

BLOCO 3 – ATIVIDADE 2

EVOLUÇÃO DO SISTEMA DIGESTÓRIO

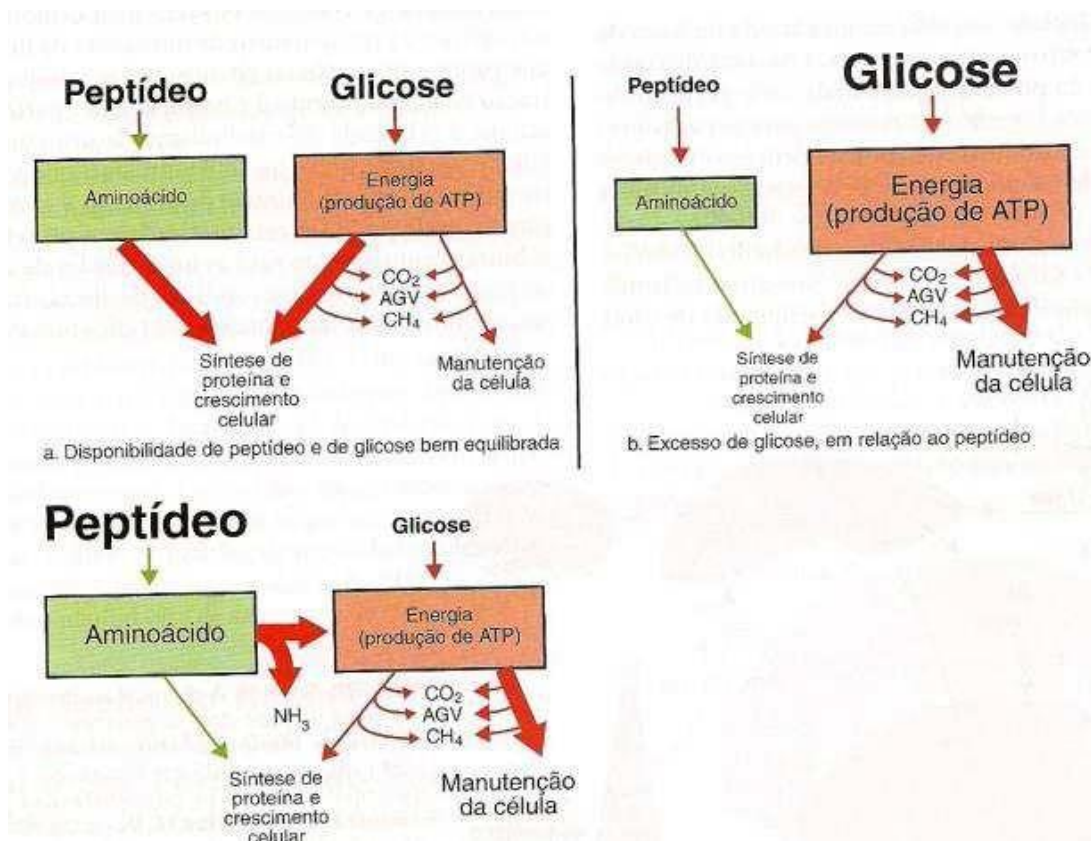
Autoria: Cândido Celso Coimbra, Instituto de Ciências Biológicas, UFMG

A atividade consiste em achar a melhor maneira de ilustrar o texto abaixo

As ilustrações presentes são apenas exemplos para que vocês tenham uma referência para sugerir inovações.

1. **Discuta com os componentes do seu grupo a respeito e proponham ilustrações para serem adicionadas nos locais das chamadas das respectivas figuras.**
2. **Respondam as perguntas no final do texto.**
3. **As soluções encontradas pelos grupos serão discutidas em sala de aula.**

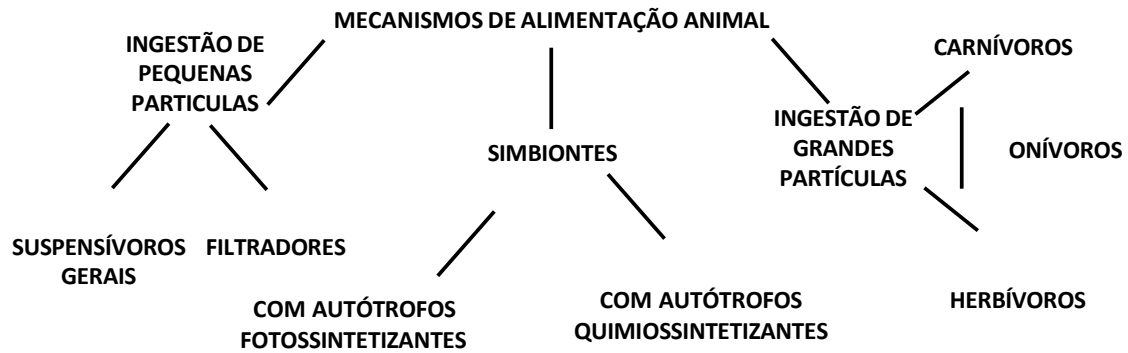
Os animais alimentam para obtenção de energia para sua própria manutenção, crescimento e reprodução. O seu sucesso na natureza depende de uma dieta balanceada que contenha proteína, carboidratos e lipídios (**Figura 1**).



A natureza física dos alimentos determina o tipo de aparelho digestivo necessário para a sua aquisição. Há uma grande variedade de itens alimentares disponíveis para os animais, tais como microrganismos, fungos, plantas e outros animais vivos, mortos ou em decomposição. É importante, pelo menos rapidamente, examinar a diversidade de padrões alimentares utilizados pelos animais para adquirem sua alimentação, isto porque há uma relação estreita entre a natureza do alimento e a função do trato digestivo. Sua classificação não pode ser feita efetivamente apenas com base taxonômica porque o

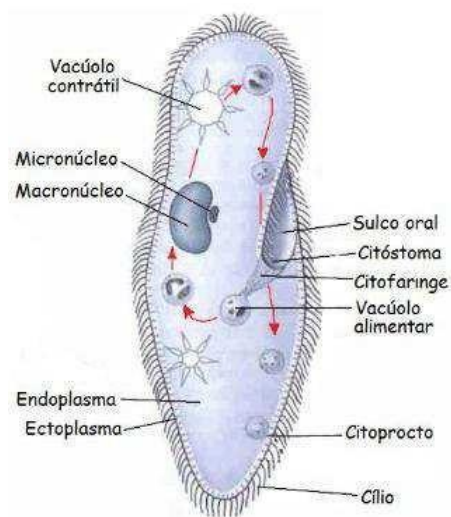
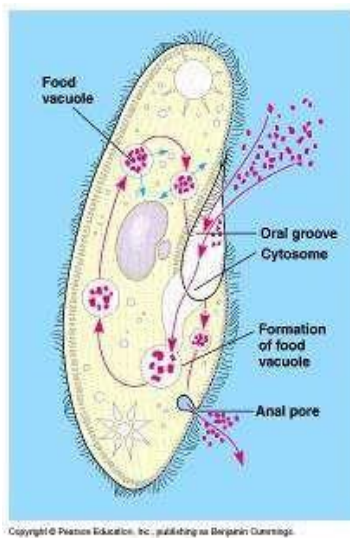
método de alimentação depende mais do tamanho e da natureza do alimento do que de sua taxonomia ou de seu nível de organização (Figura 2).

Figura 2: Classificação geral dos mecanismos de alimentação animal:



Por que um trato gastrointestinal?

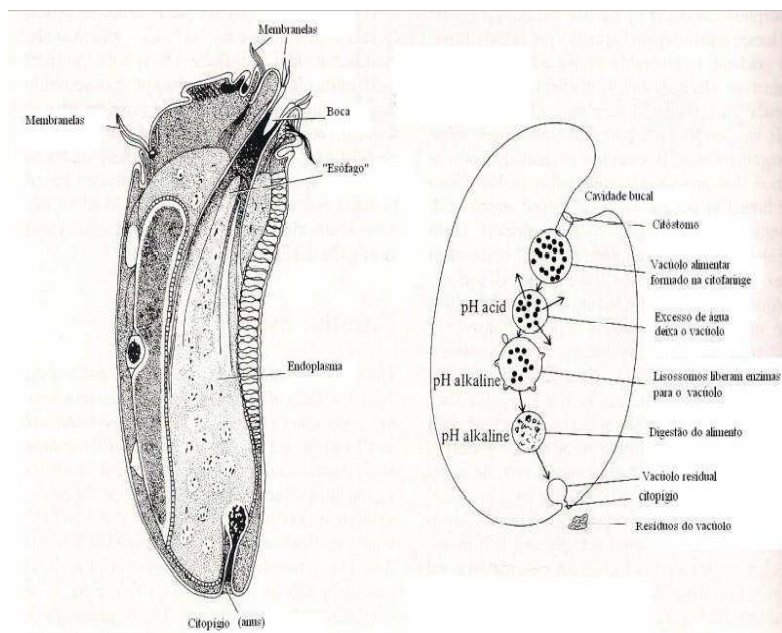
Antes de examinar as estruturas e funções do trato gastrointestinal dos animais, nós primeiro deveríamos refletir sobre a questão fundamental do porquê do desenvolvimento de um trato gastrointestinal e sua evolução para um sistema altamente especializado. Os diferentes tipos de trato gastrointestinal basicamente permitem uma digestão extracelular eficiente. Animais unicelulares mais primitivos absorvem partículas grandes de alimento por fagocitose para em seguida as digerir dentro de vacúolos intracelulares. Mesmo os animais mais primitivos como as esponjas dependem da **digestão intracelular** (Figura 3A)



