

# 30

## Η Πέψη και η Απορρόφηση Χωρίς Μικροβιακές Ζυμώσεις

Thomas H. Herdt

Απόδοση στην ελληνική γλώσσα: Ιωάννης Α. Ζερβός

### ΚΥΡΙΑ ΣΗΜΕΙΑ

1. Η πέψη και η απορρόφηση αποτελούν διαφορετικές διεργασίες, όμως δεν είναι ανεξάρτητες μεταξύ τους.
2. Τα επιθηλιακά κύτταρα της εκτενούς επιφάνειας του βλεννογόνου του λεπτού εντέρου συνδέονται μεταξύ τους με στενές συνδέσεις, οι οποίες όμως επιτρέπουν τη διόδο ορισμένων ουσιών.
3. Το μικροπεριβάλλον της επιφάνειας του εντέρου αποτελείται από γλυκοκάλυκα, βλέννα και μια υδάτινη στιβάδα που δεν αναδεύεται.

#### Πέψη

1. Η μηχανική κατάτμηση των σωματιδίων της τροφής αποτελεί σημαντική διεργασία της πέψης.
2. Με τη χημική πέψη, τα μεγαλομοριακά θρεπτικά συστατικά διασπώνται σε απλούστερα μόρια.
3. Με την πέψη των υδατανθράκων στον αυλό του εντέρου προκύπτουν πολυσακχαρίτες βραχείας αλυσίδας.
4. Η πέψη των υδατανθράκων στον αυλό του εντέρου αφορά μόνο το άμυλο. Η πέψη των σακχάρων γίνεται στην κυτταρική μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων.
5. Ποικίλα ένζυμα συμμετέχουν στην πέψη των πρωτεϊνών στον αυλό του εντέρου.
6. Η πέψη στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων γίνεται με ένζυμα που αποτελούν δομικά στοιχεία της επιφάνειας του εντερικού βλεννογόνου.
7. Η πέψη στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων γίνεται σε ένα μικροπεριβάλλον που αποτελείται από την υδάτινη στιβάδα που δεν αναδεύεται, εντερική βλέννα και το γλυκοκάλυκα.
8. Για την πέψη κάθε πολυσακχαρίτη υπάρχει ένα ειδικό ένζυμο στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων.
9. Η πλήρης διάσπαση των πεπτιδίων σε ελεύθερα αμινοξέα λαμβάνει χώρα τόσο στην επιφάνεια των απορροφητικών κυττάρων, όσο και μέσα σε αυτά.

#### Η απορρόφηση στο έντερο

1. Ειδικά συστήματα μεταφοράς των θρεπτικών συστατικών εντοπίζονται τόσο στη μεμβράνη της κορυφίας επιφάνειας όσο και στη μεμβράνη της βάσης και των πλάγιων επιφανειών των απορροφητικών κυττάρων.
2. Πηγή ενέργειας για τους δευτερογενείς και τριτογενείς μηχανισμούς ενεργητικής μεταφοράς είναι το ηλεκτροχημικό πρηνές των ιόντων νατρίου εκατέρωθεν της κυτταρικής μεμβράνης.
3. Η παθητική μεταφορά ουσιών πραγματοποιείται είτε μέσω εξειδικευμένων διαύλων της κυτταρικής μεμβράνης, είτε απευθείας, μέσω των στενών συνδέσεων.
4. Η πέψη στην κυτταρική μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων αποδίδει προϊόντα που απορροφώνται με συμμεταφορά με ιόντα νατρίου.

#### Η απορρόφηση του νερού και των ηλεκτρολυτών

1. Τα ιόντα νατρίου απορροφώνται με τουλάχιστον τρεις διαφορετικούς μηχανισμούς.
2. Η απορρόφηση των ιόντων χλωρίου γίνεται με τρεις κύριους μηχανισμούς.
3. Τα διττανθρακικά ιόντα εκκρίνονται από διάφορους αδένες του πεπτικού συστήματος και πρέπει να επαναρροφώνται από το γαστρεντερικό σωλήνα ώστε να διατηρείται η οξεοβασική ισορροπία.
4. Τα ιόντα καλίου απορροφώνται κυρίως με παθητική διάχυση διαμέσου των μεσοκυττάρων διαστημάτων.
5. Οι κύριοι μηχανισμοί απορρόφησης ηλεκτρολυτών κατανέμονται σε επιλεγμένα τμήματα του γαστρεντερικού σωλήνα.
6. Η απορρόφηση διαλυμένων ουσιών που είναι ωσμωτικά ενεργές οδηγεί σε παθητική απορρόφηση νερού από τον αυλό του εντέρου.

### Η έκκριση νερού και ηλεκτρολυτών στο έντερο

1. Η υδρολυτική πέψη ουσιών αυξάνει παθητικά την ωσμωτική πίεση στον αυλό του εντέρου και οδηγεί σε έκκριση νερού.
2. Η ενεργητική έκκριση ηλεκτρολυτών από το επιθήλιο των εντερικών αδένων οδηγεί σε έκκριση νερού στον αυλό του εντέρου.

### Η ροή του αίματος στο γαστρεντερικό σωλήνα

1. Οι ίδιες δυνάμεις που καθορίζουν τη μεταφορά νερού και διαλυμένων ουσιών μεταξύ των αγγείων και του υγρού οποιουδήποτε ιστού του σώματος, καθορίζουν και τη μεταφορά νερού και διαλυμένων ουσιών στα μεσοκυττάρια διαστήματα και στα τριχοειδή των εντερικών λαχνών.
2. Τα απορροφούμενα θρεπτικά συστατικά διαχέονται προς τα τριχοειδή αγγεία διαμέσου των μεσοκυττάρια διαστημάτων.
3. Η απορρόφηση του νερού και η μεταφορά του προς το αίμα προάγεται από ένα μηχανισμό αντίρροπων ροών, ικανό να πολλαπλασιάζει την ωσμωτική πίεση του αίματος στην κορυφή των εντερικών λαχνών.
4. Οι διαταραχές της απορροής του φλεβικού αίματος από το έντερο μπορεί να επηρεάσουν σε μεγάλο βαθμό τους μηχανισμούς απορρόφησης στα τριχοειδή των εντερικών λαχνών.

### Η πέψη και η απορρόφηση των λιπών

1. Η πέψη και η απορρόφηση των λιπιδίων προϋποθέτει την επίδραση απορρυπαντικών ουσιών αλλά και ενζύμων.
2. Η απορρόφηση των λιπιδίων πραγματοποιείται από την μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας με πρωτεΐνες μεταφοράς και με απλή διάχυση.
3. Τα χολικά οξέα επανααρροφώνται στον ειλεό με συμμεταφορά με ιόντα νατρίου.
4. Τα λιπίδια, μετά την απορρόφησή τους και πριν εγκαταλείψουν τα απορροφητικά κύτταρα του εντέρου, ενσωματώνονται στα χυλομικρά.

### Αύξηση και ανάπτυξη του επιθηλίου του εντέρου

1. Το ύψος των εντερικών λαχνών καθορίζεται από το ρυθμό απώλειας κυττάρων στην κορυφή τους σε σχέση με το ρυθμό αναπλήρωσης κυττάρων στη βάση τους.

### Η πέψη στο νεογέννητο

1. Κατά τις πρώτες ώρες της ζωής, οι πρωτεΐνες δεν υφίστανται πέψη και συνεπώς απορροφώνται αδιάσπαστες.
2. Στα νεαρά ζώα κύρια δισακχαράση είναι η λακτάση, ενώ στα ενήλικα η μαλτάση.

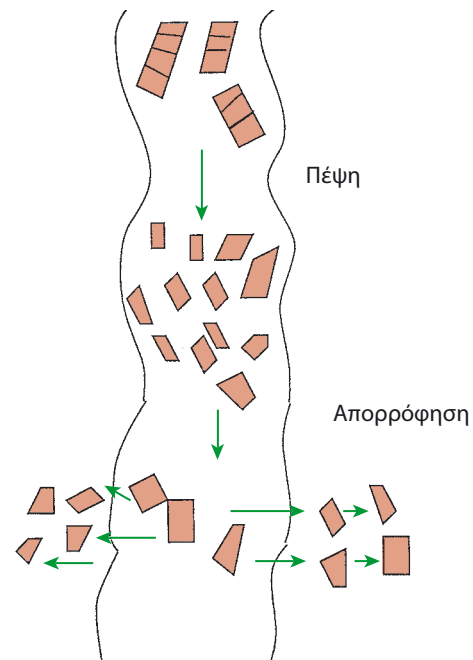
### Φυσιοπαθολογία της διάρροιας

1. Η διάρροια είναι αποτέλεσμα της διαταραχής της ισορροπίας μεταξύ έκκρισης και απορρόφησης.

### Η πέψη και η απορρόφηση αποτελούν διαφορετικές διεργασίες, όμως δεν είναι ανεξάρτητες μεταξύ τους

Πέψη (digestion) είναι η διεργασία με την οποία οι συνήθως μεγαλομοριακές θρεπτικές ουσίες διασπώνται σε απλούστερα μόρια. Απορρόφηση (absorption) είναι η διεργασία της μεταφοράς αυτών των απλούστερων μορίων διαμέσου του επιθηλίου του εντέρου (Εικόνα 30-1). Η πέψη και η απορρόφηση στο ΓΕ σωλήνα επιτελούνται μέσω διαφορετικών βιοχημικών μηχανισμών. Αμφότερες είναι απαραίτητες για την αφομοίωση των θρεπτικών ουσιών, καθώς η απορρόφηση είναι αδύνατη χωρίς την προηγούμενη πέψη των τροφών, ενώ η πέψη των θρεπτικών συστατικών αποκτά νόημα μόνο όταν τα προϊόντα της απορροφώνται.

Οι διαταραχές της αφομοίωσης των θρεπτικών ουσιών είναι πολύ κοινές και μπορεί να οφείλονται σε ποικίλα νοσήματα που επηρεάζουν είτε την πέψη είτε την απορρόφηση. Αν και οι διαταραχές της αφομοίωσης των θρεπτικών συστατικών



**ΕΙΚΟΝΑ 30-1** Πέψη είναι η διεργασία με την οποία μακρομόρια διασπώνται στα μονομερή που τα αποτελούν. Απορρόφηση είναι η μεταφορά των μονομερών που προκύπτουν, διαμέσου του εντερικού επιθηλίου, προς την κυκλοφορία του αίματος.

συντά εκδηλώνονται με παρόμοια συμπτώματα, το *σύνδρομο πλημμελούς πέψης* (maldigestive disease) μπορεί να συνδέεται με διαφορετικές βιοχημικές διαταραχές και να απαιτεί πολύ διαφορετική θεραπευτική προσέγγιση από το *σύνδρομο πλημμελούς απορρόφησης* (malabsorptive disease). Οι διαταραχές της αφομοίωσης των θρεπτικών συστατικών απαντώνται συχνά στην κτηνιατρική πράξη. Ο προσδιορισμός των αιτιών που τις προκαλούν είναι για τον κτηνίατρο μια πρόκληση, η αντιμετώπιση της οποίας προαπαιτεί βαθιά κατανόηση της φυσιολογίας της πέψης και της απορρόφησης. Στη συνέχεια του Κεφαλαίου γίνεται μία ανασκόπηση της δομής του επιθηλίου του λεπτού εντέρου, με έμφαση στα σημεία που παίζουν ιδιαίτερο ρόλο στις διεργασίες της πέψης και της απορρόφησης.

