** nella sottomucosa
   - **C.** nella sierosa
   - **D.** nella muscolare

4. ●● Le cellule parietali delle ghiandole gastriche secernono:
   - **A.** HCl e fattore intrinseco
   - **B.** pepsinogeno
   - **C.** muco e HCO_3^-
   - **D.** gastrina

5. ●● Quale affermazione sulla bile è corretta?
   - **A.** è un enzima che idrolizza i trigliceridi
   - **B.** emulsiona i lipidi grazie ai sali biliari
   - **C.** è prodotta dalla cistifellea
   - **D.** contiene la lipasi

6. ●● Quale enzima idrolizza il maltosio sull'orletto a spazzola?
   - **A.** la lattasi
   - **B.** l'amilasi pancreatica
   - **C.** la maltasi
   - **D.** la tripsina

7. ●● Dopo essere usciti dall'enterocita, i chilomicroni entrano:
   - **A.** nei capillari sanguigni del villo
   - **B.** nella vena porta epatica
   - **C.** nel dotto biliare
   - **D.** nel chilifero

8. ●●● La secretina viene liberata nel sangue quando:
   - **A.** il chimo acido arriva nel duodeno
   - **B.** il cibo distende la parete dello stomaco
   - **C.** si vede o si annusa il cibo
   - **D.** i grassi arrivano nel colon

9. ●●● Perché la tripsina non digerisce le cellule del pancreas che la producono?
   - **A.** perché il pH del pancreas è troppo acido
   - **B.** perché viene secreta come tripsinogeno inattivo, attivato solo nel duodeno
   - **C.** perché la bile la inattiva nel pancreas
   - **D.** perché agisce solo sui lipidi

Vero o falso

10. ● La dentatura definitiva di un adulto conta 32 denti.

11. ● La maggior parte dei nutrienti viene assorbita nello stomaco.

12. ● Le vitamine A, D, E e K sono liposolubili e possono accumularsi nell'organismo.

13. ●● I villi e i microvilli sono la stessa struttura osservata a ingrandimenti diversi.

14. ● Il sangue della vena porta epatica va direttamente al cuore.

15. ●●● Nell'intolleranza al lattosio il sistema immunitario reagisce contro lo zucchero del latte.

Applicare

16. ● Un pacco di pasta riporta per 100 g: carboidrati 71 g, proteine 13 g, grassi 1,5 g, fibre 3,0 g (valori di esempio). Calcola l'energia di 100 g e di una porzione da 80 g, in kJ e in kcal, con i fattori UE.

17. ●● Una lattina contiene 330 mL di birra con il 5,0 % in volume di alcol. Sapendo che la densità dell'etanolo è 0,789 g/mL, calcola la massa di alcol e l'energia che fornisce, in kJ e in kcal.

18. ●● a) Calcola l'IMC di un adulto di 70,0 kg alto 1,75 m. b) Un giocatore di rugby alto 1,80 m ha una massa di 90,0 kg: calcola il suo IMC e spiega perché questo numero, da solo, non dice se ha troppo grasso corporeo. c) Perché per una persona di 15 anni non si usano le stesse soglie degli adulti?

19. ●● Un campione di succo gastrico ha $[H_3O^+] = 0{,}030$ mol/L. a) Calcola il pH. b) Quante volte è maggiore la concentrazione di H_3O^+ rispetto a quella di un liquido a pH 7,00?

20. ●● Ogni giorno entrano nell'intestino tenue circa 9,3 L di liquido; il tenue ne riassorbe 8,3 L, il crasso ne riceve 1,0 L e ne riassorbe 0,9 L (valori indicativi). Calcola: a) la percentuale riassorbita dal tenue; b) la percentuale del liquido ricevuto riassorbita dal crasso; c) la percentuale del totale che esce con le feci.

21. ●● Per ciascuno di questi enzimi indica il luogo in cui agisce, il substrato e i prodotti: amilasi salivare, pepsina, tripsina, lipasi pancreatica, lattasi.

22. ●●● Un antiacido contiene 500 mg di carbonato di calcio, che reagisce con l'acido gastrico secondo l'equazione $CaCO_3 + 2\ H_3O^+ \rightarrow Ca^{2+} + CO_2 + 3\ H_2O$. a) Verifica che l'equazione è bilanciata per atomi e cariche. b) Quante moli di H_3O^+ neutralizza una compressa? c) Quale volume di succo gastrico a pH 1,50 neutralizzerebbe? (Masse atomiche in appendice.)

