

Departement Biologie

Spijsvertering

Universiteit Antwerpen

Opm Zonder vertilbare zijn zijn
minder belangrijk.

1. Inleiding:

Levende organismen zijn te beschouwen als open systemen waarin uitwisseling van stof en energie met de omgeving plaatsvindt. Doordat binnen het systeem voortdurend chemische energie wordt omgezet in warmte, die weer wordt afgegeven aan de omgeving zal aanvulling van de chemische energievoorraad moeten plaatsvinden. Ook voor groei en de voortdurende vernieuwing van hun structuren is extra toevoer van materiaal bij dierlijke organismen noodzakelijk. De totale hoeveelheid opgenomen materiaal moet dan ook gelijk zijn aan de som van wat door het lichaam weer wordt afgegeven, wat wordt vastgelegd ten behoeve van groei en vervanging van oude weefsels en wat wordt gebruikt voor energievoorziening.

Aan de reeds genoemde twee functies van het opgenomen materiaal, het voedsel, moet nog worden toegevoegd dat het ook dient voor het scheppen en handhaven van een geschikt intern milieu om het metabolisme en de regulatie daarvan op de juiste manier te laten verlopen.

Omdat dieren niet in staat zijn tot het vastleggen van lichtenergie en dus tot primaire productie, zijn ze afhankelijk van organismen die wel deze mogelijkheid bezitten.

2. Voedingsbehoeften:

2.1. Kwantitatieve en kwalitatieve aspecten:

Uit de functies van het voedsel is af te leiden aan welke kwantitatieve en kwalitatieve criteria het zal moeten voldoen. In de voedingsleer wordt nagegaan welke voedingsstoffen, en in welke hoeveelheid, noodzakelijkerwijs in het dieet aanwezig moeten zijn. Tot deze zogenaamde nutrienten behoren koolhydraten, vetten en eiwitten die zowel als bouwstoffen als voor energieproductie kunnen dienen, verder vitamines die vaak optreden als coenzymen, en tenslotte zouten die dienen als bouwstoffen. Voor de handhaving van een bepaalde osmotische waarde van het milieu en als activatoren van enzymen. De meeste dieren zullen ook water op moeten nemen in verband met het handhaven van de osmotische waarde van het inwendig milieu, het voorkomen van oplosbaarheidsproblemen en omdat de chemische reacties uit de stofwisseling verlopen in water als medium. Voor het vrijmaken van energie uit complexe verbindingen is veelal zuurstof vereist wat eveneens opgenomen moet worden uit het milieu.

Er is grote uniformiteit in de dierenwereld met betrekking tot de soorten stoffen die moeten worden opgenomen. Meer variatie is er in de hoeveelheden die moeten worden

opgenomen. In de eerste plaats hangt dit samen met de grootte van de dieren. In de tweede plaats blijkt de behoefte per nutrient mede bepaald te worden door de samenstelling van het voedsel. Zo neemt bij een hoog koolhydraatgebruik de behoefte aan vitamine B1 (thiamine) sterk toe. Dergelijke interrelaties bestaan ook tussen verschillende vitamines, tussen vet en calcium en tussen sommige aminozuren als methionine en cysteine. Ook kan enzymatische vernietiging van nutrienten plaatsvinden. Zo trad bij zilvervossen die gevoerd werden met rauwe zoetwatervis een beriberi-achtige aandoening op, veroorzaakt door een tekort aan vitamine B₁, dat overigens in de voeding in voldoende mate aanwezig was. Onderzoek wees uit dat in het darmkanaal van de vis een enzym aanwezig is, dat in het spijsverteringskanaal van de vos het thiamine afbreekt. Ook ranzige vetten bevatten stoffen die vitamines onwerkzaam maken.

De minimumbehoefte aan een bepaald nutrient kan worden vastgesteld door in zogenaamde balansstudies de hoeveelheid van deze nutrient te bepalen waarbij juist evenwicht tussen opname en uitscheiding wordt bereikt. Mede met het oog op de onderlinge beïnvloeding of secundaire afbraak van nutrienten, worden voor de dietistische praktijk deze minimumwaarden verhoogd met een veiligheidsmarge, variërend van 30 tot 100% van de gevonden hoeveelheid. Zo is voor een volwassen mens een gemiddelde minimumbehoefte aan ijzer vastgesteld van 8 mg per dag, aanbevolen wordt echter 50% meer, dus 12 mg per dag.

Voor de bepaling van de behoefte aan vitamines kan geen gebruik worden gemaakt van balansstudies, daar een deel van de vitamines in de stofwisseling wordt omgezet in andere stoffen. Daar echter bij tekorten aan vitamines goed gedefinieerde gebreksziekten optreden, kan men nagaan met welke hoeveelheid vitamine deze deficiëntieziekte nog juist kan worden voorkomen of genezen. Ook hier wordt het gevonden minimum met een veiligheidspercentage verhoogd.

De energiebehoefte van dieren wordt uitgedrukt in joules (vroeger in calorieën). Een volwassen mens heeft voor het zogenaamde rustmetabolisme ca. 8400 kJ (ca. 2000 kcal) per dag nodig. Het is echter niet voldoende om een hoeveelheid voedsel op te nemen ter waarde van 8400 kJ daar bij gebruik van voedsel het metabolisme wordt verhoogd als gevolg van ATP-verbruik. Dit energieverbruik is verschillend voor koolhydraat, vet en eiwit. Als gevolg van deze specifiek dynamische werking moet dus extra voedsel worden opgenomen. Daar ook bij de vertering verliezen optreden, gaat men er veelal van uit dat ongeveer 80% van de toegevoerde energie aan het lichaam ten goede komt.

2.2. Koolhydraten:

Koolhydraten zijn vooral belangrijk voor de leverantie van energie. Deze functie kan vrijwel geheel worden overgenomen door eiwitten en vetten. Men spreekt dan ook wel van de isodynamie van voedingsstoffen. Dit is de in energetisch opzicht onderlinge vervangbaarheid van voedingsstoffen. Toch kunnen hogere dieren niet zonder koolhydraten leven. De eerste reden hiervoor is dat koolhydraten nodig zijn om de concentratie aan citroenzuurcyclusintermediären op peil te houden. Voorts geven koolhydraten volume aan het voedsel, terwijl cellulose bijdraagt tot het verzadigingsgevoel en de darmperistaltiek stimuleert. Bij de mens wordt 50 - 60% van de energiebehoefte gedekt door koolhydraten (375 - 450 g per dag), afkomstig uit brood, aardappelen en peulvruchten. Deze voedingsmiddelen zijn rijk aan cellulose waardoor voldoende maagvulling is verzekerd.

Als koolhydraten kunnen voor vertebraten zetmeel (zowel amylose als amylopectine) en glycogeen dienen. Cellulose kan slechts worden gebruikt als het dier over een uitgebreide bacteriënfloora in de darm beschikt, zoals het geval is bij herkauwers. Daar al deze polysacchariden polymeren zijn van glucose (in amylose 1,4 α -, in amylopectine en glycogeen 1,4 α - en 1,6 α -, en in cellulose 1,4 β -glycosidisch verbonden), is glucose verreweg de voornaamste koolhydraatbron voor vertebraten. De vrij in het bloed aanwezige suiker is dan ook glucose. De andere hexosen spelen kwantitatief een onbelangrijke rol: galactose kan als zodanig of als galactosamine onderdeel vormen van glycolipiden, van bloedgroeps substanties en in gesulfateerde vorm van de grondsubstantie van kraakbeen. Mannose wordt eveneens regelmatig aangetroffen in glycolipiden en bloedgroeps substanties. Galactose wordt grotendeels verkregen uit het disaccharide lactose (1,4 β -galactosyl-glucose) voorkomend in melk (bij de koe tot 5%; bij de mens tot 8%). Voor het jonge dier is dit het belangrijkste koolhydraat, dat met behulp van het in het darmkanaal aanwezige lactase goed gesplitst kan worden. De activiteit van dit enzym neemt af bij toenemende leeftijd. Galactose zou vooral van belang zijn voor de vorming van cerebrosiden. Zo is er een relatie vastgesteld tussen de hoeveelheid cerebrosiden in de hersenen van verschillende zoogdieren en het lactosegehalte van de melk van deze dieren.

Voor het aangeven van de betekenis van fructose wordt verwezen naar de functie ervan als intermediair in de glycolyse. Het wordt vooral verkregen uit het disaccharide saccharose (biet- of rietsuiker). De sterke preferentie voor glucose als koolhydraat is niet gemakkelijk te verklaren uit de chemische eigenschappen van deze stof. Eigenlijk zijn dieren vrij kieskeurig met betrekking tot hun koolhydraatvoeding. Alleen het zeer

algemeen voorkomen van zetmeel maakt dat vrijwel steeds aan deze behoefte kan worden voldaan.

Via het proces van gluconeogenese kan uit eiwit glucose worden gevormd. Hiervoor zijn met name de glucogene aminozuren van belang. Het bijzondere belang van glucosevorming voor herkauwers zal later worden besproken.

Mariene vertebraten kunnen vaak ook andere polymere koolhydraten gebruiken, die veelal afkomstig zijn uit wieren en meestal bestaan uit minder algemeen voorkomende hexosen, terwijl ook de bindingswijze een grotere variatie vertoont. Voorbeelden zijn: laminaran, fucan en mannan.

2.3. Vetten:

Dieren stellen in het algemeen weinig eisen aan de kwaliteit van op te nemen vetten. Daar zij in staat zijn om vetzuren en triacylglycerolen te synthetiseren uit koolhydraten of eiwitten is opname van grote hoeveelheden vet niet nodig. In het algemeen is voeding van landdieren tamelijk vetarm, daar zowel planten als herbivoren (prooidieren voor carnivoren) meestal slechts weinig vet bevatten (0,1 - 1 % en 1 - 2% resp.). Alleen gedomesticeerde dieren hebben evenals de mens veel vet (ca. 20%).

Uit energetisch oogpunt is de aanwezigheid van vet in de voeding niet noodzakelijk, de energieleverende functie kan immers worden overgenomen door andere voedingsbestanddelen (isodynamie). Toch is de aanwezigheid van vet wel gewenst, omdat door hun relatief lage, specifiek dynamische werking vetten bijdragen tot een economisch gebruik van de potentiële energie uit het voedsel en omdat door hun grote specifieke energie-inhoud het maaltijdvolume beperkt kan blijven.

Een kleine hoeveelheid vet in de voeding is nodig als oplosmiddel voor de vetoplosbare vitamines A, D, E en K. Soms wordt ook het z.g. vitamine F tot deze categorie gerekend. Hiermee worden dan essentiële vetzuren bedoeld. Aan het eind van de jaren 20 werd ontdekt dat sommige onverzadigde vetzuren van essentiële betekenis zijn voor de gezondheid. Bij ontbreken daarvan ontstaan huidaandoeningen, de voortplanting raakt gestoord, er komt bloed in de urine en tenslotte gaan de dieren dood. In de jaren 30 werd ontdekt dat deze deficiëntieverschijnselen konden worden genezen door linolzuur (C18:2 ω 6) en linoleenzuur (C18:3 ω 3), waaraan later arachidonzuur (C20:4 ω 6) werd toegevoegd. Thans weten we dat het laatste vetzuur door het organisme zelf uit linolzuur kan worden gesynthetiseerd. Het is de precursor voor de biosynthese van prostaglandinen.