### Τα επιθηλιακά κύτταρα της εκτενούς επιφάνειας του βλεννογόνου του λεπτού εντέρου συνδέονται μεταξύ τους με στενές συνδέσεις, οι οποίες όμως επιτρέπουν τη δίοδο ορισμένων ουσιών

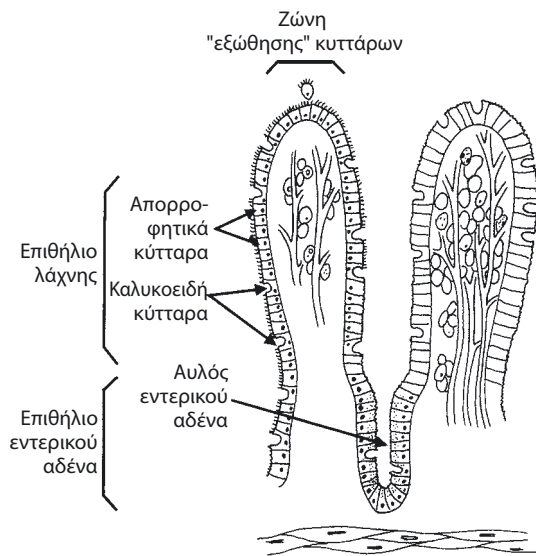
Στο λεπτό έντερο, η μεγάλη έκταση της επιφάνειας του βλεννογόνου διευκολύνει την επαφή με το περιεχομένο του αυλού. Η επιφάνεια του βλεννο-

γόνου του λεπτού εντέρου είναι εκτεταμένη, χάρη σε προεκβολές της που αναπτύσσονται σε τρία επίπεδα (βλέπε **Εικόνα 27-2**). Αρχικά, μεγάλες *κυκλικές πιυχές* του βλεννογόνου (plicae circulares) αυξάνουν την επιφάνεια του εντέρου, όμως αυτές δεν απαντώνται σε όλα τα είδη ζώων. Επίσης, η επιφάνεια του βλεννογόνου καλύπτεται από δακτυλοειδείς προεκβολές του βλεννογόνου, τις *λάχνες* (villi). Αυτές απαντούν σε όλα τα είδη ζώων και αυξάνουν την έκταση της επιφάνειας κατά 10-14 φορές συγκριτικά με μια επίπεδη επιφάνεια αντίστοιχου μεγέθους. Τέλος, η επιφάνεια των εντερικών λαχνών καλύπτεται από μια ψηκτροειδή μεμβράνη, γνωστή ως *ψηκτροειδής παρυφή* (brush border). Η ψηκτροειδής παρυφή αποτελείται από μη ορατές με το οπτικό μικροσκόπιο *μικρολάχνες* (microvilli), οι οποίες αυξάνουν σημαντικά την επιφάνεια του βλεννογόνου (**Εικόνα 30-2**). Στη βάση των λαχνών εντοπίζονται οι *εντερικοί αδένες* που είναι γνωστοί και ως *κρύπτες Lieberkühn* (**Εικόνα 30-3**). Οι λάχνες και οι εντερικοί αδένες καλύπτονται από ένα συνεχές κυτταρικό επιθήλιο.

Τα επιθηλιακά κύτταρα του λεπτού εντέρου που καλύπτουν τις λάχνες και τους εντερικούς αδένες είναι κατά κύριο λόγο *απορροφητικά κύτταρα*. Κάθε απορροφητικό κύτταρο έχει δύο ευδιάκριτους



**ΕΙΚΟΝΑ 30-2** Φωτομικρογραφία από ηλεκτρονικό μικροσκόπιο των μικρολάχνων της ψηκτροειδούς παρυφής του εντέρου. Η ψηκτροειδής παρυφή σχηματίζεται από τις κορυφαίες μεμβράνες των απορροφητικών κυττάρων. Παρατηρήστε τη δυσδιάκριτη ζώνη μοριακού υλικού (S) που διαχέεται πάνω από τις μικρολάχνες (V). Η πέψη στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων διενεργείται μέσα σε αυτόν το στοίχο του μοριακού υλικού, που εμπεριέχει τα συνδεδεμένα με τη μεμβράνη πεπτικά ένζυμα. (Από: Johnson LR, Christensen J, Jacobsen ED, et.al, editors: *Physiology of the gastrointestinal tract*, ed 2, New York, 1987, Raven Press.)

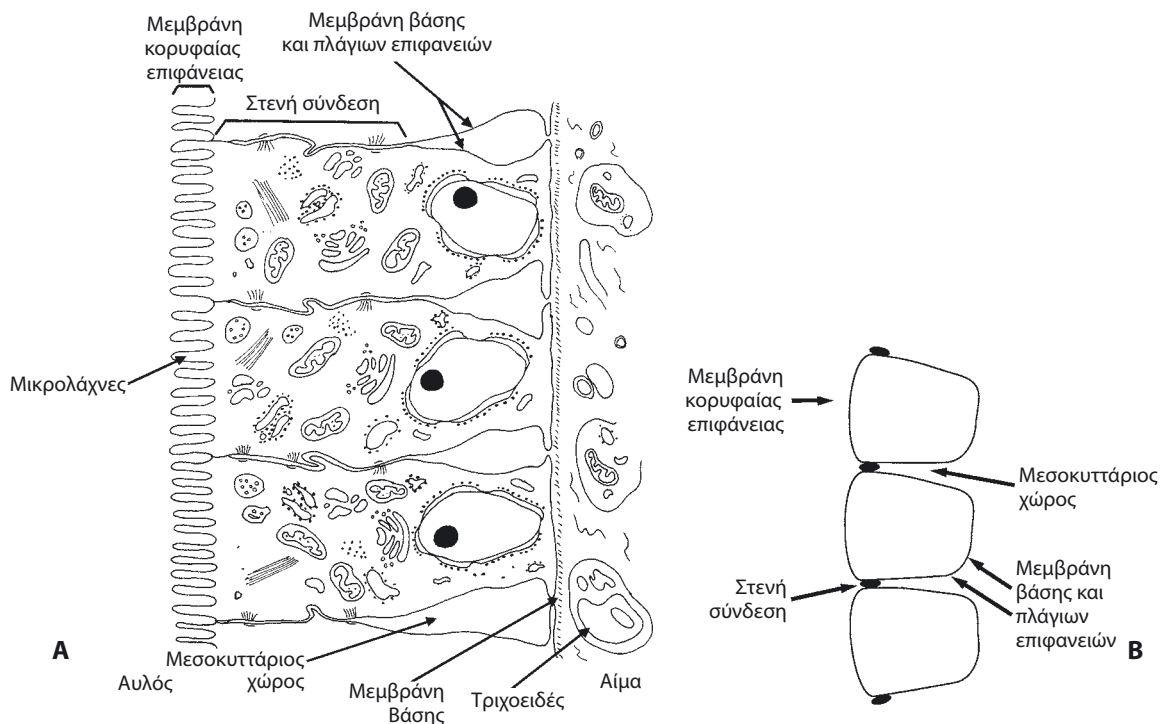


**ΕΙΚΟΝΑ 30-3** Οι εντερικές λάχνες και οι εντερικοί αδένες (κρύπτες Lieberkühn) καλύπτονται από μια συνεχή επιθηλιακή στιβάδα, πάχους ενός κυττάρου.

τύπους κυτταρικής μεμβράνης (Εικόνα 30-4). Η προς τον αυλό του εντέρου (προσαύλια) επιφάνεια του κυττάρου καλύπτεται από την *μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας*. Αυτή σχηματίζει τις μι-

κρολάχνες, στις οποίες οφείλεται η ψηκτροειδής εμφάνιση της επιφάνειας του κυττάρου στο οπτικό μικροσκόπιο. Ο όρος *ψηκτροειδής παρυφή* ταυτίζεται με τη *μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας* (apical membrane). Τα απορροφητικά κύτταρα συνθέτουν γλυκοπρωτεΐνες που μεταφέρονται στη μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας, με την οποία παραμένουν συνδεδεμένες. Προσκολλημένες στη μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας απαντούν πολλές γλυκοπρωτεΐνες. Πρόκειται για ένζυμα, υπεύθυνα για τη διεργασία της πέψης, ή μόρια-μεταφορείς, υπεύθυνα για την απορρόφηση από το εντερικό επιθήλιο. Τα μόρια αυτά προβάλλουν προς τον αυλό του εντέρου, δίνοντας στις μικρολάχνες τη χνουδωτή εμφάνιση που παρατηρούμε στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο (βλέπε Εικόνα 30-2). Η πλούσια σε γλυκοπρωτεΐνες επιφάνεια της κορυφαίας μεμβράνης περιγράφεται με τον όρο *γλυκοκάλυκας*. Συνεπώς, η μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας έχει σύνθετη δομή, στην οποία οι πρωτεΐνες συμμετέχουν σε υψηλό ποσοστό.

Πλην της μεμβράνης της κορυφαίας επιφάνειας, που βλέπει προς τον αυλό του εντέρου, τα απορρο-



**ΕΙΚΟΝΑ 30-4** Η κατανόηση της ανατομικής σχέσης των απορροφητικών κυττάρων του εντέρου, των στενών συνδέσεων, της μεμβράνης της κορυφαίας επιφάνειας, της μεμβράνης της βάσης και των πλάγιων επιφανειών του απορροφητικού κυττάρου, καθώς και των μεσοκυττάρων διαστημάτων, είναι απαραίτητη προϋπόθεση για την κατανόηση της φυσιολογίας της απορρόφησης στο έντερο. **A:** Απεικόνιση της ανατομίας του επιθηλίου του εντέρου. **B:** Σχηματογράφημα του επιθηλίου του εντέρου. Είναι σημαντική η κατανόηση της σχέσης μεταξύ του τμήματος A και του τμήματος B αυτού του σχηματογραφήματος.

φητικά κύτταρα περιβάλλονται επίσης από *κυτταρική μεμβράνη στη βάση τους και στις πλάγιες επιφάνειές τους* (basolateral membrane). Αυτή είναι πιο απλή και παρουσιάζει πολλές ομοιότητες με την κυτταρική μεμβράνη των κυττάρων άλλων ιστών. Αν και η κυτταρική μεμβράνη της βάσης και των πλάγιων επιφανειών δεν έρχεται σε άμεση επαφή με το πεπτικό περιεχόμενο του αυλού, παίζει σημαντικό ρόλο στην απορρόφηση: οι θρεπτικές ουσίες που εισέρχονται στο απορροφητικό κύτταρο μέσω της μεμβράνης της κορυφαίας επιφάνειας, εξέρχονται από αυτό μέσω της μεμβράνης της βάσης ή των πλάγιων επιφανειών και οδεύουν προς την κυκλοφορία του αίματος.

Τα παρακείμενα απορροφητικά κύτταρα συνδέονται μεταξύ τους με *στενές* (ή *στεγανές*) *συνδέσεις* (tight junctions), οι οποίες παίζουν ιδιαίτερο ρόλο στην πέψη και στην απορρόφηση. Οι συνδέσεις αυτές σχηματίζουν μια στενή ζώνη επαφής μεταξύ των γειτονικών απορροφητικών κυττάρων. Η ζώνη αυτή βρίσκεται κοντά στο κορυφαίο τμήμα των κυττάρων και διαχωρίζει λειτουργικά τη μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας από την υπόλοιπη κυτταρική μεμβράνη. Οι συνδέσεις αυτές μπορεί να ονομάζονται στενές ή στεγανές, αλλά, από μοριακή άποψη, είναι μάλλον χαλαρές, καθώς επιτρέπουν τη δίοδο κάποιων μορίων. Αυτό παρατηρείται ιδιαίτερα στο δωδεκαδάκτυλο και στη νήστιδα, όπου επιτρέπουν την ελεύθερη δίοδο νερού και ιόντων μικρού μεγέθους. Πρόσφατα δεδομένα καταδεικνύουν ότι η διαπερατότητα των στενών συνδέσεων όχι μόνο είναι σχετική, αλλά είναι και μεταβλητή, καθώς επηρεάζεται από νευροορμονικές ρυθμιστικές ουσίες του ΓΕ σωλήνα. Αυτές οι μεταβολές διαπερατότητας γίνονται επιλεκτικά, ώστε ο ρυθμός μεταφοράς νερού και ιόντων στο επιθήλιο του ΓΕ σωλήνα να ρυθμίζεται ανάλογα με τις φυσιολογικές ανάγκες για έκκριση ή απορρόφηση. Πάντως, οι στενές συνδέσεις δεν επιτρέπουν ποτέ τη δίοδο οργανικών μορίων.

Πέρα από την περιορισμένη περιοχή των στενών συνδέσεων, το μεγαλύτερο μέρος της μεμβράνης του απορροφητικού κυττάρου δεν εφάπτεται με τις μεμβράνες των παρακείμενων απορροφητικών κυττάρων. Ο χώρος μεταξύ των πλάγιων επιφανειών δύο γειτονικών απορροφητικών κυττάρων ονομάζεται *μεσοκυττάριος χώρος*. Αυτός είναι συνήθως διατεταμένος, καθώς πληρούται με περικυτταρικό υγρό (ΠΚΥ). Στο ένα άκρο του μεσοκυττάριου χώρου, πολύ κοντά στη μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας, οι στενές συνδέσεις διαχωρίζουν το ΠΚΥ από το

υγρό του εντερικού αυλού. Στο άλλο άκρο των μεσοκυττάριων χώρων, το ΠΚΥ διαχωρίζεται από το αίμα μόνο χάρη στο βασικό υμένα των τριχοειδών αγγείων του εντέρου. Τόσο οι στενές συνδέσεις, όσο και το ενδοθήλιο των τριχοειδών αγγείων αποτελούν διαπερατούς φραγμούς που επιτρέπουν την ελεύθερη δίοδο νερού και μικρών μορίων. Έτσι, το νερό και οι περισσότεροι ηλεκτρολύτες μετακινούνται σχετικά ελεύθερα μεταξύ του υγρού του αυλού του εντέρου, του ΠΚΥ και του αίματος.