23. ●●● Metti in ordine le tappe che portano un acido grasso di un trigliceride dell'olio d'oliva fino al sangue: chilifero; enterocita, dove si riforma un trigliceride; lume del duodeno, dove la lipasi agisce sulle goccioline emulsionate; chilomicrone; dotto toracico; micella; vena succlavia sinistra; vasi linfatici.

Leggere dati e figure

Tabella 7.4 Dichiarazioni nutrizionali di due cereali per la colazione, per 100 g (valori di esempio).

per 100 g	Cereale A	Cereale B
carboidrati	84 g	64 g
di cui zuccheri	8 g	24 g
fibre	3 g	9 g
proteine	7 g	9 g
grassi	1 g	7 g

24. ● Osserva la Figura 7.1. a) Quali organi dell'apparato digerente si trovano nella parte destra dell'addome superiore del soggetto, e quali nella parte sinistra? b) Perché nella figura il fegato appare alla sinistra di chi guarda? c) Quale tratto del canale alimentare collega lo stomaco al digiuno?

25. ●● Usa la Tabella 7.4. a) Calcola l'energia di 100 g di ciascun cereale. b) Quale percentuale dell'energia viene dagli zuccheri in ciascun prodotto? c) Quale dei due fornisce più fibra per ogni 100 kJ di energia?

26. ●● In un'esperienza come quella del § 7.6, una classe misura il tempo dopo il quale una miscela di amido e amilasi non colora più di blu il Lugol: 5 °C, più di 30 min; 20 °C, 12 min; 37 °C, 4 min; 60 °C, 9 min; 90 °C, il blu è ancora presente dopo 30 min (dati di esempio). a) In quale intervallo si trova la temperatura ottimale di questo enzima? b) Spiega perché la reazione è lenta a 5 °C e non avviene a 90 °C, usando ciò che sai su enzimi e velocità di reazione. c) Come verificheresti se l'enzima scaldato a 90 °C ha perso l'attività in modo irreversibile?

27. ●●● Osserva la Figura 7.5. a) In quale vaso del villo entra il glucosio assorbito e in quale entrano i chilomicroni? b) Dove arriverà per primo il glucosio, e dove i chilomicroni? c) Nella celiachia non trattata i villi si appiattiscono: spiega perché l'assorbimento di molti nutrienti si riduce.

Indagare e argomentare

28. ●● Progetta un esperimento controllato per verificare come il pH influisce sulla digestione delle proteine da parte della pepsina, usando cubetti di albume d'uovo sodo di uguali dimensioni. Indica l'ipotesi, la variabile indipendente, la variabile dipendente e come la misuri, le variabili da tenere costanti, il controllo e le norme di sicurezza.

29. ●●● Spiega il ragionamento dell'esperimento di Bayliss e Starling del 1902. Perché era importante tagliare tutti i nervi del tratto di intestino? Che cosa avrebbe previsto l'ipotesi di Pavlov, e quale risultato la smentì? Perché l'iniezione dell'estratto di mucosa in una vena fu decisiva?

30. ●●● In molte popolazioni la maggior parte degli adulti non digerisce bene il lattosio, mentre nelle popolazioni con una lunga tradizione di allevamento e consumo di latte la lattasi resta attiva per tutta la vita. a) Spiega i sintomi dell'intolleranza con l'osmosi e la fermentazione batterica. b) Proponi una spiegazione evolutiva della diversa frequenza della persistenza della lattasi (*Scienze naturali 2*, cap. 9).

31. ●●● Spiega perché in condizioni normali lo stomaco non digerisce se stesso, elencando almeno tre meccanismi di difesa. Poi spiega come *Helicobacter pylori* riesce a sopravvivere nello stomaco e perché la sua presenza può favorire un'ulcera.

PER APPROFONDIRE

- [TOR] G. J. Tortora, B. Derrickson, *Principles of Anatomy and Physiology*: il capitolo sull'apparato digerente, con l'anatomia di ogni tratto e le immagini istologiche, e quello sul metabolismo e la nutrizione.
- [SIL] D. U. Silverthorn, *Human Physiology: An Integrated Approach*: il capitolo sulla fisiologia della digestione, con i meccanismi di trasporto dell'epitelio e la regolazione ormonale.
- [CAM] L. A. Urry et al., *Campbell Biology*: il capitolo sulla nutrizione animale, che confronta l'apparato digerente umano con quello di altri animali.