Dierlijke vetten, zoals rundvet en reuzel, bevatten veel verzadigde en weinig essentiële

(onverzadigde) vetzuren, weinig cholesterol en geen vitamines. Daarentegen zijn de meeste plantaardige oliën rijk aan onverzadigde en vaak essentiële vetzuren.

Sommige organismen zoals de gelededpotigen zijn niet in staat om uit acetyl-CoA cholesterol te vormen. Voor deze organismen is cholesterol dus een onontbeerlijk lipide. Thans wordt veel reclame gemaakt voor het gebruik van lecithinepreparaten. Een feit is dat choline, onderdeel van lecithine, voor een aantal organismen essentieel is.

2.4 Eiwitten:

Eiwitten vervullen bij dieren zeer verschillende functies: ze zijn het voornaamste bestanddeel van het celprotoplasma en enzymen, terwijl ook verschillende hormonen uit dezelfde bouwstenen zijn opgebouwd. Voorts zijn ze van grote betekenis voor de regeling van de osmotische druk van het bloed.

Naast de elementen C, H en O, die ook in koolhydraten en vetten worden aangetroffen, zijn tevens N en S en soms P aanwezig. Het stikstofgehalte van eiwitten varieert van 15 tot 18%, en kan voor het eiwitmengsel in de gemiddelde westerse voeding worden gesteld op 16%. Dit is voor de praktijk van belang, omdat men het eiwitgehalte in het algemeen vaststelt door eerst de hoeveelheid N te bepalen en de gevonden waarde vervolgens te vermenigvuldigen met $100/16 = 6,25$. Hierbij is het van belang op te merken dat eiwit de enige stikstofbron is die het dier kan benutten.

Eiwitten zijn opgebouwd uit een twintigtal aminozuren, die onderling door peptidebindingen zijn verbonden. Naast deze aminozuren komen er nog andere voor die niet als bouwstenen voor eiwitten dienen, maar alleen in vrije vorm worden aangetroffen. Voorbeelden hiervan zijn ornithine en taurine.

Een aantal voor de eiwitsynthese benodigde aminozuren kan door de lichaamscellen zelf worden gevormd. Deze hoeven dus niet in het voedsel aanwezig te zijn en zijn dus niet essentieel. Van andere aminozuren is de synthese door de dierlijke cel echter niet mogelijk. Deze essentiële aminozuren moeten dus uit het voedsel worden opgenomen. Over het algemeen zijn de essentiële en niet-essentiële aminozuren door het gehele dierenrijk dezelfde. Tot de essentiële aminozuren behoren alle vertakte aminozuren (leucine, isoleucine en valine), de aromatische aminozuren (fenylalanine, tyrosine), het zwavelhoudende aminozuur methionine, het basische aminozuur lysine en het cyclische aminozuur tryptofaan. Hierbij dient opgemerkt dat tyrosine uit fenylalanine kan gevormd worden.

Gebrek aan een essentieel aminozuur zal de synthese van vele soorten eiwitten beperken of onmogelijk maken en dus spoedig leiden tot gewichtsvermindering. Soms

geeft het ontbreken van een bepaald aminozuur aanleiding tot het ontstaan van specifieke defecten: degeneratie van de ooglenzen (bij gebrek aan tryptofaan), verlaagd hemoglobinegehalte (bij gebrek aan histidine), atrofie van de testes (bij gebrek aan arginine). Met uitzondering van lysine en threonine kunnen alle essentiële aminozuren worden vervangen door de corresponderende ketozuren. Dit is mogelijk omdat voor de meeste aminozuren transaminases aanwezig zijn.

Het zal duidelijk zijn dat een voedingseiwit dat het rijkst is aan essentiële aminozuren en deze in een verhouding bevat, die het dichtst die van het lichaamseiwit benadert, voor de voeding de hoogste waarde heeft. Deze voedingswaarde wordt weergegeven in de biologische waarde.

De volwassen mens is normaliter in stikstofbalans, d.w.z. hij scheidt evenveel N uit als hij met eiwit opneemt of hij daarvan nu 300 g dan wel 50 g binnen krijgt. Als hij echter zo weinig eiwit opneemt dat hij datgene dat door afbraakprocessen in de cellen verloren gaat - en via de urine en de faeces het lichaam verlaat - niet meer kan vervangen, dan verliest hij meer N dan hij opneemt. Deze negatieve N-balans is op langere termijn uiteraard zeer schadelijk, omdat het leidt tot verlies van spier- en orgaanweefsel. Ook een positieve N-balans is mogelijk: er wordt meer N opgenomen dan uitgescheiden. Dit komt voor tijdens groei, zwangerschap, na ziekte en tijdens de vorming van extra spierweefsel.

De biologische waarde van een eiwit wordt dan ook gedefinieerd als het percentage van de hoeveelheid geresorbeerde stikstof, dat door het lichaam nuttig wordt gebruikt voor vervanging of vorming van weefseleiwitten. In formule:

$$BW = (\text{nuttig gebruikte stikstof} / \text{uit voedsel geresorbeerde stikstof}) \times 100\%$$

2.5. Onderlinge verhouding van koolhydraat, vet en eiwit:

Welke verhouding van de totale hoeveelheden koolhydraten, vetten en eiwitten als optimaal kan worden beschouwd, hangt in hoge mate af van de diersoort. Het spreekt vanzelf dat die bij carnivoren geheel anders ligt dan bij herbivoren. Als optimale verhouding voor de mens wordt vaak opgegeven 80 g eiwit, 300 g koolhydraat en 130 g vet per dag.

De hoeveelheden vet en koolhydraat kunnen aanzienlijk gevarieerd worden en de opgegeven 80 g eiwit lijkt een ruim minimum. In vele ontwikkelingslanden wordt niet meer dan 20 g per dag gebruikt, waarbij men waarschijnlijk wel op de grens van het absolute minimum balanceert. De daarbij vaak voorkomende ziekteverschijnselen worden dan

ook veelal aan een algemeen eiwittekort toegeschreven. Recent zijn echter aanwijzingen verkregen dat het hierbij gaat om een vitaminetekort.

Ter illustratie van de grote verschillen die kunnen bestaan in de bovengenoemde verhouding dienen de volgende voorbeelden. Landroofdieren leven vrijwel geheel op eiwit met minimale hoeveelheden vet en koolhydraat. Larven van de vleesvlieg, *Calliphora* kunnen zich in experimenten volledig ontwikkelen op een dieet van uitsluitend aminozuren, vitamines en zouten. Planteneters voeden zich voornamelijk met koolhydraten. Enkele dieren, zoals de kokoskrab, kunnen leven op voornamelijk vet. Geen enkel dier kan echter leven zonder een zekere hoeveelheid eiwit.

2.6. Vitamines:

Vitamines vormen een chemisch zeer heterogene groep van organische verbindingen, die het dier niet zelf kan synthetiseren en die dus met het voedsel dienen te worden opgenomen. De per dag benodigde hoeveelheden variëren van enkele microgram tot één gram. Hieruit volgt dat ze niet dienen als substraat voor energievoorziening. Afhankelijk van hun fysisch-chemische eigenschappen zijn ze vet dan wel wateroplosbaar. Alle vitamines van de laatste categorie, met uitzondering van vitamine C, worden gerekend tot het zogenaamde B-complex.

Bij gebrek aan vitamines ontstaan karakteristieke ziektebeelden (gebreks- of deficiëntieziekten), die afhankelijk van de mate van het tekort worden aangeduid als hypovitaminosen of avitaminosen. Een bekend voorbeeld hiervan is scheurbuik (gekenmerkt door mond- en darmbloedingen), dat in het verleden optrad tijdens zeereizen door het ontbreken van verse groenten en vruchten en, zoals nu bekend is, het gevolg is van gebrek aan vitamine C. Een tweede voorbeeld is beriberi (gekenmerkt door krampen, diarree, vermagering en mentale stoornissen), dat vroeger vaak voorkwam in de tropen en op schepen en het gevolg is van een tekort aan vitamine B₁. Dit was de eerste goed gekarakteriseerde gebreksziekte, waarop Funk in 1912 het begrip vitamine invoerde in de veronderstelling dat al deze stoffen aminen zouden zijn. Later is overigens gebleken dat dit niet het geval te zijn. De naam is echter gebleven. Daar aanvankelijk de structuur van de vitamines onbekend was, heeft men ze, in volgorde van hun ontdekking, aangeduid met de letters van het alfabet. Sommige, aanvankelijk als enkelvoudig beschouwde stoffen bleken later mengsels te zijn. Dit heeft tot gevolg gehad dat thans een aantal van de oorspronkelijk toegekende letters niet meer wordt gebruikt.

Het gehalte aan vitamine C in voedingsmiddelen vermindert tijdens opslag hetgeen de

verklaring is voor de in het voorgaande beschreven verschijnselen. Dit vitamine is namelijk gevoelig voor oxydatie, wat vooral blijkt bij verhoogde temperaturen. Denk aan de consequenties hiervan bij het aanleggen van grote wintervorraden of het koken van voedingsmiddelen. Deze instabiliteit geldt in meer of mindere mate ook voor andere vitamines. Vitamine C is alleen nodig bij primaten en enkele andere zoogdieren. Alle andere dieren kunnen het zelf maken met behulp van darmbacteriën.

Voor een overzicht van de voornaamste vitamines wordt verwezen naar tabel 1. Belangrijke daarin zijn de biochemische functies en de voornaamste bronnen van voorkomen van de vitamines. Invertebraten schijnen, voor zover onderzocht, vetoplosbare vitamines niet in hun dieet nodig te hebben. Daarentegen hebben sommige groepen, zoals de geleedpotigen, wel cholesterol of een ander sterol nodig in hun voedsel. Invertebraten hebben veelal alle vitamines van het B-complex en soms nog andere in water oplosbare factoren zoals foliumzuur, biotine, inositol en carnitine nodig.

2.7. Zouten:

Van sommige ionen zoals Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Fe^{2+} , PO_4^{3-} en SO_4^{2-} zijn betrekkelijk grote hoeveelheden per dag nodig. Van de spoorelementen zijn zoals de naam aangeeft slechts zeer kleine hoeveelheden nodig. Dit geldt bijvoorbeeld voor Cu^{2+} , Zn^{2+} , Mn^{2+} , Co^{2+} en I^- . Veel van deze ionen spelen een belangrijke rol in het metabolisme als onderdeel of cofactor van enzymen. Zouten worden voornamelijk opgenomen uit melk, groenten en vruchten. Onder normale omstandigheden komen deficienties zelden voor.