A principal vantagem da digestão intracelular é facilidade de prover um meio intracelular adequado para digestão; isto é, o pH adequado e a manutenção das enzimas digestivas podem ser feitos mais facilmente em um vacúolo pequeno do que em um canal digestivo ou no meio externo. Entretanto, três grandes desvantagens da **digestão intracelular** podem ser mencionadas:

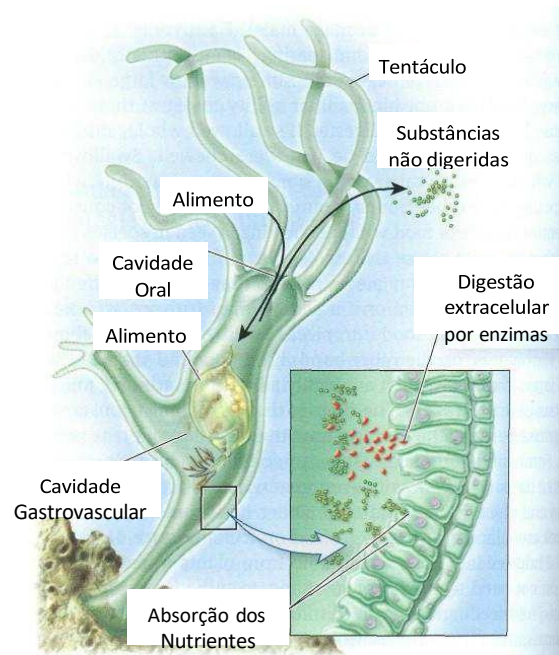
1. A ingestão intracelular limita o tamanho da presa;
2. Há ausência de capacidade digestiva especializada;
3. Torna-se difícil de separar espacialmente os diferentes processos digestivos. Apenas partículas de alimentos pequenas o bastante para serem fagocitadas podem ser digeridas intracelularmente.

A **digestão intracelular** requer que cada célula contenha as enzimas digestivas e estruturas especializadas para a sua digestão. Uma parte da célula deveria ser dedicada à digestão do que a uma função mais especializada, por exemplo, células musculares e neurônios deveriam ter capacidade de digestão de partículas de alimento para obter seus nutrientes. A digestão intracelular limita a capacidade para separação espacial dos diferentes processos digestivos, por exemplo, a digestão ácida inicial seguida de digestão alcalina. Entretanto, há uma certa organização espacial da passagem dos vacúolos digestivos através da célula que promove uma certa capacidade espacial de variação das condições digestivas (**Figura 3B**).

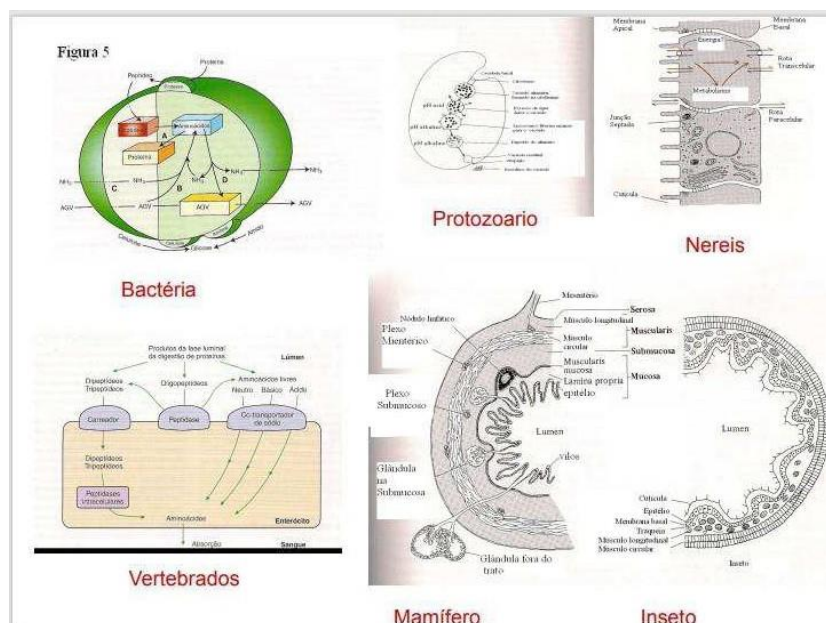


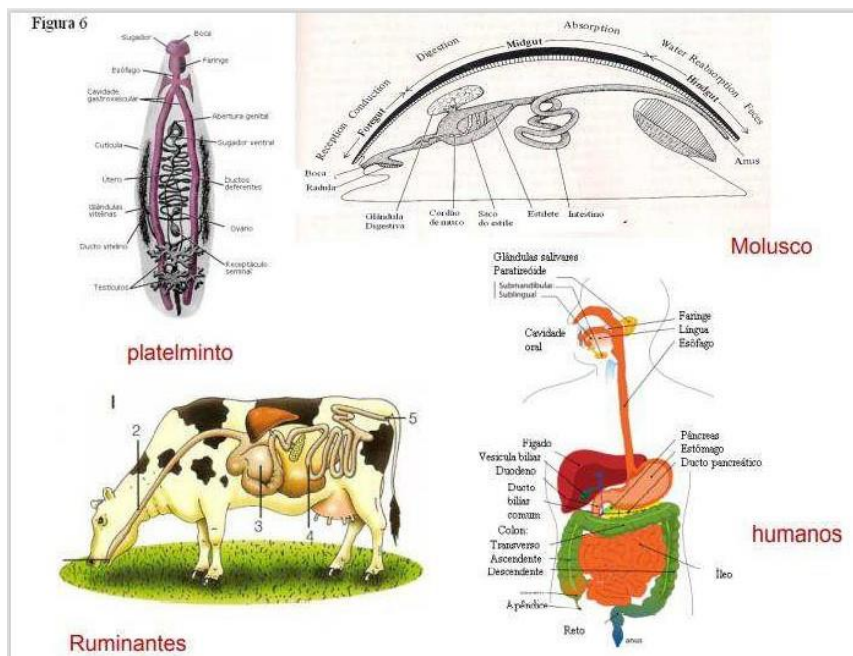
Digestão extracelular em tubo digestivo permite aos animais de se alimentarem de pedaços grandes de plantas ou de outros animais. A digestão extracelular de alimento em subunidades químicas permite a especialização completa da função celular, apesar de cada célula precisar reter ainda a capacidade de absorver os nutrientes básicos do fluido corporal extracelular. Em ambientes aquáticos isto pode ser feito pela parede externa do animal (**Figura 4**)

Figura 4



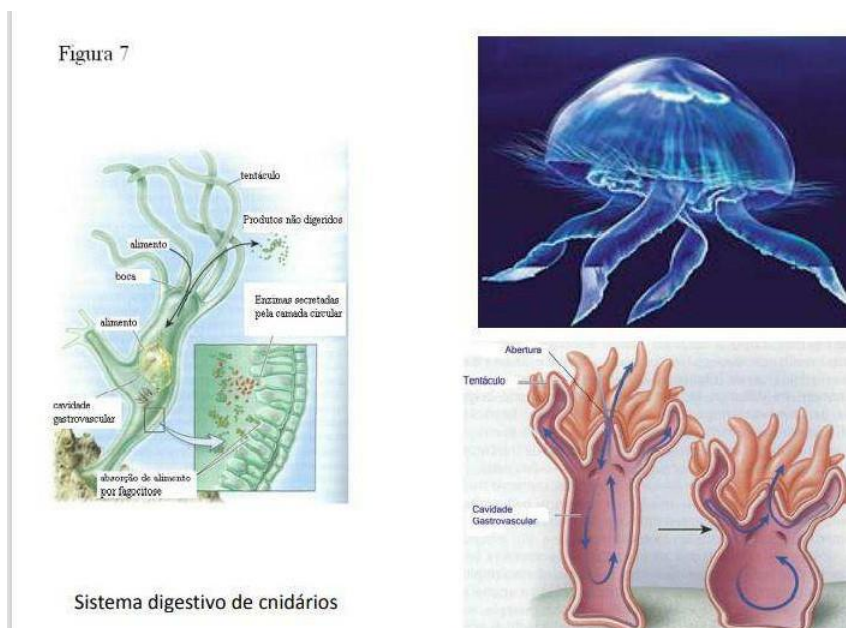
A presença de trato gastrointestinal permite que os processos digestivos possam ser separados tanto espacialmente quanto temporalmente. Por exemplo, a digestão inicial de proteínas pode ocorrer em uma região diferente do trato digestivo da digestão alcalina ou neutra subsequente de carboidratos e lipídios. Associado a esta organização espacial estaria a vantagem de uma segunda abertura do trato gastrointestinal, o ânus, que permite uma direção única para o fluxo da dieta da boca em direção ao canal anal. Independente do grau de evolução e especialização dos sistemas digestivos, eles guardam uma semelhança entre si, isto é, desde a digestão externa mais simples apresentada pela bactéria as mais complexas dos animais superiores como insetos e mamíferos. **(Figuras 5 e 6)**