### **Το μικροπεριβάλλον της επιφάνειας του εντέρου αποτελείται από γλυκοκάλυκα, βλέννα και μια υδάτινη στιβάδα που δεν αναδεύεται**

Ο εντερικός βλεννογόνος καλύπτεται από μία στιβάδα πλούσια σε βλέννα, που παράγεται από τα *καλκοειδή κύτταρα* (goblet cells). Αυτά απαντούν διάσπαρτα ανάμεσα στα απορροφητικά κύτταρα. Στην επιφάνεια της ψηκτροειδούς παρυφής, η βλέννα που παράγουν τα καλκοειδή κύτταρα διεισδύει στο γλυκοκάλυκα, μαζί με τον οποίο σχηματίζει ένα μέσο με υψηλό ιξώδες που παγιδεύει μόρια κοντά στη μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας των απορροφητικών κυττάρων. Επιπρόσθετα, κοντά στην επιφάνεια του βλεννογόνου υπάρχει μια *υδάτινη στιβάδα που δεν αναδεύεται* (unstirred water layer). Το έντερο μπορεί να παρομοιαστεί με έναν ευρύ ποταμό, όπου το νερό ρέει σχετικά γρήγορα στο κέντρο, ενώ είναι ήρεμο και ρέει αργά κοντά στις όχθες. Η ταχύτερη ροή στο κέντρο συγκριτικά με την αργή ροή του νερού στις όχθες οφείλεται στο φαινόμενο της τριβής των υγρών. Με τον ίδιο τρόπο, το νερό κοντά στην επιφάνεια του εντερικού βλεννογόνου ρέει πολύ πιο αργά συγκριτικά με το κέντρο του αυλού. Αυτή η υδάτινη στιβάδα που δεν αναδεύεται, μαζί με τη βλέννα και το γλυκοκάλυκα, συναποτελούν τον *πημό* που καλούνται να διαβούν οι απορροφούμενες ουσίες ώστε να εισέλθουν στα απορροφητικά κύτταρα.

## **ΠΕΨΗ**

### **Η μηχανική κατάτμηση των σωματιδίων της τροφής αποτελεί σημαντική διεργασία της πέψης**

Με τις πεπτικές διεργασίες πραγματοποιείται κατάτμηση της τροφής σε σωματίδια μικρότερου μεγέθους, καθώς και διάσπαση των μεγαλομορι-

ακών θρεπτικών ουσιών σε μόρια μικρότερου μεγέθους, ώστε να είναι κατάλληλα προς απορρόφηση. Η μηχανική κατάτμηση των σωματιδίων της τροφής είναι σημαντική, όχι μόνο διότι επιτρέπει στο πεπτικό περιεχόμενο να προωθηθεί στο σχετικά στενό ΓΕ σωλήνα, αλλά και διότι πολλαπλασιάζει την επιφάνεια δράσης των πεπτικών ενζύμων. Η μηχανική κατάτμηση ξεκινά με τη μάσηση και ολοκληρώνεται στην άπω μοίρα του στομάχου με την άλεση των τροφών. Η δράση της πεψίνης και του υδροχλωρικού οξέος υποβοηθά την άλεση με χημικό τρόπο. Αυτά τα δύο συστατικά εκκρίνονται από το στόμαχο και διασπούν το συνδετικό ιστό, υποβοηθώντας τη μηχανική κατάτμηση των σωματιδίων της τροφής, ιδίως όταν αυτή είναι ζωικής προέλευσης. Όταν οι τροφές εγκαταλείπουν το στόμαχο, η μηχανική κατάτμηση έχει πρακτικά ολοκληρωθεί, όπως έχει περιγραφεί στο Κεφάλαιο 28 που αναφέρεται στην κινητική δραστηριότητα του άπω στομάχου.

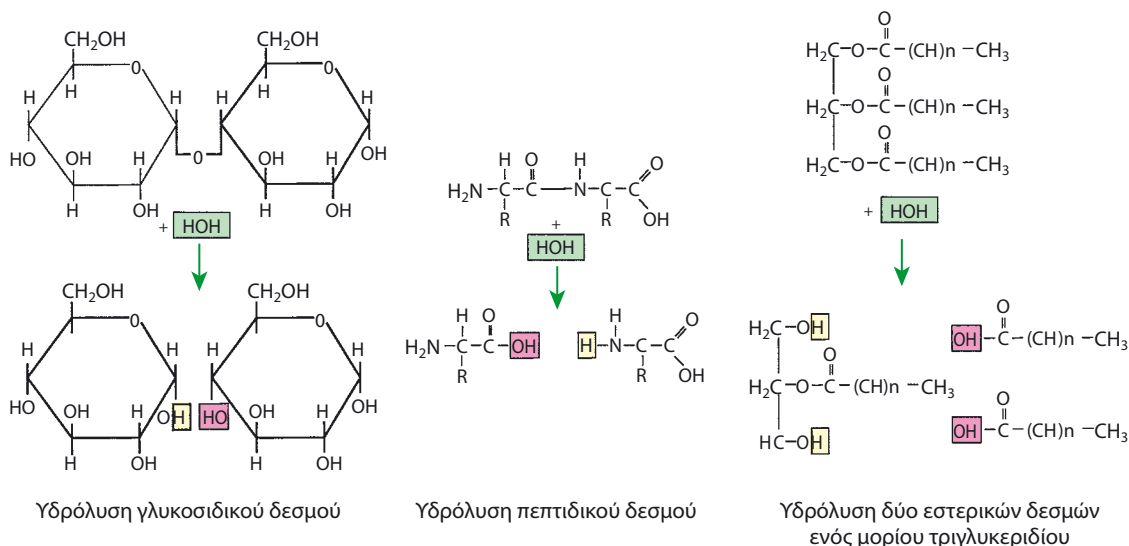
### Με τη χημική πέψη, τα μεγαλομοριακά θρεπτικά συστατικά διασπώνται σε απλούστερα μόρια

Η χημική πέψη των κύριων θρεπτικών ουσιών γίνεται με *υδρόλυση* (hydrolysis). Με τον όρο αυτό, περιγράφεται η διάσπαση ενός χημικού δεσμού με την εισαγωγή ενός μορίου νερού. Κατά την πέψη, υδρολύονται οι γλυκοσιδικοί δεσμοί των υδατανθράκων, οι πεπτιδικοί δεσμοί των πρωτεϊνών, οι εστερικοί δεσμοί των λιπών και οι φωσφοδιεστερικοί δεσμοί

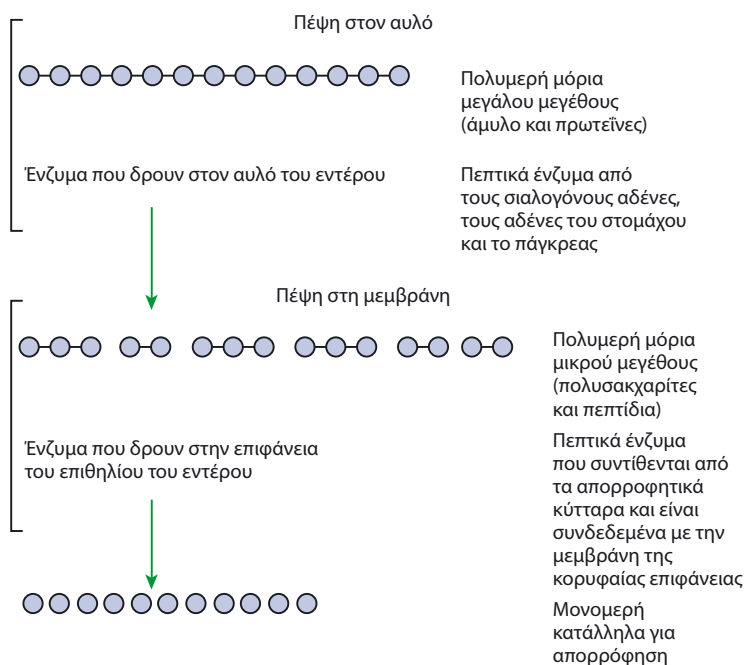
των νουκλεϊνικών οξέων. Η υδρολυτική διάσπαση όλων αυτών των χημικών δεσμών αναπαριστάται στην **Εικόνα 30-5**.

Στον πεπτικό σωλήνα, η υδρόλυση καταλύεται από δύο γενικές κατηγορίες ενζύμων: αυτά που δρουν στον αυλό του εντέρου και αυτά που δρουν στην επιφάνεια της μεμβράνης των απορροφητικών κυττάρων. Τα ένζυμα που δρουν στον αυλό προέρχονται από τους μεγάλους αδένες του πεπτικού συστήματος, και συγκεκριμένα από τους σιαλογόνους αδένες, τους αδένες του στομάχου και κυρίως από το πάγκρεας. Καθένας από αυτούς τους αδένες σχετίζεται με συγκεκριμένο τμήμα του ΓΕ σωλήνα και το έκκριμά τους αναμιγνύεται με το πεπτικό περιεχόμενο, ασκώντας δράση σε όλο το μήκος αυτού του τμήματος. Η καταλυτική δράση αυτών των ενζύμων περιγράφεται ως *πέψη στον αυλό του ΓΕ σωλήνα* (luminal phase of digestion). Σε γενικές γραμμές, η πέψη στον αυλό ολοκληρώνεται όταν οι αρχικές μεγαλομοριακές ουσίες διασπαστούν σε πολυμερείς ουσίες βραχείας αλυσίδας (**Εικόνα 30-6**). Η πλήρης υδρολυτική διάσπαση των θρεπτικών συστατικών γίνεται σε επόμενη φάση.

Η υδρολυτική διεργασία ολοκληρώνεται από ένζυμα που είναι συνδεδεμένα με την επιφάνεια του επιθηλίου του λεπτού εντέρου. Αυτά τα ένζυμα διασπούν τα πολυμερή βραχείας αλυσίδας σε μονομερή που μπορούν να απορροφηθούν από το εντερικό επιθήλιο. Αυτή η τελική φάση της χημικής πέψης αναφέρεται ως *πέψη στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων* (membranous phase of digestion). Η πέψη στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων ακολουθείται άμεσα από την απορρόφηση.



**ΕΙΚΟΝΑ 30-5** Τα πολυμερή μακρομόρια των θρεπτικών συστατικών μπορούν να διασπαστούν στα μονομερή που τα αποτελούν με την εισαγωγή μορίων νερού. Αυτό ονομάζεται υδρόλυση και αποτελεί την κύρια λειτουργία των πεπτικών ενζύμων.



**ΕΙΚΟΝΑ 30-6** Οι μεγαλομοριακοί πολυσακχαρίτες της πέψης στον αυλό του εντέρου και οι ολιγοσακχαρίτες της πέψης στη μεμβράνη του απορροφητικού κυττάρου.

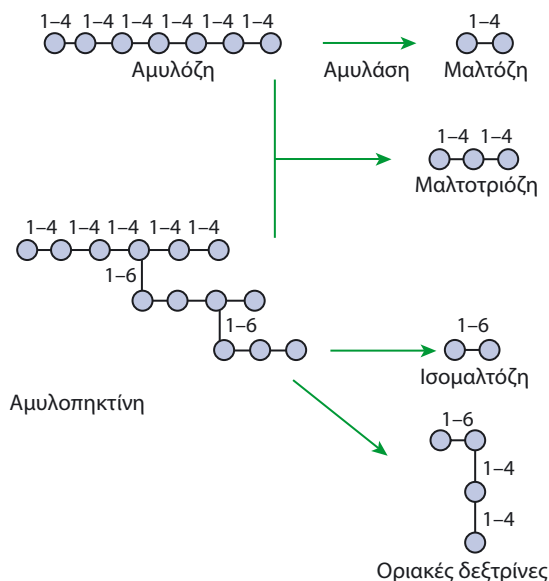
### Με την πέψη των υδατανθράκων στον αυλό του εντέρου προκύπτουν πολυσακχαρίτες βραχείας αλυσίδας

Οι *υδατάνθρακες* είναι θρεπτικές ουσίες που περιέχουν άτομα άνθρακα, υδρογόνου και οξυγόνου, τα οποία σχηματίζουν μόρια απλών σακχάρων που οργανώνονται σε μακριές αλυσίδες. Οι υδατάνθρακες της τροφής είναι κυρίως φυτικής προέλευσης. Υπάρχουν τρεις κύριοι τύποι υδατανθράκων φυτικής προέλευσης: οι ίνες, τα σάκκαρα και το άμυλο. Οι *ίνες* είναι δομικά στοιχεία των φυτών και αποτελούν σημαντική πηγή ενέργειας για τα φυτοφάγα ζώα. Παρόλ' αυτά, δεν μπορούν να διασπαστούν από τα υδρολυτικά ένζυμα των θηλαστικών και συνεπώς η πέψη των ινών από τα ζώα δεν γίνεται άμεσα (βλέπε Κεφάλαιο 31).