3. Regulatie van voedselopname:

Gegevens over de regulering van de voedselopname hebben overwegend betrekking op vertebraten en met name op de mens. De prikkel tot voedsel opnemen wordt bepaald door gevoelens van honger en eetlust, maar ook door de beschikbaarheid van voedsel. Onder honger wordt verstaan de drang tot opname van voedsel ter

Table 1: Overzicht van de vitaminen:

Tabel 2
Vitamines

naam	deficiëntie verschijnselen	biochemische functie	dagelijkse behoefte bij de mens*	voorkomen in
<i>in vet oplosbaar</i>				
A 1915 axeroftol	nachtblindheid; xerofthalmie, verhoorning van epitheliën; sterilitet	vorming van rodopsine (staafjesrood) in retina. algem.: epitheelvorming (incl. spermavorming)	1-3 mg	melk, boter, levertraan, lever; β -caroteen uit planten is provitamine A
D ₃	ontstaat uit 7-dehydrocholesterol na UV-bestraling (in de huid)	bevordert resorptie van calcium door de darmwand	tijdens groei, lactatie en zwangerschap 0.15 mg	eidooier, melk, vislever, levertraan
D ₂	calciferol: met UV bestraald ergosterol	zie de naam!		synthetisch bereid
E 1922 α -tocopherol	onvruchtbaarheid rat	anti-oxydant van onverzadigde vetzuren; deels onbekend	?	tarwekiemolie en andere graanoliën, groene bladeren
F 1929	meervoudig onverzadigde vetzuren (linolzuur; linoleenzuur)	basis voor vorming van hogere onverzadigde vetzuren; vorming van prostaglandinen	?	vrijwel alle natuurlijke vetten
K 1935	2-methyl-3-fytyl-1,4-naftochinon	activering van de vorming van het eiwit protrombine, nodig voor de bloedstolling	?	spinazie en andere groene plantendelen
<i>in water oplosbaar</i>				
B ₁ 1901 thiamine (aneurine)	bij de mens: beriberi; bij zoogdieren en vogels: polyneuritis	coënzym bij de oxydatieve decarboxylatie van b.v. pyrodruiwezuur tot acetyl-CoA	1-2 mg	lever, gist, zaadvlies van granen, dus bruinbrood; peulvruchten
B ₂ 1933 riboflavine, lactoflavine	groeistoornissen en huiddefecten	bestanddeel van het coënzym FAD en andere flavoproteïnen	1-2 mg	gist, lever, eidooier, melk
PP 1937 nicotinezuur of niacine	pellagra: dermatitis, diarree en mentale verschijnselen	in de coënzymen NAD en NADP	10-20 mg	lever, gist, nier, mager vlees, eidooier, zaadvlies van granen (behalve maïs), bladgroenten
B ₆ 1934 pyridoxine, pyridoxal (fosfaat)	groeistoornissen, anemie en dermatitis bij honden en ratten; bij mens geen verschijnselen bekend	coënzym bij decarboxylatie van aminozuren en bij transaminaties	1 mg? of 0	als bij PP
1930 pantotheenzuur	bij zoogdieren en vogels: dermatitis en vergrijzing van haren; necrose (verval) der bijniere; bij de mens geen verschijnselen bekend	bestanddeel van coënzym A (CoA)	10 mg?	lever, bijnier en (minder) in andere organen; gist, granen

Tabel 2
Vitamines (vervolg).

	naam	deficiëntie verschijnse- len	biochemische functie	dagelijkse be- hoefte bij de mens*	voorkomen in
B ₁₂ 1947	cobalamine; bevat kobalt en is daar- door rood gekleurd	pernicieuze (dodelijke) anemie (bloedarmoec- de)	o.a. bij de biosynthese van purine en thymidi- ne; de rol bij de vor- ming van erythrocyten is nog onbekend	1-3 µg	lever, vlees, nier, vis
1932	choline	levercirrose (vervet- ting van de lever)	transmethylatie (me- thyl donor)	250-1000 mg	eidooier, lever, niet in de kiem van zaden
C 1932	ascorbinezuur	scheurbuik (scorbut), huid-, mond- en darm- bloedingen	bij vorming van fibril- lair bindweefsel; cofac- tor bij oxydaties, deels onbekend	30 mg	citrusvruchten, blad- groenten, verse aard- appelen, koolsoorten, aardbeien, bosbessen, paprika

* De opgegeven dagelijkse behoefte bij de mens zijn globale waarden. Zij hangen sterk af van de verrichte arbeid. De laagste waarden gelden voor ca. 10000 kJ/dag, de hoogste voor ca. 21000 kJ/dag (zwaar werk). De functie als coënzym maakt dit begrijpelijk. De jaartallen geven (globaal) het tijdstip van de ontdekking van het betrokken vitamine. Empirisch was de gunstige werking van sommige voedingsmiddelen (als b.v. citrusvruchten, lepelblad en zuurkool bij scheurbuik) soms veel eerder bekend.

bevrediging van een fysiologische behoefte van het organisme. Hierbij doet de aard van het voedsel niet ter zake. Het hongergevoel is gelokaliseerd in de hypothalamus. Elektrische prikkeling van het betreffende centrum in de hypothalamus heeft onbeheerste voedselopname ten gevolge, wat leidt tot enorme gewichtstoename. Onder normale omstandigheden blijft bij de mens het lichaamsgewicht gedurende een aantal jaren met een nauwkeurigheid van 2-3% constant en waarschuwt het verzadigingsgevoel dat eveneens is gelokaliseerd in de hypothalamus wanneer er voldoende voedsel is opgenomen. De term eetlust slaat meer op psychische effecten. De zetel hiervoor is gelegen in de hersenschors. De aard van het voedsel speelt hierbij een belangrijke rol.

4. Wijzen van voedselopname:

Voedsel komt in de natuur onder zeer verschillende vormen voor en er zijn dan ook zeer verschillende systemen ontstaan om het voedsel op te nemen. Dit heeft geleid tot verschillende indelingen zoals het maken van onderscheid op basis van de aard van het voedsel in herbivoren, carnivoren en omnivoren of op basis van de grootte van de opgenomen deeltjes in macrofagen, microfagen en dieren die zich voeden met opgelost voedsel.

Zoals eerder opgemerkt zijn alle voedingsmiddelen direct of indirect van plantaardige oorsprong. Elke voedselketen zal dan ook zijn beginpunt hebben in de primaire produktie. Opname van plantemateriaal door dieren kan plaatsvinden direct of na afbraak door micro-organismen. In het aquatisch milieu komt de primaire produktie vrijwel geheel voor rekening van het fytoplankton. Gewoonlijk zijn de cellen van deze organismen niet omgeven door dikke celwanden, waardoor ze gemakkelijk verteerbaar zijn. Voor dieren die zich voeden met dit fytoplankton is het essentieel om in het bezit te zijn van structuren om de sterk verdeelde voedselpartikels te verzamelen. Landplanten en de langs de kust voorkomende grotere wieren hebben veelal celwanden die niet door de spijsverteringsenzymen van dieren kunnen worden afgebroken. Dit voedsel is dan ook meestal pas bruikbaar na tussenkomst van micro-organismen die het voedsel omzetten in detritus.

4.1. Waterdieren:

De totale primaire produktie van het fytoplankton in de oceanen is in dezelfde orde van grootte als die van alle landplanten samen. Geschat wordt dat ongeveer 10% van het door het fytoplankton gesynthetiseerde materiaal rechtstreeks wordt afgegeven aan het omringende water. Hierdoor draagt het bij tot de vorming en instandhouding van een bron van opgelost organisch materiaal, meestal aangeduid als DOM (dissolved organic matter).

Een deel van het fytoplankton wordt geconsumeerd door het zooplankton, dat op zijn beurt weer wordt gegeten door carnivoren. De rest sterft na enige tijd en wordt omgezet in detritus. Ook de grotere dieren dragen bij tot de vorming van DOM en geven na hun dood aanleiding tot detritus. Dit zwevende of langzaam bezinkende materiaal wordt door suspensievoeders gebruikt. Het bezonken materiaal wordt door detritusvoeders, die leven op of in de vaak dikke bodemlaag, gegeten.

De voedselpartikels die door suspensievoeders worden geconsumeerd zijn zo klein dat geen individuele deeltjes worden waargenomen en bemachtigd. Doormiddel van cilien wordt water door filtersystemen of langs mucus gepompt, waarbij de deeltjes worden achtergehouden. Dit gebeurt zonder onderscheid, dus ook als een deeltje geen voedingswaarde bezit. De snelheid waarmee water wordt doorgepompt is per soort veelal vast en onafhankelijk van de concentratie aan voedseldeeltjes. Bij ongunstige omgevingsfactoren, zoals een buitensporig hoog slibgehalte in het water, kan de pompsnelheid worden verminderd of zelfs tijdelijk tot nul dalen. De snelheid per soort wordt bepaald door de energiebehoefte van het dier en door de plaats van voorkomen.

Zo is de pompsnelheid van soorten die leven in volle zee in het algemeen hoger dan die van soorten die leven in de voedselrijke kustwateren. Tot de vele diersoorten die gebruik maken van een filtersysteem om voedsel te bemachtigen behoren: sponzen, mosdierpjes, tweekleppigen, en een aantal kreeftachtigen.

Organisch materiaal komt afhankelijk van zijn aard voor in opgeloste, colloïdale of partikuliere vorm. Het colloïdaal en opgelost materiaal is zeer homogeen in het water verdeeld in een concentratie van ongeveer 1 mg/liter. De totale voorraad is daarmee zeer groot en komt ongeveer overeen met de totale primaire produktie in zee gedurende 100 jaar. Veel waterdieren zijn in staat om via hun lichaamswand dit opgeloste materiaal op te nemen. Bij zeesterren is de buitenzijde van het integument waarschijnlijk geheel op deze wijze van aanvoer aangewezen. De concentratie van organisch materiaal in het interstitiele water van detritusrijk sediment bereikt waarden van 100 mg/liter. De in deze sedimentlaag levende dieren, waaronder vele wormen, halen een groot deel van hun voedsel uit dit organisch materiaal.

Een bijzondere vorm van het gebruik maken van de primaire produktie vinden we bij de dieren die in symbiose leven met intracellulaire fotosynthetiserende algen. Dit verschijnsel is vrij algemeen. In zoetwater vinden we dit bij pantoffeldiertjes, sponzen en poliepen, die alle in symbiose leven met ééncellige groenwieren (*Zoochlorella*). In het mariene milieu vinden we gele algen, aangeduid als *Zooxanthella*, vooral in protozoën en coelenteraten. Het verschijnsel komt voor in alle rifvormende koralen en vaak ook in de overige koraalrifbewoners en is verder heel algemeen in zeeanemonen. De algen geven een aanzienlijk deel, soms wel tot de helft, van de door hen gesynthetiseerde produkten af aan hun gastheer. Worden ze buiten hun gastheer gekweekt dan wordt deze afgifte sterk verminderd door veranderingen in de celwand. Het afgegeven materiaal wordt door de gastheercellen gebruikt, die hierdoor voor een belangrijk deel in hun energiebehoefte kunnen voorzien. Het is niet uitgesloten dat de gastheer ook de algen zelf verteert en als voedsel gebruikt. Bij zeeanemonen en enkele mosselsoorten is vastgesteld dat oude en degenererende symbionten worden gefagocyteerd door amoebocyten.