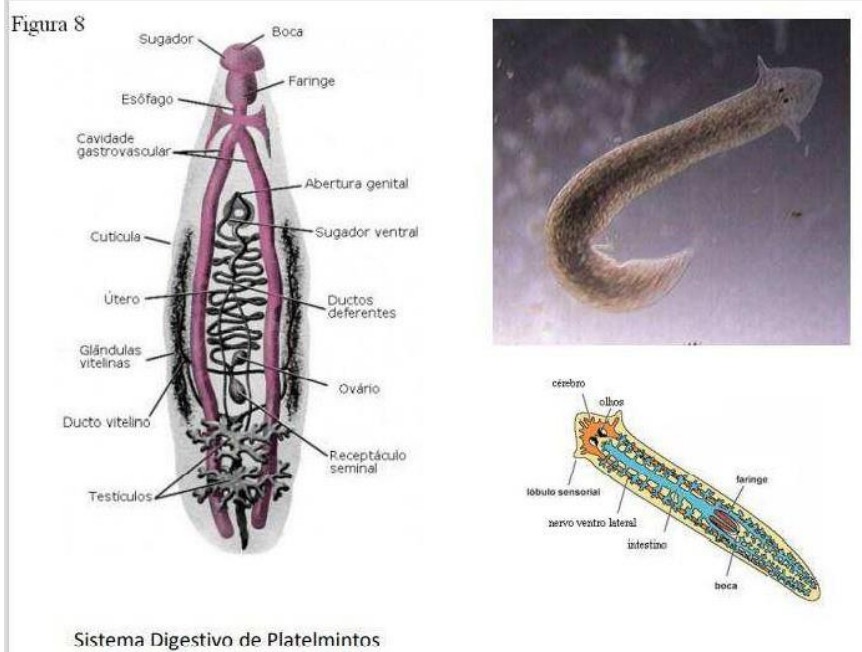




Regiões do trato gastrointestinal

Um trato gastrointestinal simples permite uma digestão extracelular completa das partículas de alimento ingeridas. Inevitavelmente leva a especialização progressiva de porções do tubo digestivo para funções diferentes e a evolução em direção aos aparelhos mais complexos em vertebrados e mamíferos (Figura 6). O tubo digestivo mais simples é uma bolsa com apenas uma abertura, a boca pela qual o alimento é ingerido e as fezes são também excretadas, por exemplo, o sistema digestivo da planária. Há pouca especialização nas partes deste sistema gastrointestinal (exceto pela boca e faringe para captura e ingestão) porque todas as regiões precisam executar a mesma função e suprir os tecidos próximos com nutrientes (Figuras 6, 7 e 8).





O aparecimento do tubo digestivo com o fluxo em apenas a uma direção (da boca para o ânus) promoveu especialização regional. As diferentes regiões podem ser analisadas não apenas do ponto de vista da estrutura mas, também, da sua função. O tubo gastrointestinal pode ser geralmente dividido em **proximal**, especializado para recepção do alimento (captura da presa, mastigação e salivação), condução e armazenamento do alimento; a **parte medial**, que é especializada para estocagem e digestão mecânica, química e enzimática e absorção dos nutrientes; a **parte distal**, que é especializada para absorção de água e íons e a formação e estocagem de fezes. (Figura 6) A fisiologia do sistema digestivo está relacionada a todos os tecidos que contribuem para quebra física e química dos alimentos: o sistema sensorial utilizado para localizar os alimentos, as estruturas físicas que mecanicamente quebram os alimentos e os processos químicos que quebram os alimentos de forma que eles possam ser transportados e metabolizados e transformados em outras moléculas.

Digestão

Os animais usam combinações de processos mecânicos e sensoriais para adquirir e ingerir alimentos. A visão e o olfato são importantes para as estratégias alimentares na maioria dos vertebrados. Uma vez adquirido, o alimento é submetido ao processo de digestão. Frequentemente, a ingestão inicia com a destruição mecânica, no **trato digestivo proximal**, seguida pelo processamento químico do material ingerido, que é necessário para a absorção. O material não digerido é expelido pelo animal. O trato gastrointestinal é extraordinário em sua complexidade. Ele é composto por vários tipos celulares: células absorptivas que captam os nutrientes, glândulas que secretam conjuntos de substâncias químicas (muco, ácido, íons e enzimas), músculos que controlam a forma e a motilidade do trato gastrointestinal e nervos que regulam a sua função. Após os nutrientes serem quebrados no lúmen, eles são absorvidos pelas células. Os alimentos não digeridos são expelidos do corpo pelo processo de excreção.

Natureza e a aquisição dos nutrientes

Os nutrientes são moléculas externas que permitem um animal construir e manter as células.

Encontrando e consumindo alimentos

São várias as estratégias dietéticas utilizadas pelos animais: **carnívoros**, **herbívoros** e **onívoros** - cada uma com as suas vantagens e desvantagens. A fisiologia da digestão está marcada pela natureza física e química da dieta. Para encontrar alimentos que satisfaça suas necessidades dietéticas, os animais usam sistemas

neurossensoriais. Algumas estratégias alimentares, como a filtração, dependem de encontros ao acaso. Contudo, a maioria dos animais busca ativamente e com frequência persegue seu alimento. Uma vez encontrado o alimento deve ser ingerido para iniciar o processo de digestão.

As estruturas alimentares são compatíveis com a dieta

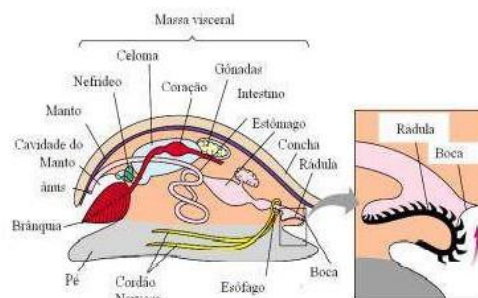
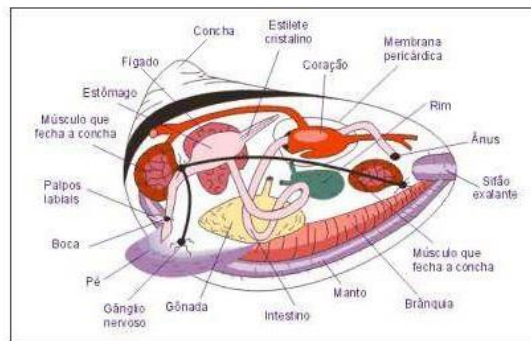
A maioria dos animais tem alguma parte da boca especializada para ajudar na alimentação. A boca pode ser revestida por estruturas rígidas que agarram ou cortam o alimento. Algumas estruturas que se estendem podem projetar da boca para manipular, desmanchar ou sugar o alimento. Embora possamos normalmente identificar estas estruturas como mandíbulas e línguas, elas são extraordinariamente diversas em estruturas e desenvolvimento.

Sistema Digestivo

A história evolutiva do sistema digestivo é marcada pela crescente especialização anatômica e funcional. Os primeiros invertebrados que surgiram na escala evolutiva possuem sacos digestivos simples por onde o alimento entra e sai através de uma única abertura, formando um intestino com duas vias, como os sacos gastrovasculares cegos de cnidários (Figuras 7). O surgimento dessas estruturas foi um passo evolutivo importante, pois permitiu que o animal isolasse o alimento em um ambiente controlado e bombeasse esse alimento com enzimas que o degradam até atingir a forma que pode ser assimilada. Os platelmintos (Figura 8) também têm um intestino de duas vias, que pode ser de saco simples, como em pequenos platelmintos, ou como visto em grandes platelmintos, um saco mais complexo com múltiplas ramificações laterais conhecidas como divertículos. A digestão inicia no lúmen dos sacos, quando as proteases são secretadas pelas paredes dos sacos. Uma vez que o alimento é quebrado em partículas menores, as células que formam o revestimento do intestino fagocitam as partículas. A digestão continua dentro das células em vesículas ácidas que se tornam básicas após aproximadamente 8-10 h. As que revestem os sacos digestivos têm diferenças sutis nas funções digestivas, absorptivas e secretoras, permitindo esses animais criarem regiões com processos digestivos especializados, o que aumenta a eficiência da digestão.