Για τα φυτά, τα *σάκκαρα* αποτελούν μόρια που μεταφέρουν ενέργεια. Τα σάκκαρα, ή σακχαρίτες, μπορούν να είναι είτε απλά (μονοσακχαρίτες) είτε σύνθετα (πολυσακχαρίτες, αποτελούμενοι από δύο ή περισσότερες επαναλαμβανόμενες μονοσακχαρικές μονάδες). Η *γλυκόζη*, η *γαλακτόζη* και η *φρουκτόζη* είναι τα σημαντικότερα απλά σάκκαρα που απαντούν στη διατροφή των ζώων. Φυσιολογικά, τα σάκκαρα με μορφή μονοσακχαριτών είναι παρόντα στη διατροφή των ζώων σε μικρές ποσότητες. Αντίθετα, οι περισσότεροι μονοσακχαρίτες που απορροφώνται από το έντερο προέρχονται από την ενζυμική υδρόλυση πιο σύνθετων μορίων υδατανθράκων. Τα σύνθετα μόρια σακχάρων αναφέρονται

ως *δισακχαρίτες*, *τρισακχαρίτες* και *ολιγοσακχαρίτες*, ανάλογα με τον αριθμό των μονοσακχαριτικών μονάδων. Οι ολιγοσακχαρίτες αποτελούνται από ένα μικρό αριθμό μονοσακχαριτικών μονάδων, συνήθως 3 έως 10. Για τη διατροφή των ζώων, σημαντικά σύνθετα σάκκαρα είναι η *λακτόζη* (σάκκαρα του γάλακτος) και η *σουκρόζη* ή *σακχαρόζη* (η κοινή ζάχαρη). Η *λακτόζη* είναι ένας δισακχαρίτης που αποτελείται από *γλυκόζη* και *γαλακτόζη*, ενώ η *σουκρόζη*, επίσης δισακχαρίτης, αποτελείται από *γλυκόζη* και *φρουκτόζη*. Άλλα σημαντικά σύνθετα μόρια σακχάρων είναι η *μαλτόζη*, η *ισομαλτόζη* και η *μαλτοτριόζη*, που αποτελούνται από δύο ή τρεις μονοσακχαρικές μονάδες (Εικόνα 30-7). Αυτά τα σάκκαρα σπάνια απαντούν αυτούσια στη διατροφή των ζώων. Κατά κύριο λόγο, αποτελούν ενδιάμεσα προϊόντα που σχηματίζονται στο ΓΕ σωλήνα κατά την πέψη του αμύλου.

Τα φυτά αποθηκεύουν ενέργεια με τη μορφή αμύλου. Στη διατροφή πολλών παμφάγων ζώων, όπως ο χοίρος, ο επίμυς και τα πρωτεύοντα, το *άμυλο* αποτελεί το κύριο ενεργειακό συστατικό. Υπάρχουν δύο χημικές μορφές αμύλου, η *αμυλόζη* και η *αμυλοπηκτίνη*, οι οποίες είναι πολυμερή γλυκόζης μακριάς αλυσίδας. Η *αμυλόζη* αποτελείται από μόρια γλυκόζης που ενώνονται με α[1-4] γλυκοσιδικούς δεσμούς σχηματίζοντας μια ευθεία αλυσίδα. Η *αμυλοπηκτίνη* αποτελείται επίσης από αλυσίδες μορίων γλυκόζης που ενώνονται με α[1-4] γλυκοσιδικούς δεσμούς, όμως οι αλυσίδες αυτές διακλαδίζονται, παρουσιάζοντας έναν α[1-6]



**ΕΙΚΟΝΑ 30-7** Στις τροφές, οι δύο κύριες μορφές αμύλου είναι η αμυλόζη και η αμυλοπηκτίνη. Η αμυλόζη αποτελείται από επαναλαμβανόμενα μονομερή γλυκόζης που συνδέονται με  $\alpha[1-4]$  γλυκοσιδικούς δεσμούς. Το μόριο της αμυλοπηκτίνης είναι παρόμοιο, με τη διαφορά ότι διαθέτει σημεία διακλαδώσεων με  $\alpha[1-6]$  γλυκοσιδικούς δεσμούς. Λόγω των διαφορετικών δεσμών, τα προϊόντα της πέψης στον αυλό είναι μια ποικιλία πολυσακχαριτών, όπως φαίνεται στην Εικόνα.

γλυκοσιδικό δεσμό σε κάθε σημείο διακλάδωσης (βλέπε **Εικόνα 30-7**). Αν και από άποψη χημικής δομής αυτά τα δύο μόρια αποτελούν τους μοναδικούς τύπους αμύλου, η φυσική δομή του αμύλου και η ενσωμάτωσή του στους καρπούς ποικίλλει ανάλογα με το φυτό. Σε αυτή τη διαφοροποίηση οφείλονται τα μοναδικά χαρακτηριστικά του αμύλου που προέρχεται από διαφορετικές πηγές, όπως το σιτάρι, το καλαμπόκι και το κριθάρι.

### Η πέψη των υδατανθράκων στον αυλό του εντέρου αφορά μόνο το άμυλο. Η πέψη των σακχάρων γίνεται στην κυτταρική μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων

Το ένζυμο που εμπλέκεται στην πέψη του αμύλου στον αυλό του εντέρου είναι η  $\alpha$ -αμυλάση. Στην πραγματικότητα, με την ονομασία αυτή περιγράφουμε ένα σύνολο μορίων με παρόμοια δομή και ιδιότητες. Σε όλα τα είδη ζώων η  $\alpha$ -αμυλάση παράγεται στο πάγκρεας, αν και σε ορισμένα είδη απαντά και στο έκκριμα των σιαλογόνων αδένων (βλέπε Κεφάλαιο 29). Το ένζυμο αυτό διασπά τους  $\alpha[1-4]$  γλυκοσιδικούς δεσμούς τόσο της αμυλόζης όσο και της αμυλοπηκτίνης. Στον αυλό του

εντέρου, η  $\alpha$ -αμυλάση δεν αποσπά μόρια γλυκόζης από τα άκρα της αλυσίδας. Αντίθετα, οι αλυσίδες του αμύλου διασπώνται σε ενδιάμεσα σημεία και παράγονται πολυσακχαριτικές αλυσίδες μικρότερου μήκους, που είναι γνωστές ως *δεξτρίνες*. Στη συνέχεια, αυτές οι μικρότερου μήκους αλυσίδες διασπώνται σε όλο και μικρότερα μόρια, μέχρι να αποδοθούν δισακχαρίτες (μαλτόζη) και τρισακχαρίτες (μαλτοτριόζη).

Αν και η διεργασία της πέψης της αμυλοπηκτίνης είναι ίδια με αυτή της αμυλόζης, οι  $\alpha[1-6]$  γλυκοσιδικοί δεσμοί στις διακλαδώσεις του μορίου της αμυλοπηκτίνης δεν υδρολύονται. Έτσι, προκύπτουν ολιγοσακχαριτικές αλυσίδες με διακλαδώσεις, οι *οριακές δεξτρίνες*, καθώς και *ισομαλτόζη*, ένας δισακχαρίτης με  $\alpha[1-6]$  γλυκοσιδικό δεσμό (βλέπε **Εικόνα 30-7**). Τα τελικά προϊόντα της πέψης του αμύλου στον αυλό είναι ένας μεγάλος αριθμός μορίων δισακχαριτών, τρισακχαριτών και ολιγοσακχαριτών. Αυτά τα σύνθετα σάκχαρα δεν υδρολύονται περαιτέρω στον αυλό του εντέρου.

### Ποικίλα ένζυμα συμμετέχουν στην πέψη των πρωτεϊνών στον αυλό του εντέρου

Οι πρωτεΐνες αποτελούν την πηγή των αμινοξέων, που είναι απαραίτητα συστατικά της διατροφής όλων των ειδών ζώων. Μπορούν να είναι τόσο φυτικής όσο και ζωικής προέλευσης. Σε γενικές γραμμές, η πέψη των πρωτεϊνών γίνεται όπως και αυτή των υδατανθράκων, δηλαδή κατά την πέψη στον αυλό οι μεγαλομοριακές πρωτεΐνες διασπώνται σε μικρές πολυπεπτιδικές αλυσίδες. Η περαιτέρω πέψη των πεπτιδίων σε αμινοξέα γίνεται κυρίως στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων, μολονότι, κατά την πέψη στον αυλό αποδίδονται σε ένα βαθμό και κάποια μονομερή (κάτι που δεν συμβαίνει με την πέψη των υδατανθράκων), δηλαδή ελεύθερα αμινοξέα.

Μια σημαντική διαφορά της πέψης των πρωτεϊνών από αυτή των υδατανθράκων αφορά στον αριθμό των διαφόρων ενζύμων που εμπλέκονται. Η συμμετοχή ενός σχετικά μεγάλου αριθμού ενζύμων στην πέψη των πρωτεϊνών είναι εύλογη: τα μόρια του αμύλου δομούνται από ένα μονομερές, τη γλυκόζη, ενώ τα πρωτεϊνικά μόρια δομούνται από ποικιλία αμινοξέων. Για την πέψη του αμύλου, απλά διασπώνται χημικοί δεσμοί μεταξύ μορίων γλυκόζης. Αντίθετα, οι πρωτεΐνες σχηματίζονται από 20 διαφορετικούς τύπους αμινοξέων

**ΠΙΝΑΚΑΣ 30-1 Τα ένζυμα που διασπούν πρωτεΐνες κατά την πέψη στον αυλό του εντέρου**

Ένζυμο	Μηχανισμός Δράσης	Πηγή	Προένζυμο	Ενεργοποιός παράγοντας
Πεψίνη	Ενδοπεπτιδάση	Ιδίως γαστρικοί αδένες	Πεψινογόνο	Υδροχλωρικό οξύ, πεψίνη
Χυμοσίνη (ρεννίνη)	Ενδοπεπτιδάση	Ιδίως γαστρικοί αδένες	Χυμοσινογόνο	Άγνωστος
Θρυψίνη	Ενδοπεπτιδάση	Πάγκρεας	Θρυψινογόνο	Εντεροκινάση, θρυψίνη
Χυμοθρυψίνη	Ενδοπεπτιδάση	Πάγκρεας	Χυμοθρυψινογόνο	Θρυψίνη
Ελαστάση	Ενδοπεπτιδάση	Πάγκρεας	Προελαστάση	Θρυψίνη
Καρβοξυπεπτιδάση Α	Εξωπεπτιδάση	Πάγκρεας	Προκαρβοξυπεπτιδάση Α	Θρυψίνη
Καρβοξυπεπτιδάση Β	Εξωπεπτιδάση	Πάγκρεας	Προκαρβοξυπεπτιδάση Β	Θρυψίνη

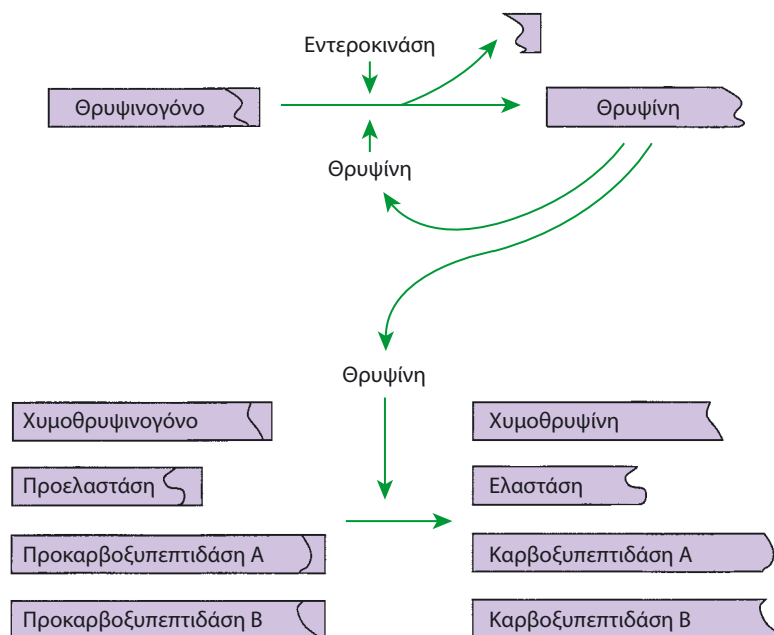
σε αναρίθμητους συνδυασμούς μεταξύ τους. Συνεπώς, για την πέψη των πρωτεϊνών είναι απαραίτητη μια ποικιλία πρωτεολυτικών ενζύμων με διαφορετική ικανότητα να διασπούν τους πεπτιδικούς δεσμούς που ενώνουν διαφορετικά αμινοξέα.