4.2. Landdieren:

Ook bij landdieren hebben voedselketens hun begin in de plantenwereld. Daar de meeste dieren echter niet in het bezit zijn van enzymen die cellulose en andere structurele polysacchariden afbreken zijn de planteneters aangewezen op de tussenkomst van microorganismen. Dit leidt tot consumptie van detritus, een vorm van

microfagie, of tot symbiose met microorganismen bij macrofage herbivoren.

Daar weinig planten rechtstreeks kunnen worden gegeten, blijft veel materiaal over, dat ten dele wordt verteerd door bacteriën, protozoën en fungi. Als resultaat hiervan ontstaat uit het voor dieren onbeschikbaar materiaal, samen met de aanwezige micro-organismen, een materiaal met hoge voedingswaarde, aangeduid als detritus, dat dient als voedsel voor een uitgebreide fauna. Vooral onder aerobe omstandigheden kan tot 90 % van de in het plantenmateriaal aanwezige energie worden vastgelegd in microbieel materiaal.

Symbiose met microorganismen. Deze mogelijkheid tot gebruik van primaire produktie is niet beperkt tot herbivore dieren. Ook bij omnivore organismen, zoals de mens, wordt dit aangetroffen. Een nadere bespreking van de anatomische en fysiologische adaptaties van het spijsverteringsstelsel hieraan zal later plaatsvinden.

Macrofagie. De dieren die hiervan gebruik maken kunnen naar de aard van het opgenomen voedsel worden ingedeeld in carnivoren, omnivoren en herbivoren. De morfologische verschillen in het spijsverteringskanaal die hiermee samenhangen worden hierna behandeld.

5. Spijsvertering:

Om het opgenomen voedsel te kunnen gebruiken voor groei en instandhouding van weefsels, alsmede voor de levering van energie, is het nodig dat het wordt verteerd. Dit is in hoofdzaak een chemisch proces waarbij de polymere voedingsstoffen door hydrolyse worden gesplitst in hun monomeren. Deze door enzymen gekatalyseerde vertering kan binnen de cel (intracellulair) of buiten de cel (extracellulair) plaats vinden.

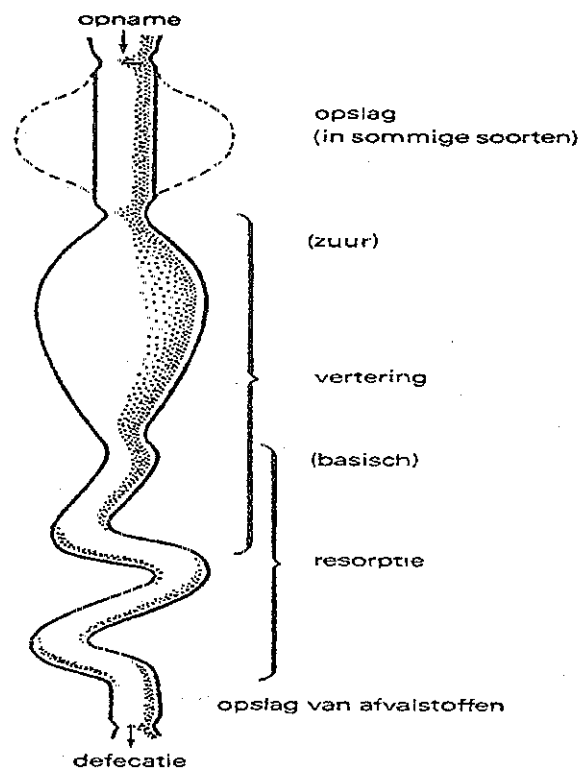
5.1. Intracellulaire vertering:

Intracellulaire vertering komt voor bij ééncelligen, waterdieren die leven van opgelost organisch materiaal en veel inwendige (darm)parasieten. In het eenvoudigste geval komen de voedingsstoffen uit de omgeving door diffusie in de cel. In andere gevallen worden ze opgenomen door endocytose, d.w.z. door omsluiting met een deel van de celmembraan. Hierbij wordt onderscheid gemaakt in pinocytose (opname van opgelost materiaal) en fagocytose (opname van kleine partikels). De door een membraan omgeven voedingsvacuolen fuseren veelal met lysosomen tot verteringsvacuolen. De

voor de lysosomale enzymen onverteerbare delen worden door exocytose weer uit de cel verwijderd.

5.2. Extracellulaire vertering:

In vrijwel alle meercellige dieren is voor extracellulaire vertering een permanent spijsverteringskanaal aanwezig, waaraan de spijsverteringsenzymen worden afgegeven en waarin de vertering plaatsvindt. Schematisch kan dit stelsel worden weergegeven als in figuur 1. Op dit grondpatroon worden vele variaties aangetroffen als adaptaties aan de aard van het opgenomen voedsel. Opgemerkt dient te worden dat bij veel invertebraten de laatste fase van de vertering intracellulair plaatsvindt. Een aantal van deze adaptaties zal hieronder worden besproken.



Figuur 1: Schematische weergave van het spijsverteringskanaal. Door het éénrichtingsdoorstroomkanaal kunnen de verschillende fasen van de spijsvertering gelijktijdig plaatsvinden en wordt de kans op vermenging van reeds verteerd met onverteerd voedsel verminderd. De onderbroken lijn geeft de krop aan.

5.3. Spijsverteringsstelsel in relatie tot voedingsgewoonten:

Dieren levend van opgelost voedsel. Hiertoe behoren de reeds eerder genoemde op opgelost materiaal levende waterdieren met intracellulaire vertering, maar ook dieren waarbij extracellulaire vertering wordt aangetroffen en die leven van sappen van planten of lichaamsvloeistoffen van andere dieren.

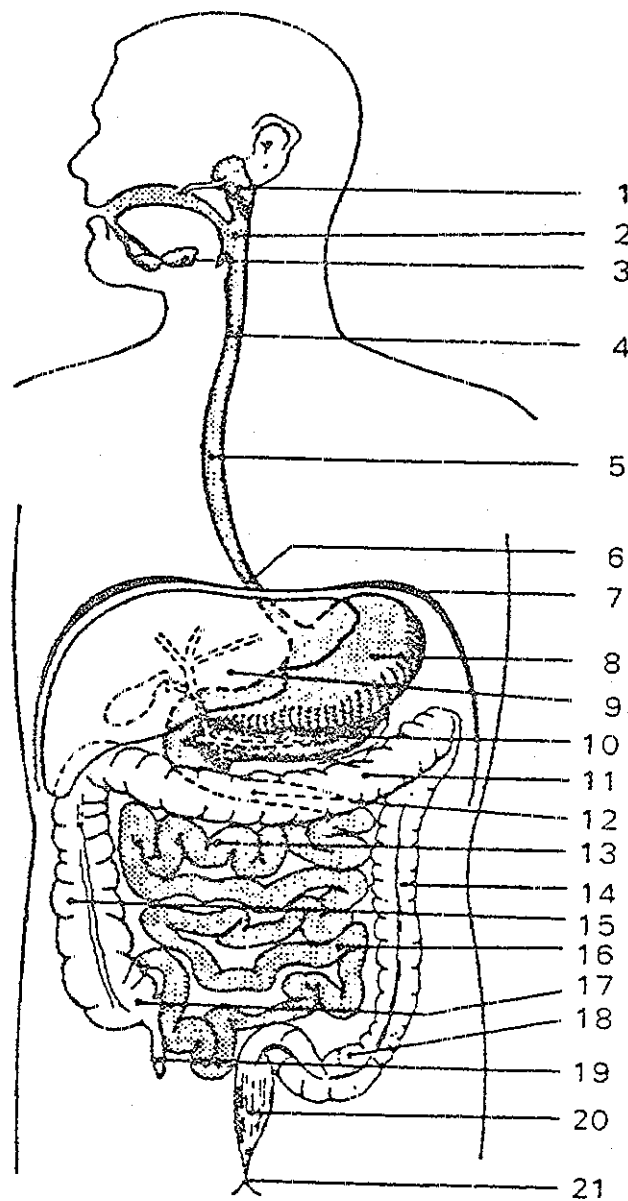
In het algemeen zijn de opgeloste stoffen zeer gemakkelijk te verteren, maar wel sterk verdund. Het verteringsstelsel is derhalve eenvoudig, maar heeft voorzieningen voor het opzuigen van vloeibaar materiaal, grote ruimten voor de opslag van de vloeistof en systemen ter verwijdering van het teveel aan water. Vaak zijn de monddelen ingericht op het aanboren of aansnijden van de vloeistofbron. Bij bloedzuigende soorten wordt met het speeksel, samen met een stof die in het slachtoffer een verhoogde bloedtoevoer naar de aangeprikte plaats veroorzaakt, een antibloedstollende stof afgescheiden. Tot deze groep behoren zeer diverse diersoorten waaronder insekten, spinnen, wormen en weekdieren.

Filtervoeders. Veel dieren voeden zich met het in water opgeloste materiaal dat kan variëren van eencellige algen tot zooplankton, maar dat ook half vergaan materiaal kan omvatten. De voedseldichtheid is laag en er moeten grote hoeveelheden water gefiltreerd worden om voldoende voedsel te verkrijgen. Bij ongewervelden die filtervoeding toepassen ligt het filtersysteem meestal voor de mond en dus buiten het spijsverteringskanaal. Door middel van cilien en ingebed in slijm wordt het uitgetreerde materiaal naar de mond gevoerd. In de maag neemt, als gevolg van de daar heersende lagere pH, de viscositeit van het slijm af, waardoor de ingesloten partikels vrijkomen en kunnen worden verteerd. In de darm met zijn hogere pH neemt de viscositeit van het slijm weer toe, waardoor onverteerbare resten mee kunnen worden afgevoerd. Dit systeem treffen we onder andere aan bij tweekleppigen. Hier is in de maag een roterende staaf aanwezig, die helpt bij de vertering. In een aantal gevallen bevat deze steel, kristalsteel genaamd, het enzyme amylase dat helpt bij de vertering. De filtervoeding is niet beperkt tot invertebraten. Bij protochordaten, zoals de ascidiaceen en cefalochordaten vindt de filtratie plaats in het eerste deel van de darm dat is ontwikkeld tot een filterfarynx. Sommige vissen, zoals de haring en de makreel, en de larven van amfibieën filteren partikels uit het water met behulp van de kieuwen. Tenslotte zijn ook sommige vogels zoals flamingo's en sommige zoogdieren zoals baleinwalvissen filtervoeders. Het in de mond gelegen filtersysteem bestaat uit een groot aantal verticale lamellen, waar het water met de dikke tong tussendoor wordt

geperst.