Com a evolução do intestino de apenas uma via para duas vias, já observado em moluscos (Figura 9), os animais se tornaram mais capacitados para criarem regiões especializadas.

Figura 9



A natureza dessas regiões varia amplamente entre os animais. Nossa descrição das regiões intestinais tem como base a terminologia descrita para mamíferos (Figura 6). A boca abre para dentro da região **proximal** do trato gastrointestinal, chamada de faringe ou esôfago. Esta região superior normalmente participa da degradação mecânica dos alimentos. Segue-se o estômago ou região gástrica; na maioria dos animais este é um compartimento ácido. O intestino proximal (intestino delgado) neutraliza as soluções ácidas liberadas pelo estômago e é responsável pela maior parte da digestão e absorção dos nutrientes. O intestino delgado também recebe secreções exócrinas das glândulas digestivas: fígado e pâncreas, na maioria dos vertebrados. O intestino inferior ou distal (intestino grosso) é responsável pela recuperação de água e sais. Finalmente, o material não digerido é eliminado pelo ânus. A maioria das espécies tem câmaras laterais que se ramificam para fora do trato gastrointestinal. Pode ser uma única câmara ou múltiplas que são chamadas de ceco. As válvulas musculares (esfíncteres) regulam a passagem através dos diferentes compartimentos. Sobrepostas à variação evolutiva na estrutura do intestino estão as modificações que ocorrem em resposta à história de vida e à dieta. A dieta dos mamíferos muda conforme ocorre a transição no desenvolvimento: dos nutrientes no sangue materno adquiridos através da placenta, depois passa a depender da secreção das glândulas mamárias e só então ocorre a mudança para os alimentos sólidos. As transições do desenvolvimento na digestão são, talvez, mais extremas em insetos (Figuras 10,11,12) onde a dieta das larvas é quase sempre completamente diferente da dieta do adulto. Por exemplo, muitas larvas de lepidópteros (lagartas) comem as folhas das plantas, e os animais adultos (borboletas e mariposas) se alimentam do néctar. Várias larvas de dípteros são completamente aquáticas (figura 10), alimentando-se de bactérias que vivem na superfície de águas paradas (mosquitos) ou no sedimento (chironomídeos). Os adultos são completamente terrestres, alimentando-se de sangue de vertebrados, de rãs a mamíferos, ao passo que machos se alimentam do néctar das flores.

Figura 10



Figura 11

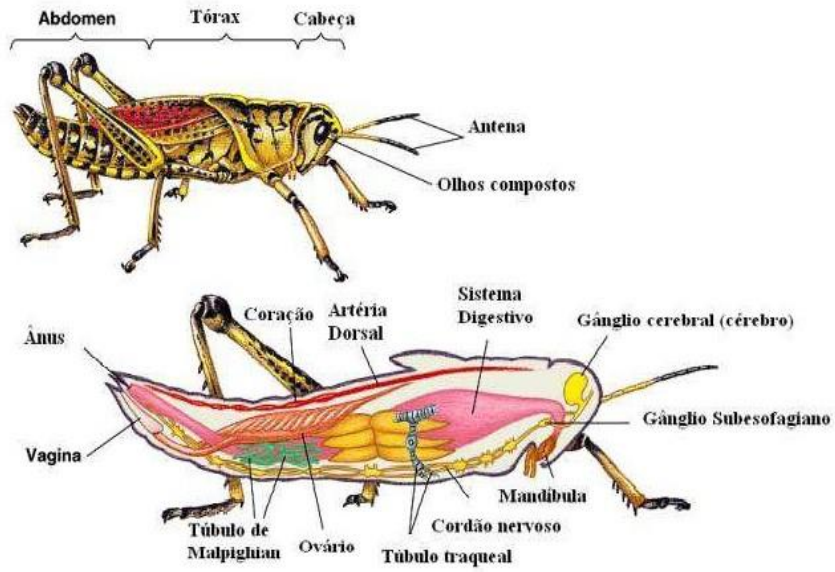
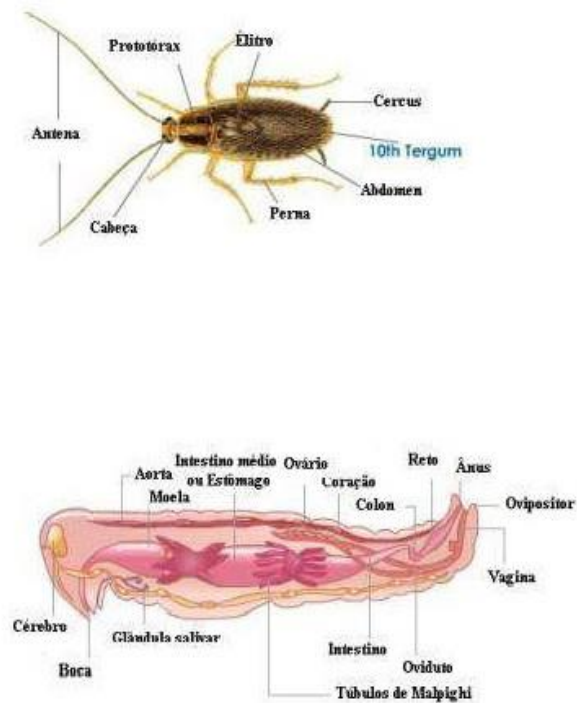


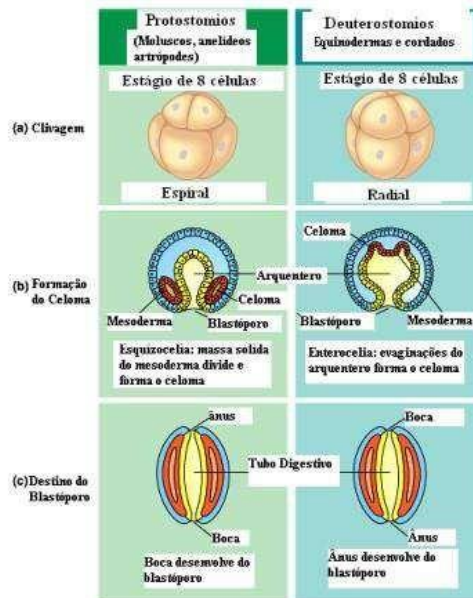
Figura 12



A complexidade intestinal está ligada ao aparecimento do celoma

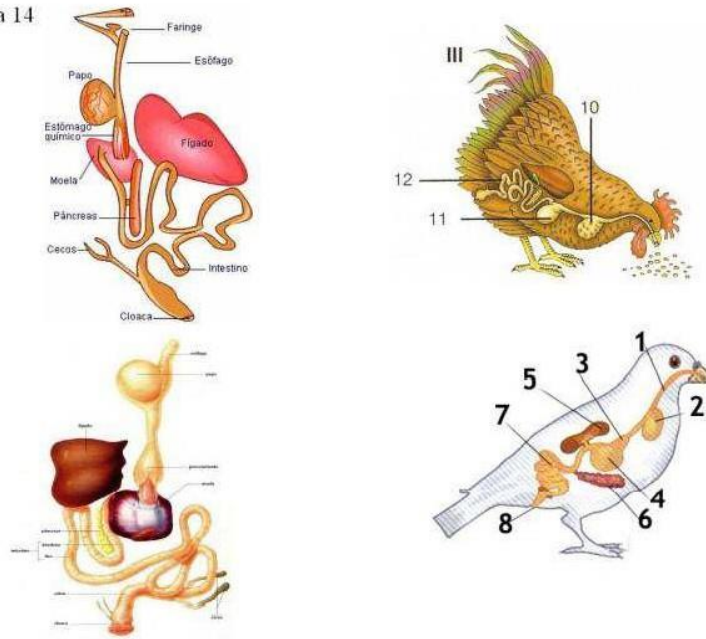
A origem evolutiva e o desenvolvimento do intestino de uma via estão intimamente relacionados ao aparecimento do celoma – uma cavidade interna que surge no embrião em desenvolvimento (Figura 13). O espaço entre o trato gastrointestinal e a parede corporal, conhecido como cavidade peritoneal, é uma parte do celoma dos vertebrados.