Τα κύρια πρωτεολυτικά ένζυμα που συμμετέχουν στην πέψη στον αυλό του εντέρου φαίνονται στον **Πίνακα 30-1**. Τα περισσότερα πρωτεολυτικά ένζυμα είναι *ενδοπεπτιδάσες* (endopeptidases), δηλαδή διασπούν τις αλυσίδες των αμινοξέων σε ενδιάμεσες θέσεις, με αποτέλεσμα την απόδοση πεπτιδίων βραχείας αλυσίδας από αρχικά πολύπλοκα πρωτεϊνικά μόρια. Πρακτικά, από τη δράση των ενδοπεπτιδασών δεν προκύπτουν ελεύθερα αμινοξέα. Το πάγκρεας εκκρίνει και δύο *εξωπεπτιδάσες* (exopeptidases), οι οποίες κατά την πέψη στον αυλό αποσπούν αμινοξέα από τα τελικά άκρα των πεπτιδίων.

Τα πρωτεολυτικά ένζυμα εκκρίνονται από τους αδένες του στομάχου και από το πάγκρεας με τη μορφή των *ζυμογόνων*, τα οποία είναι ανενεργά (βλέπε Κεφάλαιο 29). Η ενεργοποίησή τους γίνεται, αντίστοιχα, στον αυλό του στομάχου και του λεπτού εντέρου. Διαφορετικά, οι ενεργές μορφές θα έπεπταν τα ίδια τα κύτταρα που τις συνθέτουν. Η ενεργοποίηση αυτή πραγματοποιείται στον αυλό του ΓΕ σωλήνα. Τα πρωτεολυτικά ένζυμα του στομάχου, δηλαδή το *πεψινογόνο* και το *χυμοσινογόνο*, ενεργοποιούνται στον αυλό του στομάχου από το υδροχλωρικό οξύ (HCl). Επίσης, με ένα μηχανισμό παλίνδρομης ρύθμισης, το *πεψινογόνο* ενεργοποιείται και από την ίδια την πεψίνη,

με αυτοκατάλυση. Το *θρυψινογόνο* του παγκρέατος ενεργοποιείται από την *εντεροκινάση*, ένζυμο που παράγεται από κύτταρα του δωδεκαδακτυλικού βλεννογόνου. Το ενεργό ένζυμο που προκύπτει, η *θρυψίνη*, προκαλεί περαιτέρω ενεργοποίηση του θρυψινογόνου με αυτοκατάλυση. Επίσης, η θρυψίνη ενεργοποιεί και τα υπόλοιπα πρωτεολυτικά ένζυμα. Στην **Εικόνα 30-8** αναπαριστάται η σειρά αντιδράσεων ενεργοποίησης των ζυμογόνων στον αυλό του ΓΕ σωλήνα.

Η πέψη των πρωτεϊνών στον αυλό του ΓΕ σωλήνα ξεκινά από το στόμαχο, όπου, πέρα από τα πρωτεολυτικά ένζυμα που εκκρίνονται, παίζει ρόλο και το HCl χάρη στις υδρολυτικές ιδιότητές του. Το όξινο περιβάλλον του στομάχου είναι κατάλληλο για τη δράση της πεψίνης, της οποίας η δραστηριότητα είναι μέγιστη σε pH 1 έως 3. Η υδρόλυση στο στόμαχο παίζει ρόλο όχι μόνο στην πέψη των πρωτεϊνών με χημικό τρόπο, αλλά και στη μηχανική κατάτμηση της τροφής, καθώς το μεγαλύτερο μέρος του συνδετικού ιστού ζωικής προέλευσης είναι πρωτεϊνικής φύσης. Έτσι, η πέψη του συνδετικού ιστού διευκολύνει τη μηχανική κατάτμηση των τροφών σε σωματίδια αρκετά μικρά ώστε να μπορούν να περάσουν από τον πυλωρό. Αν και η έναρξη της πέψης των πρωτεϊνών στο στόμαχο είναι σημαντική, πάντως δεν είναι απαραίτητη. Ζώα χωρίς στόμαχο είναι ικανά να πέπτουν τις πρωτεΐνες, εφόσον διαθέτουν πάγκρεας που λειτουργεί φυσιολογικά και τους παρέχονται συχνά μικρά γεύματα μαλακής και υγρής τροφής. Η πέψη στον αυλό του ΓΕ σωλήνα ολοκληρώνεται στο λεπτό έντερο με τη δράση των παγκρεατικών ενζύμων.



**ΕΙΚΟΝΑ 30-8** Η ενεργοποίηση των ζυμογόνων του παγκρέατος. Παρατηρήστε ότι το θρυψινογόνο ενεργοποιείται τόσο από τη θρυψίνη, όσο και από το ένζυμο του δωδεκαδακτύλου εντεροκινάση. Με θετική παλίνδρομη ρύθμιση, η αυτοκαταλυτική δράση της θρυψίνης επί του θρυψινογόνου εξασφαλίζει την ταχεία και πλήρη ενεργοποίηση του θρυψινογόνου στον αυλό του ΓΕ σωλήνα. Ακολούθως, η θρυψίνη ενεργοποιεί τα υπόλοιπα ζυμογόνα.

### Η πέψη στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων γίνεται με ένζυμα που αποτελούν δομικά στοιχεία της επιφάνειας του εντερικού βλεννογόνου

Όπως συμβαίνει και με την πέψη στον αυλό του ΓΕ σωλήνα, η πέψη στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων επιτυγχάνεται χάρη στη δράση υδρολυτικών ενζύμων. Όμως, η πέψη στη μεμβράνη διαφέρει, διότι πραγματοποιείται με ένζυμα συνδεδεμένα με την επιφάνεια του επιθηλίου του λεπτού εντέρου. Τα ένζυμα αυτά αποτελούν σημαντικό μέρος του γλυκοκάλυκα. Για να πραγματοποιηθεί η υδρόλυση, θα πρέπει το υπόστρωμα να διαχυθεί μέσα στο γλυκοκάλυκα και να φτάσει στα ένζυμα. Τα πρωτεολυτικά ένζυμα συντίθενται στο εσωτερικό των απορροφητικών κυττάρων και στη συνέχεια μεταφέρονται στη μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας. Εκεί, ένα βραχύ τμήμα τους παραμένει συνδεδεμένο με τη μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας, ενώ το καταλυτικό τμήμα τους, που είναι και το μεγαλύτερο, προβάλλει στον αυλό του ΓΕ σωλήνα.

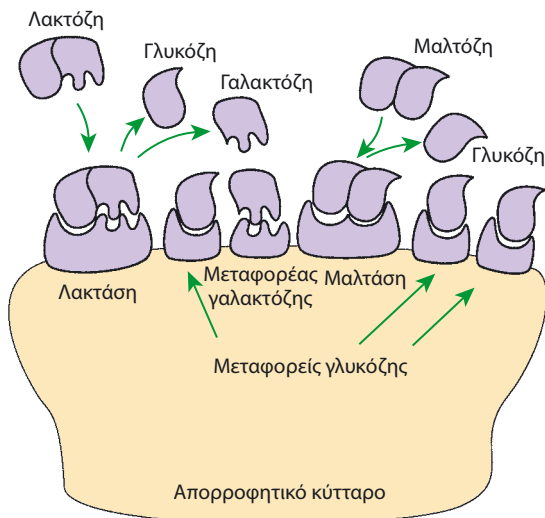
### Η πέψη στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων γίνεται σε ένα μικροπεριβάλλον που αποτελείται από την υδάτινη στιβάδα που δεν αναδεύεται, εντερική βλέννα και το γλυκοκάλυκα

Όπως έχει ήδη αναφερθεί, ο εντερικός βλεννογόνος διαχωρίζεται από τον αυλό του εντέρου με μια

ζώνη διάχυσης που σχηματίζεται από την υδάτινη στιβάδα που δεν αναδεύεται, βλέννα και το γλυκοκάλυκα. Η πέψη στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων γίνεται από ένζυμα που, ενώ παραμένουν συνδεδεμένα με τη μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας, προβάλλουν μέσα σε αυτό το επιφανειακό στρώμα. Έτσι, διαμορφώνεται ένα ήρεμο μικροπεριβάλλον μέσα στο οποίο πραγματοποιείται αυτή η φάση της πέψης. Για να γίνει η πέψη στη μεμβράνη, θα πρέπει τα πεπτίδια και οι πολυσακχαρίτες που βρίσκονται στον αυλό να διαχυθούν σε αυτό το επιφανειακό στρώμα. Στη συνέχεια, τα περισσότερα από τα προϊόντα της πέψης στη μεμβράνη απορροφώνται, αμέσως μετά το σχηματισμό τους, από τα υποκείμενα επιθηλιακά κύτταρα και δεν διαχέονται προς τον αυλό του εντέρου. Αυτή η διάταξη έχει το πλεονέκτημα ότι τα τελικά προϊόντα της πέψης των υδατανθράκων και των πρωτεϊνών σχηματίζονται κοντά στο σημείο της απορρόφησης τους και δεν χρειάζεται να διαχυθούν σε μεγάλη απόσταση (Εικόνα 30-9).

### Για την πέψη κάθε πολυσακχαρίτη υπάρχει ένα ειδικό ένζυμο στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων

Κατά την πέψη στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων, σύνθετοι υδατάνθρακες των τροφών, όπως η σουκρόζη και η λακτόζη, και πολυσακχαρίτες που παράγονται κατά την πέψη στον αυλό, όπως η μαλτόζη και η ισομαλτόζη, αποτελούν τα υποστρώματα των ενζύμων που υδρολύουν

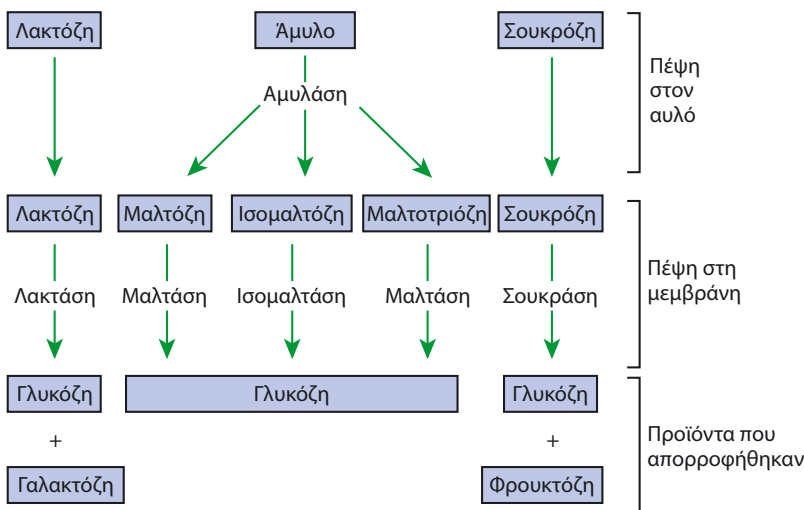


**ΕΙΚΟΝΑ 30-9** Η σχέση της πέψης στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων με την απορρόφηση. Τόσο τα ένζυμα που είναι υπεύθυνα για την πέψη όσο και τα μόρια-φορείς που επιτελούν την απορρόφηση αποτελούν μέρος της μεμβράνης της κορυφαιάς επιφάνειας. Έτσι, τα προϊόντα της πέψης σχηματίζονται πολύ κοντά στις πρωτεΐνες μεταφοράς και δεν χρειάζεται να διαχυθούν σε μεγάλη απόσταση. Όπως απεικονίζεται, για κάθε διαφορετικό υπόστρωμα υπάρχουν ειδικά ένζυμα και μόρια-φορείς.