Macrofage dieren. Ook hier zijn veel variaties op het algemene grondpatroon dat is weergegeven in figuur 1. Beperken we ons evenwel tot de vertebraten en gaan we ervan uit dat het spijsverteringsstelsel van omnivore dieren het minst is gespecialiseerd en dus het dichtst bij het grondpatroon gebleven is, dan kan het spijsverteringsstelsel van de mens zoals weergegeven in figuur 2 als model dienen voor dat van vertebraten in het algemeen.

Het stelsel bestaat uit vijf delen waarvan het voedselontvangend deel, de mond, het eerste is. De mond is voorzien van tanden of andere middelen om het voedsel mechanisch te verkleinen. De speekselklieren leveren slijm, dat dient als glijmiddel, en in sommige gevallen ook koolhydraatsplitsende enzymen bevat. Onder andere door de werking van de tong wordt het voedsel gevoerd naar het tweede deel dat het voedsel transporteert. Dit bestaat uit farynx (keelholte) en oesophagus (slok darm). Hier worden geen enzymen afgegeven en vindt ook geen resorptie plaats. Bij diverse dieren zijn verwijdingen van de oesophagus aanwezig waarin het voedsel tijdelijk kan worden opgeslagen zoals de krop bij vogels en de pens bij herkauwers. Het derde deel is het voedselverterende deel, bestaande uit de maag en de eerste twee gedeelten van de dunne darm. In de maag heerst een lage zuurtegraad en vindt vooral eiwitvertering plaats. In de dunne darm is de zuurtegraad hoger en varieert van een weinig zuur tot basisch. In het eerste gedeelte van de dunne darm, de twaalfvingerige darm (duodenum), monden de lever en de alvleesklier (pancreas) uit. De afgegeven stoffen, respectievelijk gal en pancreassap, zijn beide bij de vertering betrokken. De vertering wordt voortgezet in het tweede gedeelte van de dunne darm, de nuchtere darm (jejunum), door hier aan het voedsel toegevoegde enzymen. Het vierde deel is het voedselresorberende deel, bestaande uit het jejunum en het laatste gedeelte van de dunne darm, de kronkeldarm (ileum). De dunne darm mondt uit in de dikke darm (colon), die samen met de endeldarm (rectum) het vijfde deel vormt en waarin wateronttrekking plaatsvindt. De onverteerde resten van het voedsel vormen samen met bacteriën de faeces, die in het rectum worden verzameld en door defecatie uit het lichaam worden verwijderd. Afwijkingen van dit algemene schema worden verder besproken.



Figuur 2: Schematische voorstelling van de bouw van het spijsverteringsstelsel 1. glandula parotidea, 2. farynx, 3. glandula submandibularis en glandula sublingualis, 4. bovenste sfincter, 5. slokdarm, 6. onderste sfincter, 7. diafragma, 8. maag, 9. lever, 10. pancreas, 11. colon transversum, 12. duodenum, 13. jejunum, 14. colon descendens, 15. colon ascendens, 16. ileum, 17. caecum, 18. colon sigmoideum, 19. appendix, 20. rectum, 21. anus.

5.4. Mobiliteit van het darmkanaal en de regulatie ervan:

Het via de mond opgenomen voedsel wordt door peristaltiek door het darmkanaal voortbewogen. De darmwand, met de lengtespieren aan de buiten- en de kringsspieren aan de binnenzijde, wordt door dit voedsel geprikkeld met als gevolg dat voor de spijsbrok de lengtespieren contraheren en de kringsspieren verslappen terwijl erachter het omgekeerde gebeurt. Dit herhaalt zich telkens, waardoor de darminhoud over enige tientallen centimeters wordt verplaatst, waarop de peristaltiek voor enige tijd stopt. Nu treden ter plaatse van de voedselbrok ritmische insnoeringen op, leidend tot z.g. segmentaties. Het mechanisme is gelijk aan dat bij peristaltiek, maar er is geen netto voortbeweging. Wel is het resultaat dat het voedsel grondig wordt gemengd met de afgescheiden spijsverteringssappen. Door deze kneding en wrijving wordt ook mechanisch meegewerkt aan de verkleining van het voedsel en komen voortdurend andere delen van de voedselmasa in contact met het resorberende darmoppervlak. Dit segmentatieproces vindt plaats met een frequentie van 12-30 maal per minuut, waarbij de uitgeoefende krachten overigens klein zijn (20-40 cm waterdruk). Een alternatief voor de segmentaties is de pendelbeweging, die vooral bij het konijn wordt aangetroffen, maar ook bij de mens naast de segmentaties in geringe mate voorkomt. Hierbij schuift het voedsel ritmisch heen en weer in een door insnoeringen tijdelijk afgesloten deel van de darm.

Een overdreven peristaltiek kan optreden als er schadelijke stoffen in de darm zijn gekomen. De peristaltiek kan dan in een golf van maag tot anus doorlopen om zo de schadelijke inhoud snel te kunnen verwijderen zoals bij diarree.

De bewegingen van het darmkanaal van vertebraten worden geregeld door een samenspel van drie afzonderlijke systemen. Het gladde spierweefsel is myogeen. Dit wil zeggen dat het in staat is tot het produceren van een intrinsieke, dus niet van uitwendige factoren afhankelijke, cyclus van depolarisaties en repolarisaties, die zich uiten als langzame golven. Sommige van deze golven leiden tot spiercontractie. Er zijn in de darmwand twee (volgens anderen drie) zenuwnetten: één tussen de lengtespieren en de kringsspieren (de myenterische plexus: plexus van Auerbach), één in de submucosa (plexus van Meissner) en anderen onderscheiden nog de plexus profundus of plexus van Cajal. De zenuwnetten regelen de darmbewegingen door lokale reflexen. Dit alles wordt gecontroleerd door de regulatie via het cholinerge parasymphathische (via de n.vagus) en het adrenerge sympathische zenuwstelsel. Hierbij heeft het eerste stelsel een versterkend en het tweede een remmend effect. Daardoor kan de darmbeweging ook door de hogere centra worden beïnvloed (b.v.

versterkte peristaltiek en soms pijngevoelens bij angst en schrik). Een laatste wijze van regulatie is via een aantal peptidehormonen afgescheiden door endocriene cellen in de mucosa van maag en darm. Een overzicht van de voornaamste spijsverteringspeptidehormonen wordt gegeven in tabel 2. Het mechanisme van de maagbewegingen is in al deze opzichten volledig vergelijkbaar met dat van de darmbewegingen. De maag kan aan de duodenumzijde afgesloten worden door de sfincter pylori. Deze gaat bij aankomst van een contractiegolf uit de pylorus slechts open als in het duodenum de pH, die door aankomst van de zure maaginhoud (pH 3,5) sterk is gedaald, weer tot ongeveer 6 is gestegen. De sfincter sluit na opening weer onmiddellijk omdat het duodenum door het binnenkomen van voedsel wordt gerekt, hetgeen de pylorus-reflex oproept. Dit betekent dat het duodenum bepaalde proprioreceptoren moet bezitten. De duodenumwand bevat bovendien ook chemoreceptoren die worden geprikkeld door de zure maaginhoud die het duodenum binnenkomt zodat de sfincter sluit.

5.5. Enzymen betrokken bij de spijsvertering:

Koolhydraten, eiwitten en vetten, zijn kwantitatief de belangrijkste bestanddelen van het voedsel en niet rechtstreeks opneembaar in het bloed zodat ze in het darmkanaal zodanig worden bewerkt dat dit wel mogelijk wordt. De bindingen die hiertoe moeten worden verbroken zijn respectievelijk de glycoside-, de peptide- en de esterbinding. Dit vindt plaats door middel van hydrolyse, een proces waarbij slechts weinig van de energieinhoud van de voedingsstoffen verloren gaat en die wordt gekatalyseerd door specifieke enzymen: carbohydrasen (werkend op glycosidebindingen in koolhydraten), peptidasen (werkend op peptidebindingen in eiwitten) en lipasen (werkend op esterbindingen in lipiden). De correcte naam voor peptidasen is eigenlijk proteinasen. Vaak worden ze ook proteasen genoemd.

Carbohydrasen hebben een grote specificiteit ten aanzien van het type glycosidebinding, het ringtype en de afmeting en de structuur van het koolhydraatmolecule. Zoals reeds eerder opgemerkt bezitten vertebraten geen enzymen die in staat zijn om de β -glycosidebindingen in cellulose te verbreken. Wel zijn in het darmkanaal alle enzymen aanwezig om zetmeel (amylum) en eenvoudige disacchariden af te breken doormiddel van resp amylase en disaccharidasen.

Tabel 2: Peptidehormonen van het spijsverteringsstelsel:

Tabel 3

Voornaamste gastro-intestinale peptidehormonen.

<i>naam</i>	<i>syntheseplaats</i>	<i>targetweefsel</i>	<i>voornaamste werking</i>	<i>stimulus tot secretie</i>
gastrine*	maag	exocriene cellen en spieren van de maag (in geringe mate pancreas)	stimuleert HCl-productie en secretie, (secretie pepsinogeen); stimuleert de maag motiliteit van de maag; stimuleert de geringe secretie van pancreassap)	nervus vagus, bepaalde voedselbestanddelen in de maag
enterogastron* (gastric inhibitory peptide: GIP)	voorstedeel van dunne darm	mucosa en spieren van de maag	remt de secretie door en de motiliteit van de maag; stimuleert de Brunner-klieren in de dunne darm	monosacchariden en vetten in het duodenum
bulbogastron	voorstedeel van de dunne darm	mucosa en spieren van de maag	remt de secretie door en de motiliteit van de maag	de aanwezigheid van zuur in het duodenum
secretine*	duodenum	pancreas, exocriene cellen en spieren van de maag	stimuleert de afgifte van water en NaHCO_3 ; remt de secretie door en de motiliteit van de maag	voedsel of sterk zuur in dunne darm
vasoactieve intestinale peptide (VIP)	duodenum		verhoogt de bloedstroom naar spijsverteringsorganen; stimuleert de afgifte van dun pancreassap; remt de secretie door de maag	de aanwezigheid van vetten in het duodenum
enkefaline	dunne darm	maag pancreas darm	stimuleert HCl-secretie; remt enzymsecretie door pancreas; remt darmbewegingen	
somatostatine	dunne darm	maag pancreas darm	remt HCl-secretie, secretie van het pancreas en darmbewegingen	
cholecystokinine* -pancreozymine (CCK-PZ) (vroeger als twee afzonderlijke hormonen beschreven)	voorstedeel van dunne darm	galblaas pancreas	contractie van galblaas stimuleert de secretie van (enzymhoudend) pancreassap	vetzuren en aminozuren in duodenum
enteroglucagon	duodenum	jejunum (nuchtere darm) pancreas	remt darmbeweging remt secretie	koolhydraten in duodenum

* Belangrijkste (best bekende) hormonen

Van amylase komen in de natuur twee typen voor: α -amylase en β -amylase Bij dieren

komt uitsluitend α -amylase voor. Voor de werking het enzyme is de aanwezigheid van Cl^- vereist. Het verbreekt in zetmeel (en glycogeen) op willekeurige plaatsen de α -1,4-bindingen met uitzondering van de laatste in de keten. Bij afbraak van amylose ontstaat zo maltose en maltotriose. De afbraak van amylopectine en glycogeen verloopt op identieke wijze met dien verstande dat de 1,6-bindingen niet worden verbroken. β -amylase komt voor in planten en verbreekt in de ketens steeds alleen de voorlaatste α -1,4-binding. Bij een vertakking van de keten stopt de enzymwerking. We α -amylase dus een endoamylase en β -amylase dus een exoamylase kunnen noemen. Dierlijke organismen zijn niet in staat de 1,6-binding in intact zetmeel (of glycogeen) aan te tasten, planten kunnen dit wel met het z.g. R-enzyme.