Figura 13



Os animais menos diferenciados – **cnidários e esponjas** – não têm celomas; seus intestinos são construídos a partir de duas camadas de células germinativas que formam tecidos sólidos sem compartimentos internos. Animais mais diferenciados possuem três camadas de células germinativas – endoderme, mesoderme e ectoderme. Nemertíneos e platelmintos permanecem relativamente simples, pois as três camadas de células germinativas unem-se durante o desenvolvimento e nenhum celoma é formado. No desenvolvimento de rotíferos e nematóides, uma abertura aparece entre a endoderme e o mesoderme. O aparecimento do celoma foi importante no processo da evolução da fisiologia do digestivo porque permitiu grande especialização dos órgãos internos. O celoma surge no início do desenvolvimento embrionário. Durante as primeiras gastrulações, uma região da blástula (uma bola oca de células) migra para dentro, provocando primeiro uma depressão e, então, uma fossa chamada de blastôporo. Em animais chamados de protostômicos (primeiro a boca), o blastôporo transforma em boca e o ânus forma-se em um local distante. Artrópodes, anelídeos e moluscos são todos protostômios. Nos deuterostômios (segundo a boca), o ânus é formado pelo blastôporo e a boca é formada secundariamente. Os deuterostômios incluem os cordados, os hemicordados e os equinodermos. O celoma é originado por duas diferentes vias, em protostômios se forma a partir da abertura da mesoderme (esquizocelomados), e o celoma dos deuterostômios se forma a partir das camadas da mesoderme que ficam no lado de fora do intestino (enterocelomados). Contudo, o celoma dos cordados (que são deuterostômios) é formado pelo processo da esquizocelia que é característico dos protostômios. **(Figura 13)** O intestino embrionário é derivado da endoderme e dividido em três regiões: intestino anterior, médio e posterior. Nas galinhas **(Figura 14)**, o intestino desenvolve-se nestas três regiões dentro de quatro dias após a fertilização. Estas regiões diferenciadas formam o trato gastrointestinal do embrião. A endoderme do intestino anterior dá origem ao esôfago, ao estômago e à região anterior do duodeno do intestino delgado. Ela também forma os brotos que se desenvolvem em pâncreas e fígado. A endoderme do intestino médio desenvolve na parte posterior do duodeno, no restante do intestino delgado (jejuno e íleo) e também no intestino grosso, incluindo ceco, apêndice e parte do cólon. A endoderme do intestino posterior desenvolve-se em cólon posterior e reto. As propriedades destas regiões continuam a mudar durante o desenvolvimento e após o ovo ser chocado, determinando a capacidade fisiológica para a dieta.

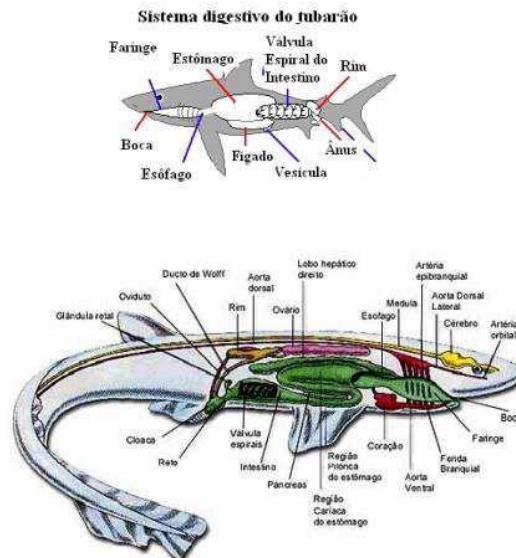
Figura 14



O sistema digestivo de animais complexos maximiza a área de superfície

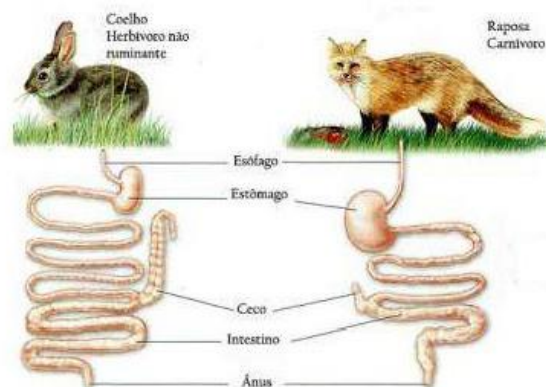
Em um animal menos diferenciado com um intestino de duas vias, a quebra das macromoléculas ocorre principalmente no interior das vesículas, dentro das células. Proteínas, carboidratos complexos e lipídios são hidrolisados, e os produtos finais – aminoácidos, monossacarídeos e ácidos graxos – são liberados diretamente dentro do citoplasma. Animais mais diferenciados realizam estas reações dentro do lúmen do trato digestivo. O produto final desta digestão extracelular deve então ser absorvido pelas células que revestem o intestino. Visto que estes passos requerem várias enzimas digestivas diferentes e transportadores de nutrientes, o processo pode ser lento. Animais complexos aumentam a eficiência do transporte desenvolvendo intestinos com áreas de superfícies muito grandes. Isto foi atingido de duas formas: aumentando o comprimento do intestino ou aumentando as ondulações da superfície. O comprimento total do trato gastrointestinal pode ser uma fração do comprimento do animal, se for um tubo reto simples, como o que ocorre nos agnatas. De outra forma, o trato gastrointestinal pode estar enrolado ao redor dele mesmo, permitindo que ele seja várias vezes maior do que o próprio animal. Algumas espécies aumentam o tempo de passagem (retenção) usando os canais internos. Por exemplo, o intestino reto do tubarão (Figura 15) possui uma rede membranosa interna, chamada de valva espiral, que aumenta o comprimento funcional do intestino.

Figura 15



O comprimento relativo do intestino reflete a capacidade da digestão da dieta. Animais com dieta de difícil digestão frequentemente apresentam intestinos mais longos para aumentar a eficiência digestiva. Por exemplo, os carnívoros tendem a ter um intestino mais curto que os herbívoros, porque o seu alimento é mais facilmente digerível. (Figura 16)

Figura 16



Compartimentos especializados aumentam a eficiência da digestão

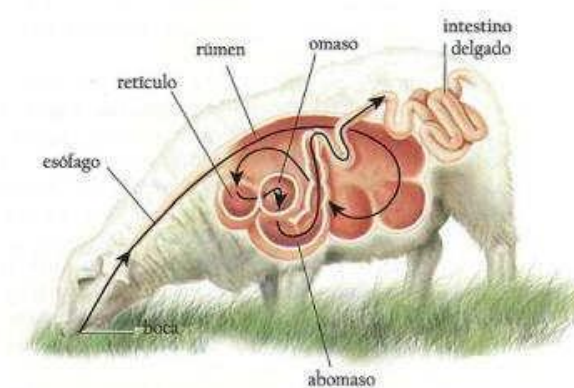
A eficiência da digestão depende da habilidade do animal em criar regiões de especialização funcional. Especializações regionais são mais desenvolvidas em animais com intestino de uma via. Em vários casos, válvulas musculares, chamadas de esfíncteres, controlam a passagem de alimento de um compartimento para o próximo. Propriedades regionais são criadas e mantidas por tipos celulares específicos.

Várias espécies possuem câmaras extras ou regiões modificadas ao longo do trato gastrointestinal. Aves e peixes ósseos possuem um ceco que se ramifica a partir do trato gastrointestinal e contém

bactérias que ajudam na digestão. O trato gastrointestinal dos pássaros é mais complexo do que o de outros vertebrados (Figura 14). O papo é uma bolsa estendida do estômago que permite a ave estocar parcialmente alimento digerido.

Várias espécies de mamíferos possuem modificações elaboradas do trato gastrointestinal que melhoram a digestão do material vegetal. Ruminantes (vacas, cervos, girafas, cabras e ovelhas) possuem um estômago modificado (digástrico) que permite a digestão mais efetiva de plantas. O estômago dos ruminantes é composto por quatro câmaras, divididas em dois grupos funcionais (Figura 17).

Figura 17



As plantas passam através do esôfago para dentro do primeiro par de compartimentos: rumem e o retículo. Estas regiões interconectadas são os locais para o desenvolvimento das bactérias fermentadoras que digerem celulose e produzem ácidos graxos voláteis e gases, como o dióxido de carbono e metano. O animal pode regurgitar o alimento do rumem de volta para a boca, onde novamente remastiga o alimento parcialmente degradado (ruminação) que é novamente ingerido. O abomaso serve como um estômago glandular secretando enzimas digestivas. Assim como os ruminantes, os tilópodes (camelos e lhamas) possuem um estômago digástrico, embora estes animais não apresentem omaso. Vários outros grupos de mamíferos pastadores possuem câmaras de fermentação que ramificam-se do intestino posterior embrionário e são menos eficientes.

Sistema Digestivo

Quatro tipos diferentes de sistema digestivo serão abordados para ilustrar as diferentes espécies. O sistema digestivo incompleto de uma bactéria e do protozoário ciliados serão descritos como um exemplo de um sistema digestivo simples de digestão externa e de digestão intracelular (Figura 5). O sistema digestivo completo (i.e. estômago tubular com boca e ânus) dos invertebrados multicelulares, moluscos bivalves e insetos, serão descritos Rapidamente (Figuras 9,10,11,12). Então, os sistemas digestivos de vertebrados (com ênfase em mamíferos) serão descritos com maiores detalhes e usados para ilustrar os mecanismos responsáveis pelo controle dos processos de digestão.