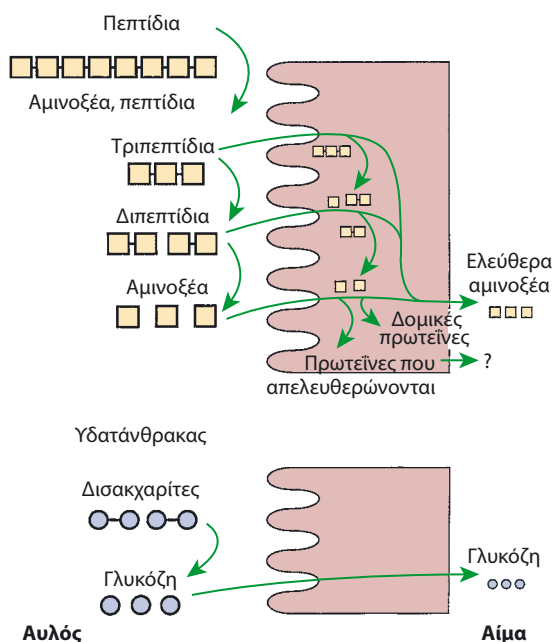
υδατάνθρακες. Αυτά τα ειδικά ένζυμα παίρνουν την ονομασία τους από το αντίστοιχο υπόστρωμα, όπως *σουκράση, λακτάση, μαλτάση, και ισομαλτάση*. Από την πέψη της μαλτόζης και της ισομαλτόζης παράγεται μόνο γλυκόζη. Αντίθετα, από την πέψη της σουκρόζης παράγεται γλυκόζη και φρουκτόζη, ενώ από την πέψη της λακτόζης παράγεται γλυκόζη και γαλακτόζη. Με την ολοκλήρωση της πέψης, όλοι οι πολυσακχαρίτες έχουν πλέον διασπαστεί σε μονοσακχαρίτες (Εικόνα 30-10).

**Η πλήρης διάσπαση των πεπτιδίων σε ελεύθερα αμινοξέα λαμβάνει χώρα τόσο στην επιφάνεια των απορροφητικών κυττάρων, όσο και μέσα σε αυτά**

Η πέψη των πεπτιδίων στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων, μοιάζει κατά κάποιο τρόπο με αυτήν των υδατανθράκων. Τα ένζυμα που συμμετέχουν, οι *πεπτιδάσες*, απαντούν συνδεδεμένα με τη μεμβράνη της κορυφαιάς επιφάνειας των απορροφητικών κυττάρων και προβάλλουν μέσα στο γλυκοκύτταρο. Τα πεπτίδια που παράγονται κατά την πέψη των πρωτεϊνών στον αυλό υδρολύονται από αυτά τα ένζυμα και αποδίδονται ελεύθερα αμινοξέα. Κάποια από τα μεγαλύτερα πεπτίδια δεν διασπώνται πλήρως, οπότε αποδίδονται διπεπτίδια και τριπεπτίδια. Μεγάλο μέρος των αμινοξέων που περιέχονται στις τροφές απορροφώνται ως διπεπτίδια ή ως τριπεπτίδια. Η πέψη των πρωτεϊνών διαφοροποιείται σε αυτό το σημείο από την πέψη των υδατανθράκων, καθώς η μεμβράνη της κορυφαιάς επιφάνειας είναι αποκλειστικά ικανή να απορροφά απλά μονομερή σάκχαρα. Αντίθετα, τα διπεπτίδια και τα τριπεπτίδια απορροφώνται αυτούσια και ακολούθως υδρολύονται από ενδοκυτταρικές πεπτιδάσες, αποδίδοντας ελεύθερα αμινοξέα που μπορούν να περάσουν στο αίμα με διάχυση. Συμπερασματικά, η τελική υδρόλυση των πεπτιδίων σε ελεύθερα αμινοξέα μπορεί να συμβεί είτε στην επιφάνεια του απορροφητικού κυττάρου είτε μέσα σε αυτό. Σε κάθε περίπτωση, τελικό προϊόν της πέψης των πρωτεϊνών είναι τα ελεύθερα αμινοξέα (Εικόνα 30-11).



**ΕΙΚΟΝΑ 30-10** Η πέψη στον αυλό και η πέψη στη μεμβράνη των υδατανθράκων. Παρατηρήστε ότι υπάρχει ένα ειδικό ένζυμο για κάθε πολυσακχαρίτη και ότι οι τύποι μονοσακχαριτών που αποδίδονται είναι τελικά λίγοι, συγκριτικά με τη σχετικά μεγάλη ποικιλία αμύλων και πολυσακχαριτών.



**ΕΙΚΟΝΑ 30-11** Η πέψη των πεπτιδίων και των υδατανθράκων στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων. Παρατηρήστε ότι τα τριπεπτίδια και τα διπεπτίδια είναι δυνατόν να υδρολυθούν στα αμινοξέα που τα αποτελούν είτε στην κορυφαία μεμβράνη, είτε μέσα στο απορροφητικό κύτταρο. Αντίθετα, κατά την πέψη των υδατανθράκων, η υδρόλυση όλων των δισακχαριτών γίνεται στην κορυφαία μεμβράνη. Ανεξάρτητα από τη θέση στην οποία γίνεται η τελική υδρόλυση των πεπτιδίων, τα προϊόντα που απορροφώνται στο αίμα είναι αποκλειστικά ελεύθερα αμινοξέα (βλέπε Εικόνα 30-16).

## Η ΑΠΟΡΡΟΦΗΣΗ ΣΤΟ ΕΝΤΕΡΟ

Με τον όρο *απορρόφηση* αναφερόμαστε στη μετακίνηση των προϊόντων της πέψης διαμέσου του εντερικού βλεννογόνου προς το κυκλοφορικό σύστημα, το οποίο τα διανέμει στους ιστούς του σώματος. Η φυσιολογία της απορρόφησης στο έντερο είναι πολύπλοκη και με ιδιαίτερη κλινική σημασία. Για την καλύτερη κατανόσή της, ο αναγνώστης πρέπει προηγουμένως να ανατρέξει στη φυσιολογία της διάχυσης μέσω των κυτταρικών μεμβρανών, στις διαφορές στη σύσταση του ενδοκυτταρικού και του εξωκυτταρικού υγρού (βλέπε Κεφάλαιο 1), στη διαφορά δυναμικού μέσα και έξω από τις κυτταρικές μεμβράνες, στη λειτουργία της αντλίας ιόντων νατρίου-καλίου, και στη λειτουργία των επιλεκτικών διαύλων ιόντων (βλέπε Κεφάλαια 1 και 4).

Κατά τη μελέτη της απορρόφησης στο έντερο, πρέπει να έχουμε υπόψη ότι τα μόρια κινούνται διαμέσου των μεμβρανών ανάλογα με το υπάρχον πρηνές, το οποίο αφορά είτε ηλεκτρικό δυναμικό

είτε διαφορά συγκέντρωσης. Εφόσον μία μεμβράνη επιτρέπει την ελεύθερη δίοδο κάποιων μορίων, η κίνησή τους υπακούει στους νόμους της διάχυσης και καθορίζεται από τη διαφορά δυναμικού εκατέρωθεν της μεμβράνης και από τη διαφορά της συγκέντρωσής τους: συνεπώς τα μόρια θα μετακινηθούν προς την περιοχή με τη μικρότερη συγκέντρωση και, εφόσον είναι φορτισμένα, προς την περιοχή με αντίθετο ηλεκτρικό φορτίο. Παρόλ' αυτά, στο επιθήλιο του ΓΕ σωλήνα, η κίνηση των ιόντων (ιδίως των κατιόντων) και των περισσότερων οργανικών θρεπτικών συστατικών δεν πραγματοποιείται ελεύθερα. Συνεπώς, οι ουσίες αυτές δεν ακολουθούν τους νόμους της διάχυσης, εκτός και αν κάποιος μηχανισμός διευκολύνει τη μεταφορά τους διαμέσου των μεμβρανών.

## Ειδικά συστήματα μεταφοράς των θρεπτικών συστατικών εντοπίζονται τόσο στην κορυφαία μεμβράνη όσο και στη μεμβράνη της βάσης και των πλευρικών επιφανειών των απορροφητικών κυττάρων

Η μετακίνηση των μορίων διαμέσου των μεμβρανών του εντερικού επιθηλίου γίνεται με ειδικούς *μηχανισμούς μεταφοράς*. Οι μηχανισμοί αυτοί περιλαμβάνουν αλληλεπιδράσεις μεταξύ ειδικών πρωτεϊνών που είναι ενσωματωμένες στη μεμβράνη των επιθηλιακών κυττάρων. Για την κυτταρική μεμβράνη, οι πρωτεΐνες αυτές αποτελούν μεταφορείς ιόντων και οργανικών μορίων. Όπως θα αναλυθεί παρακάτω, υπάρχουν πολλοί τρόποι μεταφοράς. Σε γενικές γραμμές, το απορροφητικό κύτταρο παρουσιάζει πόλωση ως προς τους ειδικούς μηχανισμούς μεταφοράς, καθώς αυτοί εντοπίζονται είτε αποκλειστικά στη μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας, είτε αποκλειστικά στη μεμβράνη της βάσης και των πλευρικών επιφανειών του κυττάρου. Οι πρωτεΐνες μεταφοράς (transport proteins) αλληλεπιδρούν με συγκεκριμένες οργανικές θρεπτικές ουσίες και ανόργανα ιόντα και επηρεάζουν τη μεταφορά τους διαμέσου της κυτταρικής μεμβράνης. Κάθε μηχανισμός μεταφοράς ανήκει σε μία από τις παρακάτω κατηγορίες: ενεργητική μεταφορά, δευτερογενής ενεργητική μεταφορά, τριτογενής ενεργητική μεταφορά και παθητική μεταφορά.

Για την *ενεργητική μεταφορά*, είναι απαραίτητη η άμεση κατανάλωση μεταβολικής ενέργειας. Η ενέργεια βρίσκεται αποθηκευμένη με τη μορφή ATP και καταναλώνεται προκειμένου ιόντα ή

μόρια να κινηθούν ενάντια στη διαφορά συγκέντρωσης ή τη διαφορά ηλεκτρικού δυναμικού. Στο λεπτό και στο παχύ έντερο, ο σημαντικότερος μηχανισμός ενεργητικής μεταφοράς είναι η αντλία ιόντων  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ . Αυτή η αντλία, που εντοπίζεται στη μεμβράνη της βάσης και των πλάγιων επιφανειών του κυττάρου, χρησιμοποιεί ενέργεια που αποδίδεται κατά την υδρόλυση ενός μορίου ATP ώστε να μεταφέρει τρία ιόντα νατρίου έξω από το κύτταρο, ανταλλάσσοντάς τα με δύο εισερχόμενα ιόντα καλίου. Πέρα από τα απορροφητικά κύτταρα του εντέρου, αυτός ο σημαντικός μηχανισμός μεταφοράς απαντά σε μια μεγάλη ποικιλία κυττάρων. Χάρη στην αντλία ιόντων  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  εξασφαλίζεται ότι (1) το εσωτερικό του κυττάρου έχει αρνητικό ηλεκτρικό δυναμικό σε σχέση με το περικυτταρικό υγρό και (2) η συγκέντρωση των ιόντων νατρίου στο εσωτερικό του κυττάρου διατηρείται σε χαμηλά επίπεδα (βλέπε Κεφάλαιο 1).

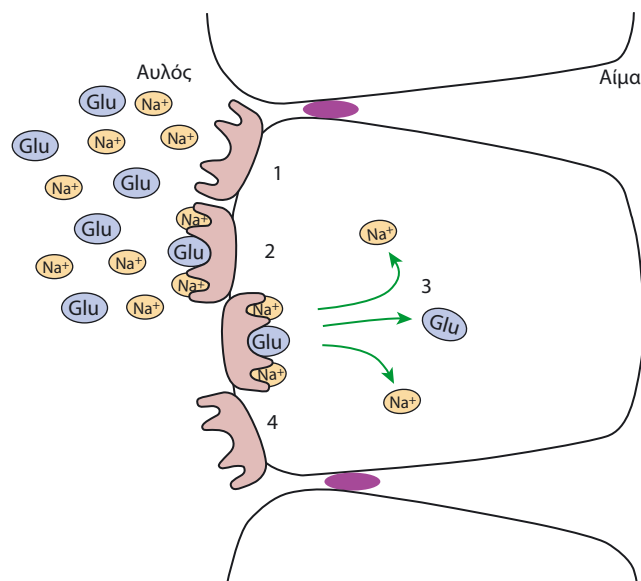
### Πηγή ενέργειας για τους δευτερογενείς και τριτογενείς μηχανισμούς ενεργητικής μεταφοράς είναι το ηλεκτροχημικό πρηνές των ιόντων νατρίου εκατέρωθεν της κυτταρικής μεμβράνης

Η ενέργεια που οφείλεται στο ηλεκτροχημικό πρηνές των ιόντων νατρίου ( $\text{Na}^+$ ) εκατέρωθεν της μεμβράνης του απορροφητικού κυττάρου, θα μπορούσε να παρομοιαστεί με την ενέργεια που διαθέτει ένας βράχος στην κορυφή ενός λόφου. Η δυναμική ενέργεια του βράχου οφείλεται στη βαρύτητα, ενώ η ενέργεια των εξωκυτταρικών ιόντων  $\text{Na}^+$  οφείλεται στις δυνάμεις διάχυσης. Οι μηχανισμοί μεταφοράς που εκμεταλλεύονται την ενέργεια που προσφέρει το πρηνές των ιόντων νατρίου αναφέρονται ως *δευτερογενής ενεργητική μεταφορά*. Σε αυτήν εμπλέκονται διάφορες πρωτεΐνες-μεταφορείς.