Bij vertebraten komen een vijftal oligo-en disaccharidasen voor waaronder: maltase, isomaltase (oligo-1,6 α -glucosidase), sucrase en lactase. Isomaltase is essentieel voor het verbreken van de 1,6-bindingen uit amylopectine. Sucrase is niet bij alle vertebraten even actief. Bij afwezigheid of geringe activiteit van dit enzym wordt sucrose dat als zodanig niet opneembaar is slecht of niet verwerkt. Bij aanwezigheid van veel sucrose in het dieet kan de darminhoud hierdoor een hoge osmotische waarde verkrijgen, waardoor de resorptie van water in de dikke darm wordt verhinderd en ernstige vormen van diarree ontstaan. Lactase is zoals eerder vermeld vooral belangrijk voor jonge dieren. Bij volwassen mensen, met uitzondering van Europeanen en enkele Afrikaanse groepen, ontbreekt lactase, waardoor het gebruik van melk tot dezelfde problemen leidt als gebrek aan sucrase voor sucrose geeft.

Proteinasen. Naar de plaats in de peptideketen waarop deze enzymen aangrijpen onderscheidt men exopeptidasen en endopeptidasen. De exopeptidasen grijpen uitsluitend aan op de uiteinden van de peptideketen, carboxypeptidasen aan de kant van de vrije carboxylgroep, aminopeptidasen aan de kant van de vrije aminogroep. Zij splitsen vrije aminozuren, di- en tripeptiden af. Ze binden zich aan het substraat door middel van een metaalion en worden dan ook metaalproteinasen genoemd (Zn^{2+} in carboxypeptidasen, Mg^{2+} of Mn^{2+} in aminopeptidasen). De endopeptidasen hebben vaak een uitgesproken specificiteit voor de aminozuurresiduen ter weerszijden van de te verbreken binding. De plaats in de keten is hierbij in principe niet van belang. Ze worden onderscheiden in serine- en zure proteinasen. Bij de serineproteinasen maakt een serineresidu deel uit van het actieve centrum. Hiertoe behoren trypsine en chymotrypsine die ook in andere opzichten structureel vrij veel overeenkomst vertonen. Ze zijn actief bij pH 7 - 9. Trypsine splitst uitsluitend peptidebindingen waarvan de carbonylgroep (CO) geleverd wordt door een basisch aminozuur (arginine of lysine).

Chymotrypsine werkt vooral op peptidebindingen waarvan de carbonylgroep afkomstig is van een aromatisch aminozuur of een aminozuur met een lange hydrofobe zijketen. Zure proteinasen worden gekenmerkt door de aanwezigheid van twee asparaginezuurresten in het actieve centrum. Ze zijn werkzaam in een zeer zuur milieu en komen slechts voor bij dieren die HCl in het darmkanaal produceren (pH-optimum van het enzym ongeveer 2). Het belangrijkste enzym uit deze categorie is pepsine. Het vertoont dezelfde substraatspecificiteit als chymotrypsine.

Naast de genoemde exo- en endopeptidasen komen ook nog een aantal dipeptidasen voor die in neutraal tot basisch milieu bepaalde dipeptiden splitsen in vrije aminozuren. De meeste proteolytische enzymen worden gesynthetiseerd, opgeslagen en afgegeven als proenzym. Dit is een inactieve vorm, vaak zymogeen genoemd (bv. pepsinogeen, trypsinogeen, chymotrypsinogeen, procarboxypeptidase). Deze zymogenen zijn in de cel omgeven door een membraan en worden door exocytose afgegeven (zymogeengranule). Door opslag in zymogeengranulen wordt zelfvertering van het enzym en vertering van de cel voorkomen. Na exocytose verkrijgen ze hun werkzaamheid door een activatie, die voor alle proteinasen in principe op dezelfde wijze gebeurt, namelijk door afsplitsing van een deel van het eiwitmolecule doormiddel van een ander enzym en/of door een sterke daling van de zuurtegraad.

Lipasen. Deze eiwitten verzorgen de vertering van lipiden door van triacylglycerolen de vetzuren gekoppeld aan de 1 en 3-plaats van glycerol af te splitsen. Ze kunnen dit niet bij vetmoleculen die volledig in water zijn opgelost (homogeen systeem), maar moeten werken aan het grensvlak substraat-water (heterogeen systeem). Lipasewerking wordt dan ook bevorderd door dit grensvlak te vergroten bv. door vetten te emulgeren met behulp van oppervlakte-actieve stoffen zoals galzure zouten. Het belangrijkste enzyme uit deze groep is pancreaslipase, dat een pH-optimum vertoont bij 8,9-9,2.

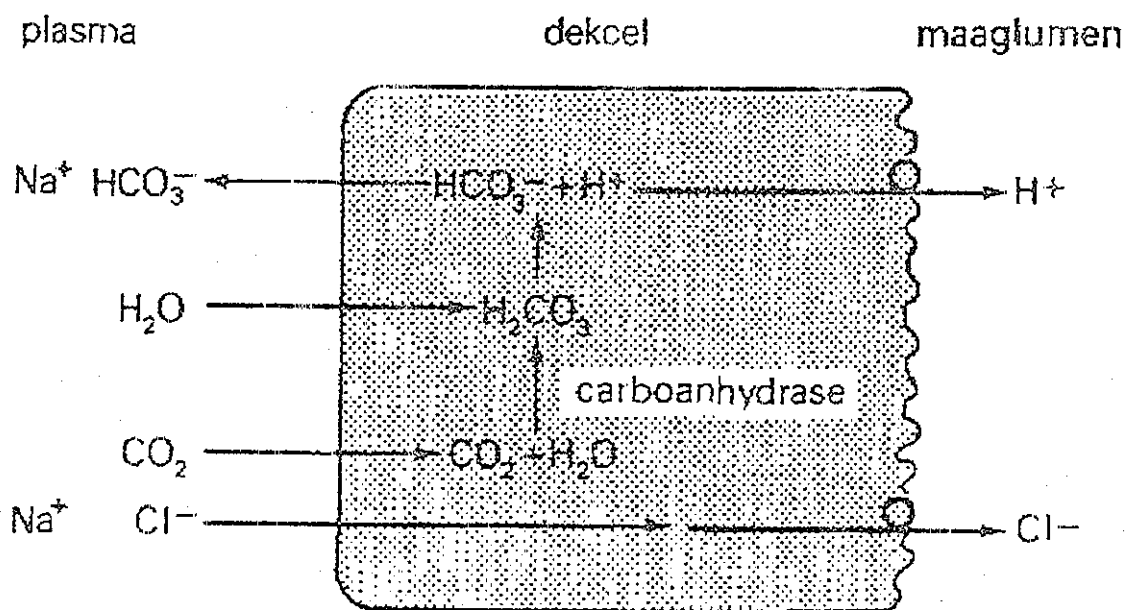
Bij vertebraten, maar vooral bij invertebraten, treffen we tevens esterasen aan die vooral de binding splitsen tussen eenwaardige alcoholen en vetzuren (wassen). Ook volledig opgeloste substraatmoleculen kunnen hierdoor worden aangetast. Het actieve centrum bevat serine. Ze worden dan ook serine-esterasen genoemd en zijn verwant met de eerder besproken serine-proteasen. Dit verklaart waarom deze proteasen tevens een zwakke lipolytische werking hebben. Er wordt wel verondersteld dat deze serine-houdende enzymen in hun ontwikkeling een gemeenschappelijke voorloper hebben.

5.6. De vorming van secreten in het darmkanaal:

De aan het darmkanaal afgegeven secreten (spijsverteringssappen) bestaan uit water, ionen, enzymen, slijm en eventueel andere stoffen met een specifieke werking. Bij vertebraten worden water en ionen op het moment van afgifte opgenomen uit het bloed door ultrafiltratie of uit de interstitiele vloeistof door actief ionentransport, gevolgd door passieve wateropname. Aanzienlijke hoeveelheden water worden op deze wijze per dag uitgescheiden: ongeveer 1 liter speeksel, 1-3 liter maagsap, 1 liter pancreassap, 1 liter gal en 1 liter darmsap.

Enzymen worden in de kliercellen gesynthetiseerd aan de ribosomen van het ribosomaal endoplasmatisch reticulum en vervolgens in het Golgi-apparaat in een membraan verpakt. Deze z.g. zymogeengranula worden, zoals reeds eerder opgemerkt, bij vertebraten door exocytose naar buiten afgegeven. Bij invertebraten komen echter ook andere wijzen van afgifte voor. Tot de stoffen met een specifieke werking behoren zoutzuur en gal, geproduceerd in respectievelijk maag en lever.

Zoutzuur wordt gevormd door de dekcellen in de exocriene maagklieren. Door de werking van deze cellen is de waterstofion concentratie in het maagsap 10^6 maal zo hoog als in het bloedplasma. Dit kation komt vrij uit de door het enzym carboanhydrase gekatalyseerde reactie $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} = \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$. Door de grote hoeveelheid CO_2 ligt het evenwicht naar rechts. Bij de in de cel heersende pH (5-6) gaat de dissociatie niet verder. Het HCO_3^- diffundeert naar het bloedplasma onder uitwisseling van Cl^- , waarna H^+ en Cl^- actief onder verbruik van energie uit ATP over de plasmamembraan naar het maaglumen wordt gepompt (fig 3.).



Figuur 3: Schema van de HCl-secretie door de dekcellen. Zowel H^+ als Cl^- worden actief over de membraan getransporteerd naar het maaglumen

Het galsap bevat geen spijsverteringsenzymen, maar is wel zeer belangrijk voor de vertering van vetten. Het bestaat uit water met anorganische zouten en bevat cholesterol, lecithine, galpigmenten en galzouten. De galkleurstoffen, bilirubine en biliverdine, ontstaan in de lever bij de afbraak van hemoglobine. Zij hebben geen functie in de darm en verlaten het lichaam via de faeces, waarvan zij mede de kleur bepalen.