Protozoários

Os protozoários podem ser autotróficos (fotossintéticos), saprozóicos (comedores de detritos), ou heterotróficos (ingerem partículas de alimento). Há vários paralelos entre a alimentação e a digestão pelos ciliados (Figuras 3 e 5) e entre estes processos nos animais multicelulares. O alimento é dirigido pela ação dos cílios para dentro do citostomo ou “boca”, que se abre da citofaringe. A membrana

celular da citofaringe se alarga e engolfa os vacúolos contendo o alimento. O vacúolo contendo alimento começa a se movimentar em direção ao citoplasma. É removido o excesso de água do vacúolo, o conteúdo é acidificado e em seguida tornado alcalino, e as enzimas digestivas são adicionadas pelos lisossomas. As partículas de alimento são digeridas no vacúolo, os nutrientes absorvidos para o citoplasma e, em seguida, os produtos não digeridos são excretados via o citopígeo ou “ânus”. (Figuras 3 e 5) Muitos protozoários se alimentam de pequenas partículas de alimento ou de outros micro-organismos como bactérias.

Moluscos bivalve (Figuras 6 e 9)

Os lamelibrânquios, um tipo comum de molusco, se alimentam de suspensão e ingere pequenas partículas. Sua estratégia digestiva é única porque ambas digestão intracelular e digestão extracelular são importantes. O trato digestivo tem um pequeno esôfago que se abre no estômago, intestino médio, intestino posterior e reto. O estômago contém um estilete cristalino, uma concha gástrica e uma região diverticular ciliada. Os divertículos digestivos do estômago são sacos cegos que têm um papel absorptivo de digestão intracelular. O estômago médio, posterior e reto tem um papel na digestão extracelular e na absorção. O alimento é dirigido ao estômago e mecanicamente reduzido a pequenas partículas pela ação rotacional do estilete cristalino e submetidos à ação enzimática extracelular. Além disto, pequenas esferas de fragmentação são liberadas pelos divertículos contribuem para o baixo pH e digestão enzimática extracelular. À medida que pequenas partículas são produzidas elas passam para os divertículos digestivos para a digestão intracelular.

Insetos (Figuras 10, 11 e 12)

Aparelho digestivo dos insetos

Tubo que percorre o corpo no sentido longitudinal desde a boca até o ânus. -Tipo de alimento: qualquer substância orgânica (sangue, vegetais etc.) - Nos cupins e baratas a digestão é ajudada por simbioses. **Estrutura geral** -Estomodéu -Mesêntero - Proctodéu **Estomodeu:** Formado por faringe, esôfago, papo ou inglúvio, proventrículo ou moela e válvula cardíaca.

Papo: armazena momentaneamente o alimento realizando as primeiras transformações enzimáticas **Proventrículo:** apresenta dentes quitinosos nos insetos mastigadores. **Válvula cardíaca:** dobra circular que impede o retorno do alimento ao estomodéu. **Mesêntero:** Formado por ventrículo, cecos gástricos e válvula pilórica. **Ventrículo:** completa a digestão iniciada no estomodéu. Quase toda a assimilação ocorre no ventrículo. Secrete amilases, maltases, invertases, lipases e proteases. **Válvula Pilórica:** impede o retorno do alimento ao mesêntero. **Proctodeu:** Formado por piloro, íleo, cólon, reto e ânus. Presença de “glândulas retais” para absorção de água e nutrientes. **Anexos Digestivos:** - **Glândulas salivares:** localizadas na cabeça ou tórax, secretoras de saliva que é lançada na hipofaringe. - **Saliva:** umedece os alimentos, limpa os estiletos e nos hematófagos impede a coagulação sanguínea. - **Cecos gástricos:** divertículos em forma de bolsa em número de 2 a 8. Têm a função de manter simbioses e ampliar a área de secreção e absorção. - **Tubos de Malpighi:** principal órgão de excreção dos insetos. Retira da hemolinfa sais e resíduos nitrogenados na forma de ácido úrico. Ocorrem em número variável, normalmente múltiplo de dois.

A barata (Figura 12) é altamente bem sucedida e representativa dos insetos. Ela é onívora e se alimenta praticamente todo material orgânico. O alimento é primeiramente mastigado pelas mandíbulas, passa para boca e em seguida para o papo via esôfago. A saliva é adicionada ao alimento durante a mastigação para lubrificar para a passagem através do trato digestivo. A saliva contém amilase (que é ativada pelo Cl⁻ na saliva). A amilase salivar continua a quebrar o amido durante a permanência do alimento no papo. Outras enzimas (amilases, proteases e lípases) são secretadas pelo estômago e regurgitadas para dentro do papo; o pH do papo é ligeiramente ácido.

O alimento passa lentamente pela “moela” onde é mecanicamente reduzido. Partículas maiores são regurgitadas novamente para o papo e novamente trituradas antes de passarem para o estômago e

posteriormente ao ceco onde a digestão extracelular é completada. Alimentos não digeridos passam ao longo do estômago combinados com os resíduos secretados pelos tubos de Malpigue na junção, entre o estômago proximal e o distal, e levados até o reto. A reabsorção de água e íons no reto produz fezes sólidas que são liberadas através do ânus.

Vertebrados

O aparelho digestivo de vertebrados, como os dos invertebrados, é altamente especializado, em ambos os sentidos: estrutural e funcionalmente para a digestão de uma grande variedade de tipos de alimentos. Os componentes básicos do trato gastrointestinal incluem a boca, faringe, esôfago, estômago, intestino delgado, intestino grosso, reto e cloaca/ânus. A estrutura do estômago pode ser altamente modificada, dependendo da dieta. Ele é altamente modificado para fermentação em ruminantes e mamíferos pseudo-ruminantes. O intestino delgado parece ter sido o único e sítio de digestão e produção de enzimas em vertebrados primitivos, mas seu papel na digestão enzimática foi suplementado pelo estômago e pâncreas. A absorção é uma função primária do intestino delgado. Os vertebrados superiores têm o intestino delgado bastante longo aumentando a área de absorção. O ceco é muito mais largo e tem função de câmara de fermentação em animais com fermentação pós-gástrica como os herbívoros não ruminantes. Há três sistemas de glândulas secretoras associados com trato digestivo de vertebrados:

1. As glândulas salivares;
2. O fígado, vesícula biliar e ductos;
3. O pâncreas e os ductos pancreáticos.

Adaptações do aparelho digestivo para absorção.

O sistema digestivo, como os outros órgãos do corpo, responde ao meio com adaptações, que são determinadas pela qualidade e a quantidade da ingestão da dieta. Há essencialmente três tipos de adaptações exibidas pelo sistema gastrointestinal:

1. Aumento da mucosa para facilitar a absorção; por exemplo, o aumento no tamanho do sistema gastrointestinal;
2. Mudanças nas características do transporte específico;
3. Aumento no gradiente transmucoso de sódio;

Muitos aspectos da estrutura do sistema digestivo podem estar relacionado à sua função. Por exemplo, o tamanho do sistema digestivo está relacionado, frequentemente, com a natureza da dieta. Carnívoros tendem a ter um sistema gastrointestinal mais curto e menos complexo do que os herbívoros que possuem grandes regiões de estocagem e fermentação.

Sistemas digestivos especializados.

Alguns tipos de dieta são excessivamente difíceis de serem digeridas e requerem processos enzimáticos e digestivos especiais. Por exemplo, os carboidratos comuns em plantas como a celulose e a hemicelulose, o polissacarídeo quitina, as proteínas queratina e colágeno, e o lipídio cera não podem ser digeridos por muitos animais. Alguns animais são capazes de digerir este tipo de material, mas eles em geral têm uma morfologia do sistema digestivo especial e/ou enzimas únicas.

Celulose

A celulose é de difícil digestão para a maioria dos animais porque é composta por unidades de monossacarídeos unidas por ligações betas. A hemicelulose é um polímero complexo de xilose, arabinose, galactose, manose e outros carboidratos; suas ligações covalentes com a lignina a torna

pouco solúvel em água. A lignina não é um carboidrato, mas um polímero fenil-proprano, com quantidades variáveis de cutina (uma cera polimérica), taninos, proteínas e sílica. A associação de lignina e taninos com celulose e hemicelulose torna-os mais resistentes a fermentação por microorganismos, logo alto conteúdo de lignina e tanino é uma defesa da plantas contra os herbívoros. Entretanto, alguns herbívoros possuem medidas “*contra defensivas*”. O conteúdo elevado de prolina da saliva de alguns herbívoros, tais como cervídeos, se liga aos taninos e reduz seus efeitos na inibição da digestão da parede da parede celular. A celulose é digerida pela família das celulasas. A capacidade de digestão da celulose é indicada pela presença da celulase, que ocorre em diversos animais. Em geral, há duas maneiras pelas quais os animais obtêm a celulase. Alguns animais a sintetizam; por exemplo, alguns crustáceos, peixes, caracóis e besouros (Figura 18).