Ένας τύπος από αυτές, είναι οι *πρωτεΐνες συμμεταφοράς* (co-transport proteins). Χαρακτηριστικό μιας πρωτεΐνης συμμεταφοράς είναι ότι διαθέτει θέσεις πρόσδεσης για ένα ή περισσότερα ιόντα  $\text{Na}^+$ , καθώς και μία επιπλέον θέση πρόσδεσης για κάποιο άλλο, συγκεκριμένο, μόριο. Για παράδειγμα, η πρωτεΐνη συμμεταφοράς της γλυκόζης διαθέτει μία θέση πρόσδεσης για γλυκόζη και δύο θέσεις για ιόντα  $\text{Na}^+$ . Οι πρωτεΐνες συμμεταφοράς βρίσκονται στη μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας των απορροφητικών κυττάρων. Όταν οι θέσεις πρόσδεσης είναι ελεύθερες, είναι στραμμένες προς τον

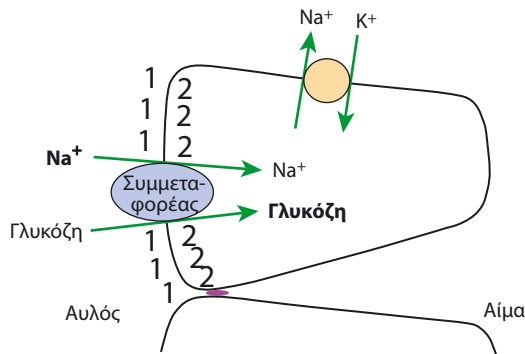
αυλό του εντέρου. Όταν όμως όλες οι θέσεις πρόσδεσης καταληφθούν, η διαμόρφωση του μορίου αλλάζει, με αποτέλεσμα τη μετατόπιση των θέσεων πρόσδεσης, μαζί με τα προσδεμένα μόρια, προς το εσωτερικό του κυττάρου. Όταν συμβεί αυτό, τα ιόντα  $\text{Na}^+$  και το συμμεταφερόμενο μόριο απελευθερώνονται στο ενδοκυτταρικό υγρό. Έτσι, τα ιόντα νατρίου και ένα ακόμη μόριο, στη συγκεκριμένη περίπτωση η γλυκόζη, μεταφέρονται διαμέσου της κορυφαίας μεμβράνης. Όταν τα μόρια-προσδέματα απελευθερωθούν, η πρωτεΐνη επανακτά την αρχική της διαμόρφωση και οι θέσεις πρόσδεσης επανέρχονται στην εξωτερική πλευρά της μεμβράνης της κορυφαίας επιφάνειας, έτοιμες να μεταφέρουν νέα μόρια (Εικόνα 30-12).

Ο μηχανισμός αυτός λειτουργεί όσο υπάρχει ηλεκτροχημικό πρηνές των ιόντων  $\text{Na}^+$ . Συνήθως, το πρηνές επαρκεί ώστε το συμμεταφερόμενο μόριο, όπως η γλυκόζη, να κινείται από μια περιοχή χαμηλότερης συγκέντρωσης σε μια περιοχή υψηλότερης συγκέντρωσης, όπως φαίνεται στις Εικόνες 30-13 και 30-14. Παρότι η μετακίνηση του μορίου ενάντια στη διαφορά συγκέντρωσης απαιτεί ενέργεια, ο μηχανισμός συμμεταφοράς του μορίου με ιόντα

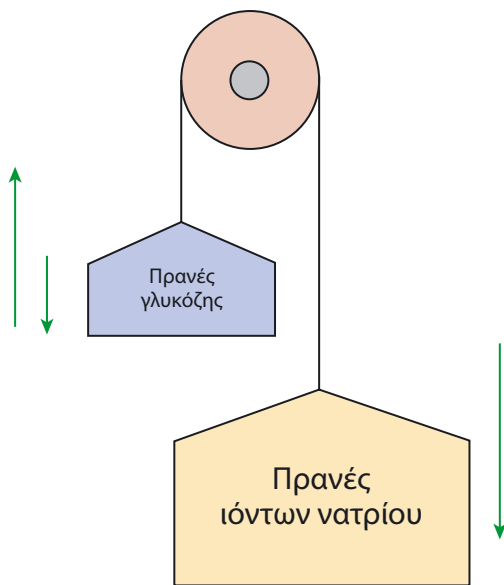


**ΕΙΚΟΝΑ 30-12** Η συμμεταφορά καθίσταται δυνατή χάρη στην αλλοστερική μεταβολή των πρωτεϊνών μεταφοράς που βρίσκονται στη μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας. Η πρωτεΐνη συμμεταφοράς διαθέτει δύο θέσεις πρόσδεσης για ιόντα νατρίου ( $\text{Na}^+$ ) και μία για γλυκόζη (glucose, Glu). Όταν καταλαμβάνονται όλες οι θέσεις πρόσδεσης, η πρωτεΐνη αλλάζει διαμόρφωση και τα τρία προσδέματα εισέρχονται στο κύτταρο. Το πρηνές που ευνοεί τη μετακίνηση του νατρίου διατηρείται με τη συνεχή λειτουργία της αντλίας ιόντων  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  (βλέπε Εικόνα 30-13).

νατρίου δεν καταναλώνει άμεσα μεταβολική ενέργεια. Η κατανάλωση είναι έμμεση και γίνεται από την αντλία ιόντων  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ , η οποία δαπανά άμεσα ενέργεια προκειμένου να αναπυχθεί και να διατηρηθεί το ηλεκτροχημικό πρηνές των ιόντων νατρίου. Αυτό αποτελεί τον ορισμό της δευτερογενούς



**ΕΙΚΟΝΑ 30-13** Η συμμεταφορά της γλυκόζης γίνεται ενάντια στη μη ευνοϊκή διαφορά συγκέντρωσης. Στο διάγραμμα φαίνεται ότι η μεγάλη διαφορά συγκέντρωσης των ιόντων νατρίου εκατέρωθεν της μεμβράνης της κορυφαίας επιφάνειας επιτρέπει τη μεταφορά της γλυκόζης ενάντια στη διαφορά της συγκέντρωσής της. Η διαφορά της συγκέντρωσης των ιόντων νατρίου που δημιουργείται με τη λειτουργία της αντλίας ιόντων  $\text{Na}^+, \text{K}^+$  παρέχει την ενέργεια που επιτρέπει τη συμμεταφορά.



**ΕΙΚΟΝΑ 30-14** Η σημασία της δευτερογενούς μεταφοράς. Η εξαιρετικά μεγάλη διαφορά συγκέντρωσης των ιόντων νατρίου μεταξύ ενδοκυτταρικού και εξωκυτταρικού υγρού μπορεί να παρομοιαστεί με τη βαρύτητα, μια δύναμη που επηρεάζει πολύ το περιβάλλον μας. Η διαφορά συγκέντρωσης των ιόντων νατρίου αποτελεί την κινητήριο δύναμη για τη μετακίνηση των περισσότερων ιόντων, της γλυκόζης και πολλών οργανικών μορίων διαμέσου του επιθηλίου του εντέρου.

ενεργητικής μεταφοράς, καθώς η γλυκόζη μεταφέρεται δευτερογενώς χάρη στην ενεργητική μεταφορά ιόντων νατρίου. Πέρα από τη γλυκόζη, πολλές οργανικές θρεπτικές ουσίες, όπως τα αμινοξέα, διάφορες βιταμίνες και τα χολικά οξέα απορροφώνται συμμεταφερόμενες με ιόντα νατρίου.

Εκτός από τη συμμεταφορά με νάτριο, υπάρχουν και άλλοι μηχανισμοί δευτερογενούς ενεργητικής μεταφοράς. Οι πρωτεΐνες που συμμετέχουν είναι γνωστές ως *αντιμεταφορείς* (exchangers) ή *ανταλλάκτες* (antiports). Οι αντιμεταφορείς συνήθως εμπλέκονται στη μεταφορά ιόντων και μοιάζουν με τις πρωτεΐνες συμμεταφοράς, καθώς διαθέτουν θέσεις πρόσδεσης για συγκεκριμένα ιόντα. Όμως, διαφέρουν από τους συμμεταφορείς, διότι στους αντιμεταφορείς οι δύο θέσεις πρόσδεσης των διαφορετικών προσδεμάτων βρίσκονται εκατέρωθεν της κυτταρικής μεμβράνης. Σημαντικό παράδειγμα αντιμεταφορέα είναι ο αντιμεταφορέας ιόντων νατρίου/υδρογόνου ( $\text{Na}^+/\text{H}^+$ ), που εντοπίζεται στην μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας. Η πρωτεΐνη αυτή διαθέτει μία θέση πρόσδεσης για το  $\text{Na}^+$  και μία άλλη για το  $\text{H}^+$ . Όταν οι θέσεις είναι ελεύθερες, η θέση πρόσδεσης του  $\text{Na}^+$  είναι στραμμένη προς τον αυλό του εντέρου ενώ η θέση πρόσδεσης του  $\text{H}^+$  είναι στραμμένη προς το εσωτερικό του απορροφητικού κυττάρου. Όταν και οι δύο καταληφθούν, η πρωτεΐνη αναστρέφεται, μεταφέροντας το  $\text{H}^+$  έξω από το κύτταρο και το  $\text{Na}^+$  μέσα σε αυτό, δικαιολογώντας τον όρο «ανταλλάκτης», καθώς το  $\text{H}^+$  ανταλλάσσεται με  $\text{Na}^+$ . Όπως ισχύει και για τη συμμεταφορά, η ανταλλαγή πραγματοποιείται χάρη στο ηλεκτροχημικό πρηνές των ιόντων  $\text{Na}^+$  εκατέρωθεν της κυτταρικής μεμβράνης.

Μια άλλη περίπτωση ενεργητικής μεταφοράς είναι η τριτογενής ενεργητική μεταφορά, η οποία επίσης επιτελείται από πρωτεΐνες μεταφοράς, χάρη στο ηλεκτροχημικό πρηνές που αναπτύσσεται λόγω δευτερογενών μηχανισμών ενεργητικής μεταφοράς. Το πιο χαρακτηριστικό παράδειγμα τριτογενούς ενεργητικής μεταφοράς είναι ο αντιμεταφορέας διττανθρακικών ιόντων και ιόντων χλωρίου ( $\text{HCO}_3^-/\text{Cl}^-$ ). Αυτός ο μηχανισμός λειτουργεί χάρη στο πρηνές που δημιουργεί ένας μηχανισμός δευτερογενούς ενεργητικής μεταφοράς, και συγκεκριμένα ο αντιμεταφορέας  $\text{Na}^+/\text{H}^+$ . Ο αντιμεταφορέας  $\text{HCO}_3^-/\text{Cl}^-$  θα μελετηθεί λεπτομερώς αργότερα, στη συζήτηση που αφορά την απορρόφηση. Στην ουσία, ο όρος «τριτογενής» χρησιμοποιείται διότι το σύστημα της αντλίας ιόντων

$\text{Na}^+, \text{K}^+$  (πρωτογενής μηχανισμός) δημιουργεί το πρηνές που κινεί τον αντιμεταφορέα  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  (δευτερογενής μηχανισμός), ο οποίος με τη σειρά του δημιουργεί το πρηνές που απαιτεί ο αντιμεταφορέας  $\text{Cl}^-/\text{HCO}_3^-$  (τριτογενής μηχανισμός).