Glossario del capitolo

Amminoacidi essenziali
I nove amminoacidi che l'organismo adulto non sa sintetizzare e che devono essere introdotti con la dieta.

Bile
Liquido prodotto dal fegato e concentrato nella cistifellea; con i sali biliari emulsiona i grassi nel duodeno. Non contiene enzimi.

Bolo
Pallottola di cibo masticato e impastato con la saliva, pronta per la deglutizione.

Canale alimentare
Il tubo che va dalla bocca all'ano (bocca, faringe, esofago, stomaco, intestino tenue e crasso), attraversato dal cibo.

Celiachia
Malattia autoimmune in cui il glutine scatena una risposta immunitaria che danneggia i villi dell'intestino tenue.

Chilifero
Capillare linfatico a fondo cieco al centro di ogni villo; raccoglie i chilomicroni.

Chilomicroni
Particelle di trigliceridi, colesterolo e fosfolipidi rivestite di proteine, formate negli enterociti e trasportate dalla linfa.

Chimo
Poltiglia semiliquida e acida in cui lo stomaco trasforma il cibo, ceduta a piccole porzioni al duodeno.

Fibra alimentare
Polisaccaridi vegetali, come la cellulosa, che gli enzimi umani non idrolizzano; regolano il transito e nutrono il microbiota.

Ghiandole annesse
Ghiandole esterne al canale alimentare che vi riversano le loro secrezioni: salivari, fegato e pancreas.

Indice di massa corporea
Rapporto fra la massa (kg) e il quadrato della statura (m^2); indicatore usato per le popolazioni adulte.

Metabolismo basale
Energia spesa a riposo, da svegli, a digiuno e a temperatura confortevole per mantenere le funzioni vitali.

Microbiota intestinale
L'insieme dei microrganismi che vivono nell'intestino, soprattutto nel crasso; fermenta la fibra e produce vitamina K.

Orletto a spazzola
Superficie apicale degli enterociti, formata da microvilli, nella cui membrana si trovano gli enzimi della digestione finale.

Pepsina
Enzima dello stomaco che idrolizza le proteine in polipeptidi; si forma dal pepsinogeno in ambiente acido.

Peristalsi
Onda di contrazione della muscolatura circolare che spinge il contenuto lungo il canale alimentare.

Secretina
Ormone della mucosa duodenale liberato in presenza di chimo acido; stimola la secrezione pancreatica di idrogenocarbonato.

Succo pancreatico
Secrezione del pancreas esocrino, ricca di idrogenocarbonato e di enzimi per carboidrati, proteine, lipidi e acidi nucleici.

Vena porta epatica
Vena che porta al fegato il sangue di stomaco, intestino, milza e pancreas, ricco dei nutrienti assorbiti.

Villo
Estroflessione della mucosa dell'intestino tenue, alta 0,5–1 mm, con capillari sanguigni e un chilifero al centro.

Soluzioni

1. C. Gli amminoacidi essenziali per l'adulto sono istidina, isoleucina, leucina, lisina, metionina, fenilalanina, treonina, triptofano e valina; alanina, glicina e acido glutammico sono sintetizzati dall'organismo.

2. B. Senza vitamina C il collagene non si forma correttamente: gengive sanguinanti e ferite che non guariscono.

3. D. La tonaca muscolare ha uno strato circolare interno e uno longitudinale esterno (nello stomaco anche uno obliquo).

4. A. Le cellule parietali secernono HCl e fattore intrinseco; il pepsinogeno viene dalle cellule principali, il muco dalle cellule mucose, la gastrina dalle cellule G.

5. B. La bile non contiene enzimi; è prodotta dal fegato e solo immagazzinata dalla cistifellea; i sali biliari emulsionano i grassi.

6. C. La maltasi scinde il maltosio in due molecole di glucosio.

7. D. I chilomicroni sono troppo grandi per i capillari sanguigni ed entrano nel chilifero, un capillare linfatico.

8. A. La secretina è liberata dalla mucosa duodenale in risposta all'acidità del chimo; la distensione dello stomaco stimola la gastrina, la vista del cibo la fase cefalica.

9. B. Le proteasi pancreatiche sono secrete come precursori inattivi; il tripsinogeno è attivato dall'enteropeptidasi della mucosa duodenale.

10. V. In ciascuna arcata 4 incisivi, 2 canini, 4 premolari e 6 molari.

11. F. Quasi tutto l'assorbimento avviene nell'intestino tenue; lo stomaco assorbe solo un po' d'acqua, alcol e alcuni farmaci.