Figura 18

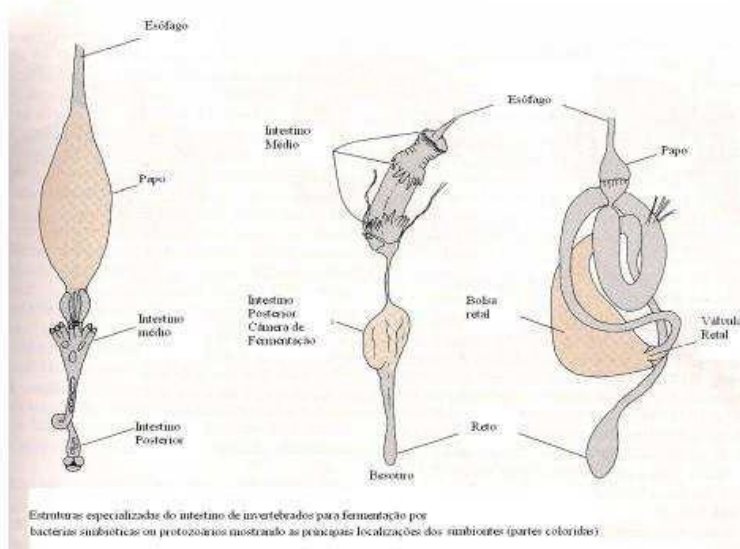
Exemplos de animais que exercem um importante papel para atividade da celulase na digestão e se a atividade da celulase deve-se as bactérias e protozoários simbióticos ou a produção pelos próprios animais.			
	Gênero	Origem da celulase	Local de digestão da celulase
Protozoário			
Rizópoda	Vampyrella	Endógeno	Intracelular
Crustáceo			
Decápoda	Astacus	Endógeno	Hepatopâncreas
Isópoda	Limnoria	Endógeno	Hepatopâncreas
	Oniscus	Endógeno	Intestino, ceco
	Phylloscia	Bactéria (dieta)	Intestino
Moluscos			
Bivalves	Scrobicularia	Endógeno	Esfínctero cristalino, divertículo digestivo
Gastropodes			
	Levantina	Endógeno	intestino médio
	Helix	Bactéria	Hepatopâncreas
Pelecípoda	Teredo	Bactéria	Intestino
Insetos			
Tisanuro	Ctenolepisma	Endógeno	Glândula de
Termita	Termitopsis	Protozoários (flagelado)	Intestino
Besouro			
Lamellicornio	Potosia	Bactéria (dieta)	Saco retal
Anobiidae	Xestobium	Bactéria	Intestino
Cerambycideo	Cerambyx	Endógeno	Intestino médio
	Rhagium	Bactéria	Intestino
Barata	Panesthia	Bactéria	Intestino
	Cryptocercus	Protozoários (flagelado)	Papo
Cordados			
Ruminantes	Bos, Ovis, Capra	Bactéria e Protozoários (ciliados)	Intestino
			Estômago
Cecant	Equus	Bactéria	
Crotophagus	Mus, Oryctagulus	Bactéria	Ceco, colon
Hoatzin birds	Opisthocomus	Bactéria	Ceco, estômago
			Papo, esôfago

Entretanto, muitos dos animais que têm celulose em sua dieta não sintetizam a celulase, mas dependem da produção de celulase pelos microrganismos simbiotes (bactérias, protozoários ciliados e flagelados e algumas vezes fungos). Os microrganismos podem ser ingeridos com a dieta, mas em geral eles são residentes no intestino (como em termitas, e mamíferos ruminantes e pseudo-ruminantes, onívoros e outros herbívoros).

Nos insetos

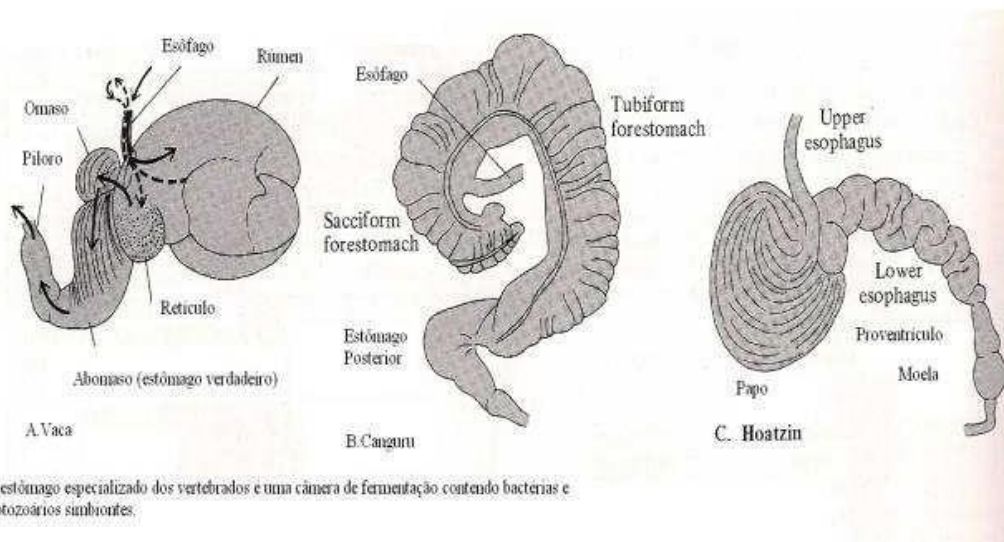
A maioria da celulose é digerida em um papo pouco especializado (Figura 19). Alguns insetos são altamente especializados para a digestão de celulose (como os térmitas e besouros). As regiões especializadas do trato gastrointestinal podem estar situadas tanto no trato proximal (antes do estômago glandular) como na região distal do trato gastrointestinal. (Figura 19).

Figura 19



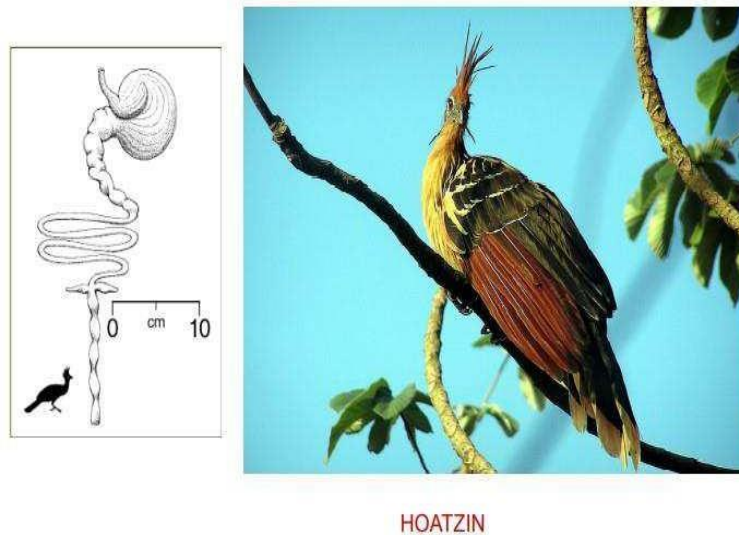
Vários **vertebrados** digerem celulose dependente das bactérias e protozoários simbióticos. Nenhum vertebrado tem a capacidade de produzir sua própria celulase. Não foi mostrada em nenhum tecido de animais vertebrados a produção de celulase. As formas de trato gastrointestinais mais especializadas para a digestão de celulose ocorrem em **mamíferos ruminantes** e assemelhados (bovinos, caprinos, ovinos, cervídeos, veados, antílopes, girafas e camelídeos). Estes ruminantes mamíferos têm um trato gastrointestinal complexo e um estômago com quatro câmaras (**Figuras 6 e 17**). As primeiras duas câmaras, retículo e rumem são essencialmente para a fermentação. O alimento ingerido é mastigado e engolido para a fermentação no rumem pelas bactérias e flagelados. O conteúdo do rumem pode ser várias vezes regurgitado e novamente mastigado, e em seguida reingerido para facilitar o ataque bacteriano no rumem. Após a diminuição do tamanho das partículas e degradação da celulose o conteúdo passa para o omaso e abomaso. Em mamíferos ruminantes, o abomaso corresponde ao estômago glandular de onívoros e carnívoros. Não só os mamíferos ruminantes são capazes de aproveitar da digestão da celulose pelos simbiotes. Um número grande de outros mamíferos utiliza deste processo simbiótico de aproveitamento da celulose tais como os marsupiais (cangurus e walabies), alguns macacos herbívoros e mesmo alguns pássaros como o hoatzin (**Figuras 20 e 21**).