Galzouten worden door oxydatie gevormd uit cholesterol, waarvoor de lever een belangrijke syntheseplaats is. Ze verschillen van elkaar door het aantal en de positie van de OH-groepen aan het steroidskelet. Ze verbinden zich met de aminogroep van glycine of taurine tot een geconjugeerd galzuur, dat als gevolg van de hoge pH als Na^+ -zout aanwezig is (fig. 4). Deze verbinding, bestaande uit het hydrofobe galzuur en het hydrofiele aminozuur, werkt sterk oppervlaktespanning verlagend waardoor vetten worden geemulgeerd en als gevolg van de resulterende oppervlaktevergroting beter aantastbaar worden voor lipasen.

Naast deze rol in de spijsvertering is gal door zijn hoge zuurtegraad ook van belang voor de eindfase van de vertering die in neutraal tot basisch milieu verloopt en volgt op de fase in het sterk zure maagmilieu. Een derde functie van gal is de uitscheiding van allerlei water-onoplosbare afvalproducten zoals de al eerder genoemde galkleurstoffen,

maar ook steroiden en farmaca.

Gal wordt na produktie via de galgang vervoerd naar de galblaas waar het tijdelijk wordt opgeslagen en sterk geconcentreerd als gevolg van actieve opname van Na^+ en Cl^- door het galblaasepitheel. Dit gaat gepaard met een osmotische waterverplaatsing waardoor water uit het lumen van de galblaas wordt verwijderd.

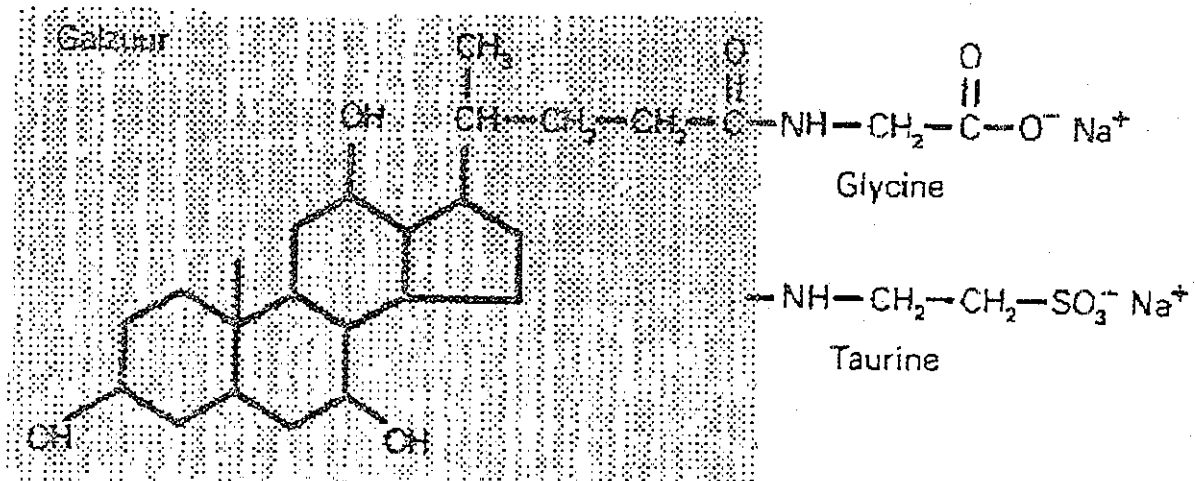


Fig 4 Glycocholaat en taurocholaat zijn geconjugeerde galzuren bestaande uit choizuur gebonden aan respectievelijk de aminozuren glycine of taurine.

5.7. Regulatie van de afgifte van secreten in het darmkanaal:

Dieren die zich voortdurend voeden, zoals filter voeders, verteren hun voedsel ook min of meer continu. Bij andere dieren worden enzymen slechts afgescheiden bij aanwezigheid van voedsel in het spijsverteringskanaal. Vertebraten en met name zoogdieren, hebben complexe regulatiemechanismen ontwikkeld die de toevoer van spijsverteringssappen in de juiste hoeveelheid en op het juiste moment moeten verzekeren. Deze regulatie geschiedt zowel neuraal als hormonaal. In het algemeen wordt de mate waarin van deze regulatiesystemen in een bepaald deel van het spijsverteringskanaal gebruik wordt gemaakt, bepaald door de verblijftijd van het voedsel in dat deel. Zo is de afscheiding van speeksel erg snel en volledig onder neurale controle. De afscheiding in de maag wordt zowel neuraal als hormonaal gereguleerd, terwijl de secretie in de dunne darm waar het voedsel erg lang verblijft vrijwel uitsluitend hormonaal wordt bestuurd.

De neurale controle wordt uitgeoefend door het parasympathische zenuwstelsel, waarbij de n.vagus een stimulerend en de n.sympathicus een remmend effect heeft op de secretie. Zo prikkelt de aanwezigheid van voedsel in de mond zintuigen, hetgeen via efferente vagus- en sympathicusbanen de speekselklieren tot secretie aanzet. De neurale regulatie van maagsapsecretie vindt op vergelijkbare wijze plaats. Voor deze secretie is de aanwezigheid van voedsel in de mond of maag niet absoluut nodig. Reeds het zien of ruiken van voedsel kan voldoende zijn. Bij deze z.g. psychisch geïnduceerde secretie is het zintuiglijk waarnemen van voedsel zodanig geassocieerd met het werkelijk opnemen van voedsel dat het er als het ware aan gelijk gesteld wordt. Voorwaarde voor het optreden van deze z.g. voorwaardelijke reflex is het bestaan van een normale onvoorwaardelijke reflex voor de secretie. In dit geval het afscheiden van secreet bij het werkelijk binnenkomen van voedsel. Het is duidelijk dat deze voorwaardelijke reflex de mogelijkheid opent dat mond en maag als het ware anticiperen op de aanstaande spijsverteringsarbeid door al bij het zien van het voedsel enzymen te gaan afscheiden.

De Russische fysioloog Pavlov heeft dit verschijnsel omstreeks 1900 uitvoerig bestudeerd. Geeft men enige malen tegelijk met het in de bek brengen van voedsel een andere prikkel, b.v. een licht- of geluidsignaal, dan reageert na enige tijd het dier op deze prikkel alleen, zonder enig contact met voedsel, met afscheiding van speeksel en maagsap. Men noemt dit psychische secretie of voorwaardelijke reflexen, omdat de voorwaarde voor het optreden van de reactie het bestaan is van een onvoorwaardelijke reflex. In dit geval afscheiding van speeksel of maagsap bij het komen van voedsel in de bek. Men veronderstelt nu dat de afscheiding van secreten door een hond bij het zien van vlees, ook op deze wijze is ontstaan. De onvoorwaardelijke reflex is aangeboren, de voorwaardelijke reflex is verworven, doordat bij het eten het dier meestal eerst het voedsel ziet. Er zou dan een combinatie van reeds aanwezige zenuwbanen optreden die tot die tijd niet gebruikt werd.

De hormonale regulatie van de secretie vindt plaats doormiddel van peptiden afgescheiden door endocriene cellen in de mucosa van maag en dunne darm. Dat het hier om hormonen gaat, is als volgt aan te tonen. Als een hongerende hond wordt ingespoten met wat bloed van een gevoede hond gaan maagwand en pancreas over tot secretie. Deze secretie blijft achterwege als bloed van een hongerende hond wordt ingespoten. Blijkbaar bevat het bloed van de gevoede hond stoffen die maagwand en pancreas aanzetten tot secretie. Deze z.g. gastro-intestinale peptidehormonen worden ook wel weefselhormonen genoemd omdat ze niet in gelokaliseerde organen zoals de schildklier worden gevormd. Sommige worden via de bloedbaan vervoerd, andere

werken meer lokaal door diffusie via de intracellulaire ruimten naar de doelwitcellen (of neuronen). Het betreft kleine peptiden (2000-5000 D) waarvan de structuur inmiddels grotendeels is gekend. Opmerkelijk is dat verscheidene van deze hormonen identiek zijn aan neuropeptiden die in het centrale zenuwstelsel als signaalstoffen dienen.

Tenslotte wordt de regulatie van de secretie van de diverse spijsverteringssappen besproken.

Mond. De secretie van speeksel staat geheel onder neurale controle via de n.vagus en kan boven de normale activiteit uitstijgen als gevolg van een onvoorwaardelijke reflex wanneer het mondslijmvlies met voedsel in contact komt of als gevolg van een voorwaardelijke geconditioneerde reflex bij het zien van of denken aan voedsel. De hoeveelheid en de samenstelling van het speeksel hangt nauw samen met de aard van het voedsel. Zo kan het speeksel sereus (meer water) of mukeus (meer slijm) zijn.

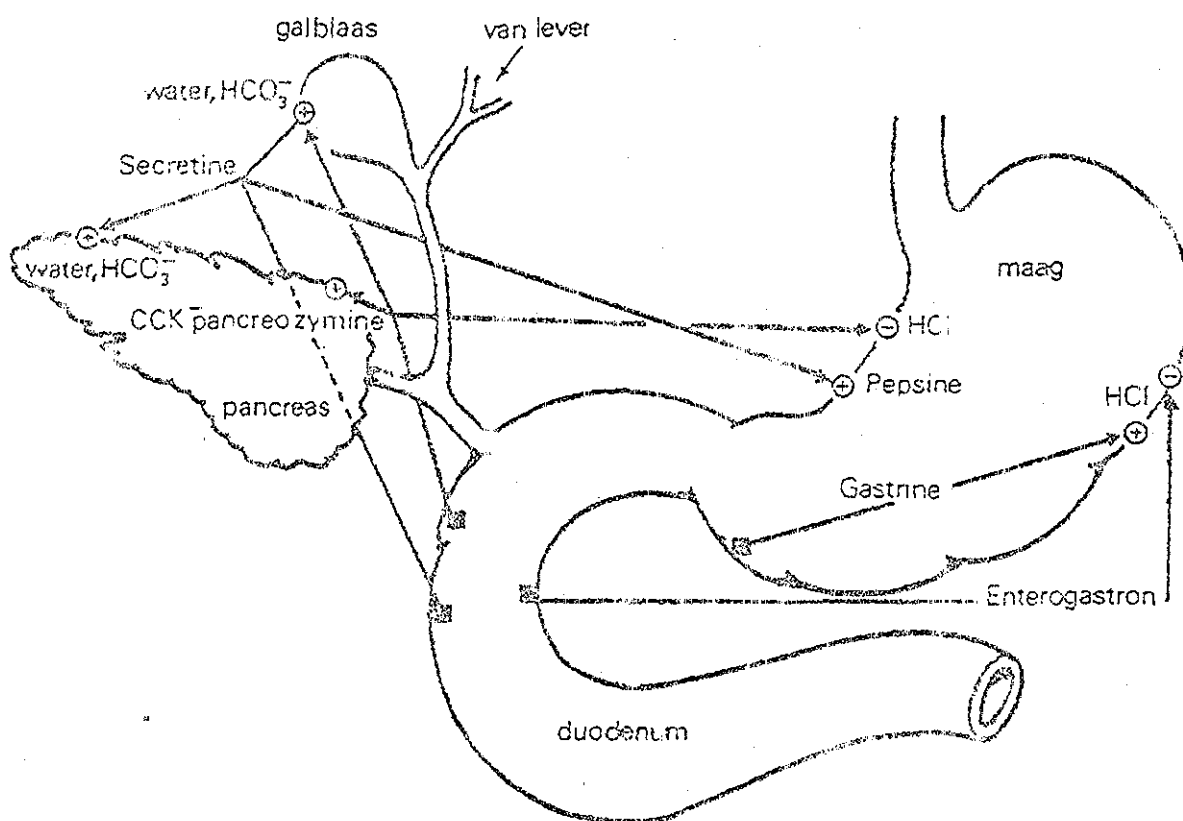
Maag. In de regulatie van de maagsapsecretie zijn drie fasen te onderscheiden. 1. de cefale fase: secretie treedt op bij het zien of ruiken van voedsel, dus bij een voorwaardelijke reflex. Deze fase blijft achterwege bij het doorsnijden van de n. vagus. 2. de gastrische fase: in deze fase wordt de secretie gereguleerd met behulp van het hormoon gastrine, terwijl ook histamine een rol speelt. Prikkelers die resulteren in afgifte van gastrine uit de endocriene cellen zijn: rekking van het portiergedeelte van de maag door het voedsel en de inwerking op het slijmvlies in dit deel van de maag door bestanddelen uit het voedsel, zoals vleesextracten en eiwitverteringsprodukten. De gastrine-afgifte neemt af bij dalende pH en stopt bij pH 1,5. 3. de intestinale fase: afhankelijk van de samenstelling van de voedselmassa (chymus) die uit de maag het duodenum binnen komt wordt de maagsapsecretie gestimuleerd dan wel geremd. Zo wordt bij aanwezigheid van polypeptiden en proteïnen in de chymus gastrine vrijgemaakt uit de mucosa van het duodenum, wat na transport door het bloed stimulerend werkt op de maagsapsecretie. Remmende effecten op de secretie hebben de hormonen secretine, enterogastron en het 'vasoactive intestinal peptide' (VIP).