12. V. Si sciolgono nei grassi, si assorbono con i lipidi e si accumulano nel fegato e nel tessuto adiposo.

13. F. Il villo è una struttura pluricellulare con vasi e chilifero; il microvillo è un'estroflessione della membrana di una sola cellula.

14. F. La vena porta porta il sangue ai sinusoidi del fegato; solo dopo, attraverso le vene sovraepatiche e la vena cava inferiore, il sangue raggiunge il cuore.

15. F. L'intolleranza al lattosio è dovuta alla scarsa attività della lattasi; non coinvolge il sistema immunitario (a differenza della celiachia, che è autoimmune).

16. 100 g: $E = 71 \times 17 + 13 \times 17 + 1{,}5 \times 37 + 3{,}0 \times 8 = 1207 + 221 + 55{,}5 + 24 = 1507{,}5$ kJ $\approx 1{,}5 \times 10^3$ kJ; in kcal $71 \times 4 + 13 \times 4 + 1{,}5 \times 9 + 3{,}0 \times 2 = 355{,}5 \approx 3{,}6 \times 10^2$ kcal. Porzione da 80 g: 1507,5 kJ × 0,80 = 1206 kJ $\approx 1{,}2 \times 10^3$ kJ, circa $2{,}8 \times 10^2$ kcal.

17. Volume di alcol: 330 mL × 0,050 = 16,5 mL; massa: 16,5 mL × 0,789 g/mL = 13,0 g ≈ 13 g. Energia: 13,0 g × 29 kJ/g = 377 kJ $\approx 3{,}8 \times 10^2$ kJ; in kcal 13,0 × 7 ≈ 91 kcal.

18. a) IMC = 70,0 kg ÷ $(1{,}75\text{ m})^2$ = 70,0 ÷ 3,0625 = 22,9 kg/m^2. b) 90,0 ÷ $(1{,}80)^2$ = 90,0 ÷ 3,24 = 27,8 kg/m^2: un valore alto, ma l'IMC non distingue i muscoli dal grasso, e un atleta molto muscoloso ha una massa elevata con poco grasso. c) Negli adolescenti la composizione del corpo cambia con la crescita, in modo diverso nei maschi e nelle femmine: si usano curve di riferimento per età e sesso, interpretate dal medico.

19. a) pH = −log 0,030 = 1,52. b) A pH 7,00 $[H_3O^+] = 1{,}0 \times 10^{-7}$ mol/L; il rapporto è $0{,}030 \div 1{,}0 \times 10^{-7} = 3{,}0 \times 10^5$: circa trecentomila volte.

20. a) 8,3 ÷ 9,3 × 100 = 89 %. b) 0,9 ÷ 1,0 × 100 = 90 %. c) Escono con le feci 1,0 − 0,9 = 0,1 L; 0,1 ÷ 9,3 × 100 ≈ 1 %. Complessivamente viene riassorbito circa il 99 % del liquido.

21. Amilasi salivare: bocca; amido → maltosio e destrine. Pepsina: stomaco; proteine → polipeptidi. Tripsina: lume del tenue (duodeno); polipeptidi → peptidi brevi. Lipasi pancreatica: lume del tenue; trigliceridi → monogliceridi e acidi grassi. Lattasi: orletto a spazzola del tenue; lattosio → glucosio e galattosio.

22. a) Atomi: a sinistra 1 Ca, 1 C, 3 + 2 = 5 O, 6 H; a destra 1 Ca, 1 C, 2 + 3 = 5 O, 6 H. Cariche: +2 a sinistra, +2 a destra. b) $M(CaCO_3)$ = 40,08 + 12,01 + 3 × 16,00 = 100,09 g/mol; n = 0,500 g ÷ 100,09 g/mol = 5,00 × 10^{-3} mol; $n(H_3O^+)$ = 2 × 5,00 × 10^{-3} = 1,00 × 10^{-2} mol. c) $[H_3O^+] = 10^{-1,50}$ = 3,2 × 10^{-2} mol/L; V = 1,00 × 10^{-2} mol ÷ 3,16 × 10^{-2} mol/L = 0,32 L.

23. Lume del duodeno (lipasi sulle goccioline emulsionate) → micella → enterocita, dove si riforma un trigliceride → chilomicrone → chilifero → vasi linfatici → dotto toracico → vena succlavia sinistra.