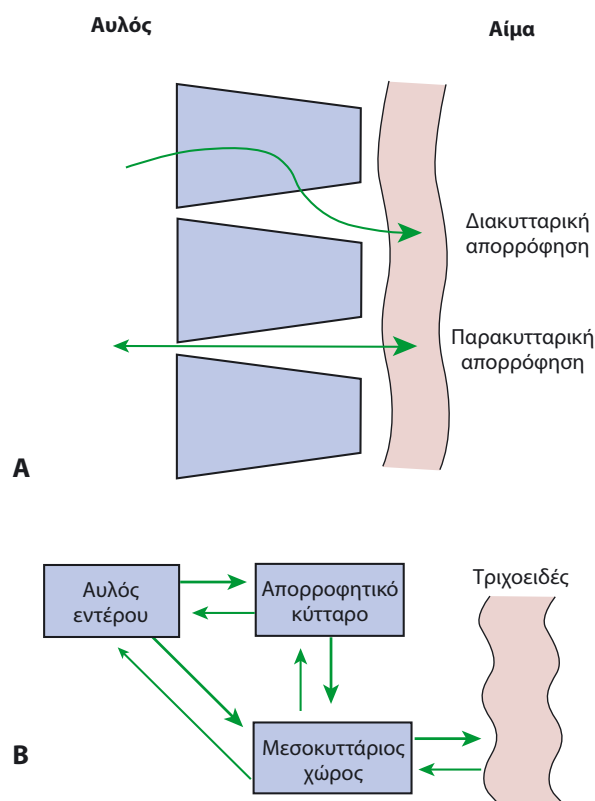
### Η παθητική μεταφορά ουσιών πραγματοποιείται είτε μέσω εξειδικευμένων διαύλων της κυτταρικής μεμβράνης, είτε απευθείας, μέσω των στενών συνδέσεων

Η παθητική διάχυση των ιόντων προς το εσωτερικό των κυττάρων γίνεται μέσω διαύλων, οι οποίοι είναι πρωτεϊνικής φύσης και αποτελούν δομικά συστατικά της κυτταρικής μεμβράνης. Η μετακίνηση των ιόντων μέσω διαύλων γίνεται εντελώς παθητικά, με αποκλειστικό κριτήριο την ηλεκτροχημική βαθμίδωση. Για το σκοπό αυτό δεν δαπανάται ενέργεια. Το κύτταρο μπορεί να ρυθμίσει τη μετακίνηση αυτών των ιόντων αποκλειστικά και μόνο ανοίγοντας ή κλείνοντας τους διαύλους (βλέπε Κεφάλαιο 1).

Στο εντερικό επιθήλιο, ένας δεύτερος τρόπος παθητικής κίνησης μορίων είναι διαμέσου των στενών συνδέσεων. Όπως έχει ήδη αναφερθεί, οι συνδέσεις αυτές (ιδιαίτερα στο δωδεκαδάκτυλο και στο πρόσθιο τμήμα της νήστιδας) δεν είναι απόλυτα στεγανές. Σε αυτά τα τμήματα του ΓΕ σωλήνα, οι στενές συνδέσεις επιτρέπουν την ελεύθερη μετακίνηση νερού και μικρών ανόργανων ιόντων, ανάλογα με την ωσμωτική πίεση και το ηλεκτροχημικό πρηνές. Η μετακίνηση μορίων διαμέσου των στενών συνδέσεων αναφέρεται ως *παρακυτταρική απορρόφηση* (paracellular absorption), σε αντιδιαστολή με την απορρόφηση διαμέσου της μεμβράνης της κορυφαίας επιφάνειας που αναφέρεται ως *διακυτταρική απορρόφηση* (transcellular absorption). Η αποτελεσματικότητα της απορρόφησης οφείλεται στο ότι οι δύο αυτοί τρόποι αλληλοσυμπληρώνονται (Εικόνα 30-15).

### Η πέψη στην κυτταρική μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων αποδίδει προϊόντα που απορροφώνται με συμμεταφορά με ιόντα νατρίου

Η γλυκόζη και η γαλακτόζη συμμεταφέρονται με ιόντα νατρίου από πρωτεΐνες που εντοπίζονται στη μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας, κοντά στα ένζυμα που εμπλέκονται στη φάση της πέψης στη



**ΕΙΚΟΝΑ 30-15** Η απορρόφηση γίνεται είτε διαμέσου της μεμβράνης της κορυφαίας επιφάνειας είτε παρακυτταρικά. **A:** Οι ουσίες απορροφώνται από τον εντερικό αυλό προς το τριχοειδές αγγείο είτε διαμέσου της μεμβράνης της κορυφαίας επιφάνειας (και του απορροφητικού κυττάρου) είτε παρακυτταρικά (διαμέσου των στενών συνδέσεων). **B:** Ο εντερικός αυλός, τα απορροφητικά κύτταρα και ο μεσοκυττάριος χώρος αποτελούν τρεις διακριτές δεξαμενές θρεπτικών ουσιών, όπου οι ουσίες απαντούν σε διαφορετικές συγκεντρώσεις. Παρατηρήστε ότι οι θρεπτικές ουσίες μετακινούνται μέσω του μεσοκυττάριου χώρου προς τα τριχοειδή αγγεία, αν και είναι δυνατή και η αντίστροφη πορεία (από το τριχοειδές αγγείο προς τον εντερικό αυλό), τουλάχιστον για ορισμένες ουσίες.

μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων. Αυτοί οι μονοσακχαρίτες παράγονται από την επίδραση ενζύμων σε πολυσακχαρίτες κατά τη φάση της πέψης στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων. Έτσι, η απόσταση που διανύουν μέχρι τις θέσεις πρόσδεσης ή μέχρι τις πρωτεΐνες συμμεταφοράς είναι πολύ μικρή. Όταν στις πρωτεΐνες συμμεταφοράς καταληφθούν οι θέσεις πρόσδεσης τόσο της γλυκόζης (ή της γαλακτόζης) όσο και των ιόντων νατρίου, ακολουθεί η απορρόφηση όπως έχει ήδη περιγραφεί.

Κατά τα αρχικά στάδια της πέψης ενός αμυλούχου γεύματος, η συγκέντρωση της γλυκόζης στη μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας είναι υψηλή

διότι το υπόστρωμα είναι άφθονο. Επίσης, τα ιόντα νατρίου είναι άμεσα διαθέσιμα διότι αποτελούν συστατικό των εκκρίσεων στο ΓΕ σωλήνα. Σε αυτό το στάδιο, η μετακίνηση της γλυκόζης και των ιόντων νατρίου προς το εσωτερικό των απορροφητικών κυττάρων ακολουθεί την υπάρχουσα διαφορά συγκέντρωσης. Καθώς η πέψη και η απορρόφηση συνεχίζονται, η συγκέντρωση της γλυκόζης κοντά στη μεμβράνη της κορυφαίας επιφάνειας μειώνεται και, προς το τελικό στάδιο αυτών των διεργασιών, είναι πια πολύ χαμηλή. Πλέον, η συγκέντρωση της γλυκόζης μέσα στο απορροφητικό κύτταρο ενδέχεται να είναι υψηλότερη από τη συγκέντρωσή της στον αυλό του εντέρου, κάτι που δεν ευνοεί την απορρόφησή της. Παρόλ' αυτά η γλυκόζη συνεχίζει να απορροφάται, διότι εξακολουθεί να υπάρχει η διαφορά της συγκέντρωσης των ιόντων νατρίου εκατέρωθεν της κορυφαίας μεμβράνης (βλέπε **Εικόνα 30-14**). Με αυτό τον τρόπο, η απορρόφηση της γλυκόζης είναι ιδιαίτερα αποτελεσματική και διαφεύγει ελάχιστη ελεύθερη γλυκόζη.

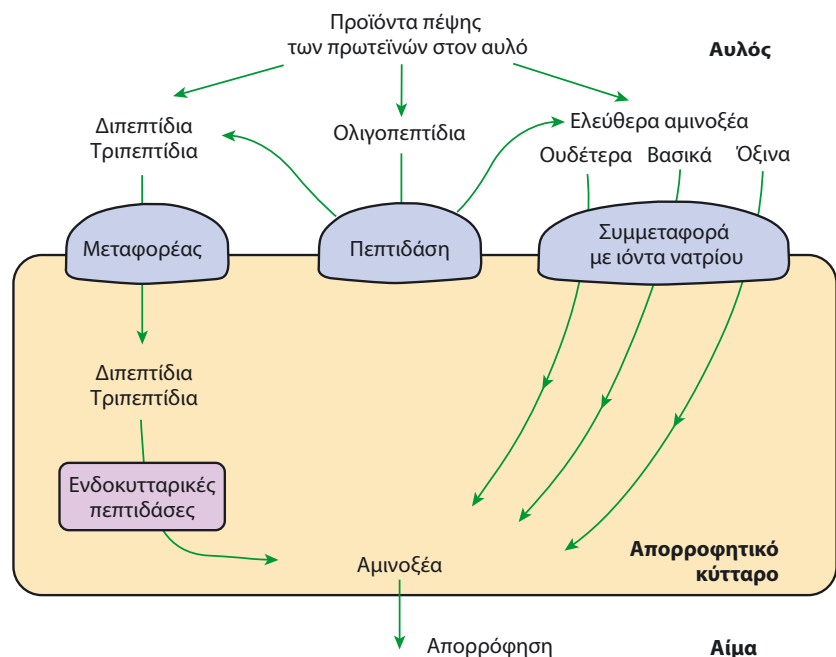
Για να ολοκληρωθεί η απορρόφηση των υδατανθράκων, πρέπει η γλυκόζη να μεταφερθεί διαμέσου της μεμβράνης της βάσης και των πλάγιων επιφανειών των απορροφητικών κυττάρων προς τα μεσοκυττάρια διαστήματα και από εκεί στα τριχοειδή αγγεία. Η γλυκόζη εξέρχεται από το απορροφητικό κύτταρο με *διευκολυνόμενη διάχυση*, η οποία προϋποθέτει μεν την ύπαρξη μιας πρωτεΐνης-μεταφορέα, όμως η κατεύθυνση της μετακίνησης καθορίζεται αποκλειστικά από τη διαφορά συγκέντρωσης

της ουσίας. Καθώς η συγκέντρωση της γλυκόζης στο εσωτερικό του απορροφητικού κυττάρου αυξάνεται λόγω της συμμεταφοράς ιόντων νατρίου και γλυκόζης από τον αυλό του εντέρου, η γλυκόζη διαχέεται προς τα μεσοκυττάρια διαστήματα και από εκεί, διαμέσου της βασικής μεμβράνης των τριχοειδών αγγείων, προς το αίμα.

Σε ό,τι αφορά την πέψη των πρωτεϊνών, τα προϊόντα της πέψης στη μεμβράνη των απορροφητικών κυττάρων απορροφώνται με τρόπο παρόμοιο με αυτόν των υδατανθράκων. Είναι βέβαιο ότι υπάρχουν συστήματα συμμεταφοράς των ελεύθερων αμινοξέων με ιόντα νατρίου, ενώ είναι πιθανό ότι αντίστοιχα συστήματα υπάρχουν τόσο για τα διπεπτιδία όσο και για τα τριπεπτιδία. Για την απορρόφηση των ελεύθερων αμινοξέων είναι απαραίτητες τουλάχιστον τρεις πρωτεΐνες συμμεταφορές. Σε ό,τι αφορά τα διπεπτιδία και τα τριπεπτιδία, είναι πιθανό ότι η μετακίνησή τους γίνεται με συμμεταφορά με ιόντα νατρίου, όμως αυτό δεν έχει ακόμη επιβεβαιωθεί απόλυτα (**Εικόνα 30-16**).

## Η ΑΠΟΡΡΟΦΗΣΗ ΤΟΥ ΝΕΡΟΥ ΚΑΙ ΤΩΝ ΗΛΕΚΤΡΟΛΥΤΩΝ

Για τη διατήρηση της ζωής, η πρόσβαση σε νερό και ηλεκτρολύτες (κυρίως νάτριο, κάλιο, χλώριο και διττανθρακικά ιόντα) αποτελεί υψηλή προτεραιότητα. Ο ΓΕ σωλήνας παίζει ιδιαίτερο ρόλο σε αυτό, όχι μόνο γιατί αποτελεί την πύλη εισόδου των ουσιών που πρέπει να αναπληρωθούν, αλλά και διότι το νερό και οι ηλεκτρολύτες που περιέχονται



**ΕΙΚΟΝΑ 30-16** Υπάρχουν τουλάχιστον τρεις διαφορετικές πρωτεΐνες συμμεταφορές με ιόντα νατρίου για την απορρόφηση των ουδέτερων, βασικών και όξινων αμινοξέων, αντίστοιχα. Είναι πιθανό ότι ένας μηχανισμός συμμεταφοράς εμπλέκεται και στην απορρόφηση των διπεπτιδίων και τριπεπτιδίων, όμως αυτό δεν είναι επιβεβαιωμένο.