Figura 20



O papo e o esôfago do hoatzin (**Figuras 21**) têm bactérias celulíticas residentes similar aos pré-estômagos dos ruminantes. Muitos outros pássaros têm níveis de microrganismos no seu trato gastrointestinal suficientes para a digestão e aproveitamento da celulose.

Figura 21

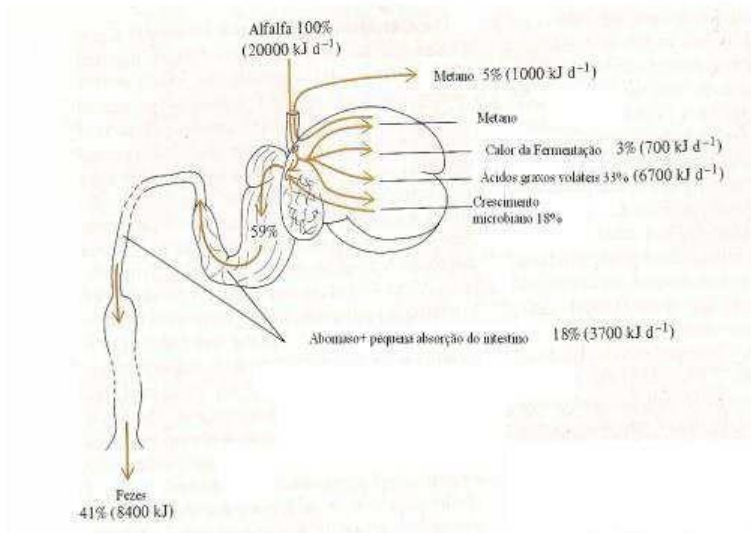


HOATZIN

Ovelhas, cangurus e cavalos (que têm câmara de fermentação pós-gástrica no intestino grosso) são capazes de digerir de 40 a 50% da celulose da dieta. Os microrganismos simbiotes do rumem não somente quebram a celulose produzindo ácidos graxos voláteis (acético, butírico e propiônico) que são absorvidos pelo hospedeiro e representam cerca de 60% da energia utilizada por ele, como são eles próprios (os simbiotes) ingeridos pelos hospedeiros como componentes proteicos da dieta.

Há várias vantagens energéticas no sistema digestivo dos ruminantes ou animais com câmaras de fermentação pré-estômago (**Figura 22**). Por exemplo, a celulose é uma fração considerável (~27%) da energia ingerida. Apesar de aproximadamente 50% da celulose ser utilizada pelo microrganismo simbiote no rumem, muito desta energia é transferida para o hospedeiro. Cerca de 5% desta energia é transformada em metano e liberada na atmosfera, e 3% é convertido em calor metabólico das reações exergônicas (calor da fermentação). Aproximadamente 17% da energia ingerida é incorporada aos microrganismos aumentando a biomassa no rumem. Cerca de 33% da energia é transformada em ácidos graxos voláteis que são absorvidos e utilizados pelo hospedeiro. Cerca de 40% da energia ingerida passa para o restante do tubo digestivo sendo em torno de 20% absorvida no intestino delgado (**Figura 22**). A digestão de ruminantes apresenta outra vantagem além do aproveitamento da celulose. A amônia e a ureia podem ser convertidas em proteínas pelo metabolismo das bactérias simbiotes e aproveitadas pelo hospedeiro, assim como muitas vitaminas são produzidas pelos simbiotes.

Figura 22



A **fermentação pós-gástrica** (Figuras 23 e 24) é uma estratégia alternativa de aproveitamento da celulose. O sítio da fermentação pós-gástrica é tipicamente no cólon ou alargamento do ceco. Ela ocorre nos cavalos, elefantes, alguns roedores (Figuras 16) e outros herbívoros não ruminantes (Figura 23). Entretanto, a massa de microrganismo que crescem no cólon não é digerida e absorvida pelo hospedeiro e por isso não podem ser aproveitadas como parte da nutrição proteica do animal. Conseqüentemente, a digestão fermentativa pós-gástrica é menos efetiva que a dos ruminantes ou outros animais com câmaras de fermentação pré-gástrica quanto ao aproveitamento das bactérias para o fornecimento de aminoácidos. Alguns roedores, entretanto, ingerem as próprias fezes ricas em microrganismos que auxiliam no componente vitamínico e facilitam a sua digestão e repovoamento das bactérias.

Figura 23

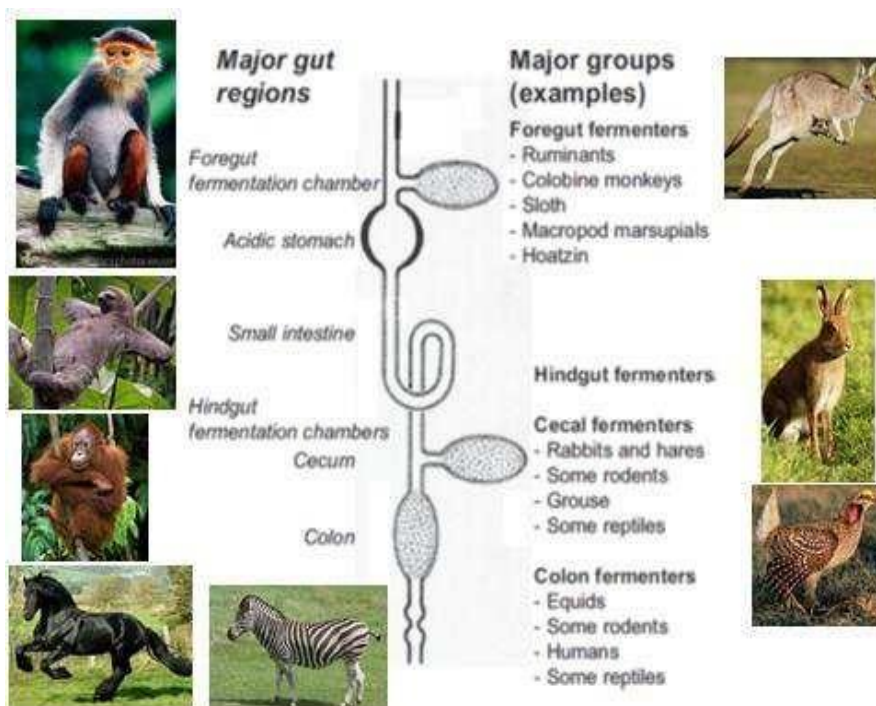
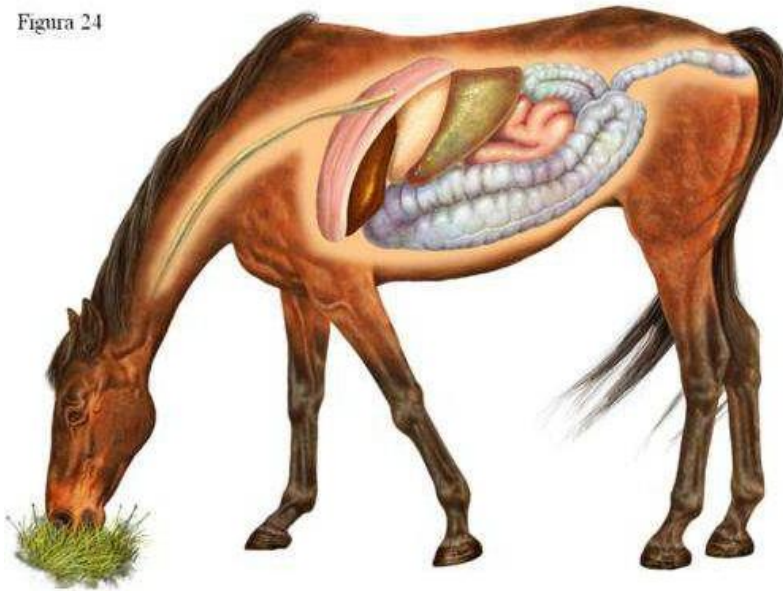


Figura 24



Questões para reflexão

1. Por que um trato gastrointestinal?
2. Quais são as vantagens e as limitações de uma digestão intracelular?
3. Quais são as regiões do trato gastrointestinal?
4. Quais as vantagens de um trato gastrointestinal de uma via sobre o de duas vias?
5. Qual a diferença relativa do tamanho do trato gastrointestinal de carnívoros comparado com herbívoros de mesmo porte? Por que? **(veja a Figura 16).**
6. Por que a presença de compartimentos especializados no trato gastrointestinal aumenta a eficiência da digestão?
7. Quais são as principais adaptações do aparelho digestivo para aumentar a eficiência na absorção de alimento?
8. Qual a característica principal dos sistemas digestivos especializados na digestão da celulose?
9. O que você entende por digestão pós-gástrica?
10. Dentro da mesma espécie as fezes têm um componente aversivo, porém entre espécies diferentes elas representam um bom alimento. Reflitam sobre este ponto.