24. a) A destra: fegato e cistifellea (e la testa del pancreas con il duodeno, vicino alla linea mediana); a sinistra: stomaco e coda del pancreas. b) La figura è in visione anteriore: il soggetto guarda verso il lettore, quindi la sua destra è alla sinistra di chi guarda. c) Il duodeno.

25. a) A: 84 × 17 + 3 × 8 + 7 × 17 + 1 × 37 = 1428 + 24 + 119 + 37 = 1608 kJ ≈ 1,6 × 10^3 kJ. B: 64 × 17 + 9 × 8 + 9 × 17 + 7 × 37 = 1088 + 72 + 153 + 259 = 1572 kJ ≈ 1,6 × 10^3 kJ. b) A: 8 × 17 = 136 kJ, 8,5 %; B: 24 × 17 = 408 kJ, 26 %. c) A: 3 g ÷ 16,08 ≈ 0,19 g per 100 kJ; B: 9 g ÷ 15,72 ≈ 0,57 g per 100 kJ: B fornisce circa tre volte più fibra per unità di energia, ma anche molti più zuccheri.

26. a) Fra 20 °C e 60 °C, probabilmente intorno a 37–50 °C: per individuarla meglio servirebbero misure a temperature intermedie. b) A 5 °C le molecole si muovono lentamente e gli urti efficaci fra enzima e substrato sono rari: la velocità è bassa, ma l'enzima è integro. A 90 °C l'enzima si denatura, perde la forma del sito attivo e non catalizza più. c) Riporti a 37 °C l'enzima scaldato e ripeti la prova: se l'amido non scompare, l'inattivazione è irreversibile (lo stesso si fa con l'enzima raffreddato, che dovrebbe tornare attivo).

27. a) Il glucosio entra nei capillari sanguigni del villo, i chilomicroni nel chilifero. b) Il glucosio arriva per primo al fegato, attraverso la vena porta; i chilomicroni arrivano con la linfa nel dotto toracico e poi nella vena succlavia sinistra, quindi nella circolazione generale, senza passare prima dal fegato. c) Con i villi appiattiti la superficie della mucosa e il numero di enterociti con l'orletto a spazzola diminuiscono molto: si riducono gli enzimi della digestione finale e la superficie di assorbimento.

28. Traccia: ipotesi «la pepsina digerisce l'albume più velocemente a pH acido»; variabile indipendente il pH (per esempio 2, 4, 7, con soluzioni preparate dall'insegnante); variabile dipendente la riduzione della massa o della lunghezza dei cubetti dopo un tempo fisso (o il tempo di scomparsa); costanti: dimensioni dei cubetti, quantità di pepsina, volume, temperatura (37 °C), tempo; controlli: provette senza enzima a ogni pH; più ripetizioni per condizione. Sicurezza: occhiali e guanti, soluzioni acide diluite maneggiate con cura, nessun assaggio.

29. Traccia: tagliando i nervi si eliminava la possibilità di un riflesso nervoso. Secondo Pavlov la risposta del pancreas dipendeva dai nervi: senza nervi non avrebbe dovuto esserci secrezione. Il pancreas rispose invece all'acido nel tratto denervato, smentendo l'ipotesi nervosa come unica spiegazione. L'estratto di mucosa iniettato in vena provocò la secrezione: dimostrò che il segnale era una sostanza chimica trasportata dal sangue, la secretina.

30. Traccia: a) il lattosio non digerito resta nel lume e, attirando acqua per osmosi, rende le feci liquide; nel crasso i batteri lo fermentano producendo gas e acidi: gonfiore, dolore, diarrea. b) La persistenza della lattasi è dovuta a varianti genetiche; nelle popolazioni che allevavano animali da latte gli adulti capaci di digerirlo avevano una fonte in più di energia, proteine, calcio e acqua, e quindi un vantaggio di sopravvivenza e riproduzione: la selezione naturale ha reso la variante frequente. Altrove la variante non dava vantaggio ed è rimasta rara.

31. Traccia: muco spesso con HCO_3^-, che mantiene un pH quasi neutro vicino all'epitelio; giunzioni strette fra le cellule; rapido rinnovamento dell'epi-

telio; pepsina secreta come pepsinogeno inattivo. *H. pylori* vive nello strato di muco e produce ureasi: l'ammoniaca ottenuta dall'urea neutralizza l'acido intorno al batterio. L'infezione causa un'infiammazione cronica che indebolisce le difese della mucosa, così che l'acido e la pepsina possono danneggiarla e formare un'ulcera.