Pancreas: Bij aankomst van de zure chymus in de dunne darm worden, in verhouding tot de hoeveelheid zuur, de hormonen secretine en VIP afgegeven door endocriene cellen, die de pancreas aanzetten tot afgifte van een dunne vloeistof rijk aan NaHCO_3 . Dit systeem zal dus leiden tot een snelle neutralisatie van de sterk zure chymus door bicarbonaat. In de chymus aanwezige verteringsprodukten, met name aminozuren en

lange-ketenvetzuren, leiden tot de afgifte van cholecystokinine dat de pancreas stimuleert tot het afgeven van een enzymrijk sereet. Dit cholecystokinine is identiek aan het vroeger wel onderscheiden pancreozymine en wordt daarom ook wel cholecystokinine-pancreozymine (CCK - PZ) genoemd.

Lever: Cholecystokinine prikkelt de gladde spieren in de wand van de galblaas tot contractie, waardoor gal in het duodenum wordt geperst.

Darm: De secretie in de dunne darm staat onder controle van een aantal hormonen, waaronder: secretine, enterogastron en gastrine. De secretie wordt tevens gereguleerd door de n.vagus maar komt ook tot stand als lokale reflex op uitrekking van de wand van de dunne darm. Het sereet van de dikke darm bevat geen enzymen, maar bestaat uit een dunne, basische vloeistof waarin bicarbonaat en slijm voorkomen. De effecten van de belangrijkste hormonen van het darmkanaal op de spijsvertering zijn samengevat in figuur 5.



Figuur 5: Effecten van de belangrijkste hormonen van het darmkanaal op de spijsvertering.

5.8. Het eigenlijke verteringsproces:

Koolhydraten Zetmeel en cellulose zijn de voornaamste koolhydraten in het voedsel. Dieren bezitten geen enzymen die de β -glycosidebindingen in cellulose kunnen verbreken, zodat zetmeel het voornaamste voedingskoolhydraat is. Daarnaast komen in het voedsel kleinere hoeveelheden glycogeen, pectinen en dergelijke voor die op dezelfde wijze worden afgebroken als zetmeel.

Door α -amylase uit het speeksel wordt zetmeel gesplitst in maltosemoleculen. Door de korte verblijftijd van het voedsel in de mond is de splitsing zeer onvolledig. De werking van het speekselamylase gaat in de maag echter door tot de pH in de voedselmassa is gedaald tot ongeveer 4,0. 30 tot 40% van het zetmeel is dan omgezet in maltose. De verdere afbraak vindt plaats door α -amylase uit het pancreassap, terwijl de gevormde disacchariden worden gesplitst door disaccharidasen, gelokaliseerd in de borstelzoon van de cellen grenzend aan het lumen van de dunne darm.

Eiwitten. De vertering van eiwitten begint in de maag door de werking van het endopeptidase pepsine, dat onder invloed van HCl of reeds aanwezig pepsine door alsplitsing van peptideketens wordt gevormd uit het inactieve pepsinogeen, afgescheiden door de hoofdcellen. Voedingseiwitten zullen als gevolg van de lage pH in de maag in het algemeen positief geladen zijn. Door de bijzondere aminozuursamenstelling van pepsine (36 zure aminozuren tegenover drie basische aminozuren) zal dit enzym bij de heersende pH negatief geladen zijn.

De vertering van eiwitten wordt in het duodenum voortgezet door de endopeptidasen trypsine, (ontstaan uit trypsinogeen onder invloed van het enzym enterokinase, afgescheiden door duodenumcellen) en chymotrypsine, (ontstaan uit chymotrypsinogeen onder invloed van trypsine). De verdere vertering van de kleinere peptideketens tot aminozuren vindt plaats met behulp van exopeptidasen, (carboxypeptidasen geactiveerd door trypsine afkomstig uit de pancreas en aminopeptidasen voorkomend in het darmsap) en dipeptidasen.

Lipiden Deze vertering begint in de maag onder invloed van het maaglipase, maar dit proces is van weinig belang voor de vertering. De eigenlijke vertering vindt plaats in de dunne darm, nadat de triacylglycerolen door oppervlakte-actieve componenten uit de gal (galzouten en fosfolipiden) zijn geemulgeerd. Door de enzymen pancreaslipase en in mindere mate darm lipase worden de triacylglycerolen afgebroken tot monoacylglycerolen, vetzuren en glycerol. De eerste twee afbraakproducten vormen

samen met de galzuren micellen die door de darmmucosa kunnen worden geresorbeerd.

5.9. Resorptie van splitsingsproducten en transmucosa transport:

Om bruikbaar te zijn voor het organisme moeten de tijdens de spijsvertering gevormde splitsingsproducten uit het darmlumen opgenomen worden door de darmwand en doorgegeven worden aan het circulatiesysteem. Deze resorptie vindt vooral plaats in de dunne darm, die door zijn sterke oppervlaktevergroting en goede doorbloeding hiervoor uitermate geschikt is. Opname vindt plaats via de gespecialiseerde apicale membraan van de resorberende cellen. Zo is deze membraan voorzien van een glycocalyx, een netwerk van glycoproteïnen. De glycocalyx vormt samen met de microvilli de borstelzoom waarin een aantal spijsverteringsenzymen zijn ingebed (b.v. disaccharidasen en aminopeptidasen). De slotfase van de vertering vindt dus vlak tegen de membraan plaats welke transportsystemen bevat voor de opname in de cel van stoffen uit het darmlumen. Tenslotte zijn systemen aanwezig om opgenomen stoffen weer uit de cel af te geven aan de lichaamsvloeistof via de basolaterale membraan.

De wijze van opname van een produkt wordt sterk bepaald door zijn fysisch-chemische eigenschappen. Algemeen worden vier verschillende soorten van transport onderscheiden:

Eenvoudige diffusie. Lipofiele verbindingen, zoals vetzuren, monoacylglycerolen, cholesterol en andere vetoplosbare verbindingen, diffunderen door de lipide-dubbellaag van de membraan. Hydrofiele verbindingen kunnen door watergevulde poriën in de membraan naar binnen diffunderen. Voor ongeladen stoffen, zoals alcohol en sommige suikers, is de diffusiesnelheid evenredig met de concentratiegradient over de porie. Voor geladen stoffen is deze snelheid evenredig met de elektrochemische gradient. Deze passieve diffusie kost geen energie en de richting van het transport wordt bepaald door de chemische of elektrochemische gradient.

Gefaciliteerd transport. Hierbij worden lipideonoplosbare verbindingen door in de membraan gelegen transportsystemen door de membraan getransporteerd. De moleculen volgen ook hier de concentratiegradient, die tevens de drijvende kracht levert. Principeel is er geen verschil met de besproken diffusie, het carriermolecule heeft slechts de membraanpermeabiliteit van het te transporteren molecule vergroot. Een aantal suikers waaronder fructose worden op deze wijze getransporteerd.

Actief transport Hierbij worden stoffen zoals glucose, galactose en aminozuren, tegen de concentratiegradient in opgenomen door de cel. De drijvende kracht voor dit energievragende proces wordt geleverd door de passieve influx van Na^+ -ionen. Dit transportsysteem maakt gebruik van een voor Na^+ en de te transporteren stof gemeenschappelijk transportsysteem. De concentratiegradient voor Na^+ wordt in stand gehouden door een ATP-verbruikende Na^+/K^+ -pomp in de basolaterale membraan, zodat de energie voor de opname van suikers en aminozuren uiteindelijk geleverd wordt door ATP. Voor de opname van aminozuren zijn vier afzonderlijke, en onderling niet competerende cotransportsystemen aanwezig: één voor de 15 neutrale, één voor de 3 basische en één voor de 2 zure aminozuren. Het vierde systeem is voor glycine, proline en hydroxyproline.

4 Tenslotte is er opname van grotere gehelen b.v. peptiden of micellen door endocytose (pinocytose).

Opname van water vindt plaats door diffusie. De darminhoud is steeds isosmotisch met de mucosacellen. Overigens vindt wateropname ook plaats in de dikke darm. Afgifte van suikers en aminozuren uit de mucosacellen aan de bloedbaan vindt plaats door gefaciliteerd transport. De afgifte van lipiden is door het hydrofobe karakter van deze stoffen iets ingewikkelder. Nadat complexen van galzure zouten, monoacylglycerolen en vetzuren in de mucosa zijn opgenomen, vindt aan het SER resynthese van triacylglycerolen plaats. Aan/in het SER en het Golgi-systeem worden deze triacylglycerolen samen met fosfolipiden en cholesterol verpakt in een laagje lipoproteïne en dan als chylomicronen door exocytose via de laterale membraan aan de lymfebaan afgegeven. De galzure zouten worden via de poortader weer teruggevoerd naar de lever, waarmee de enterhepatische circulatie gesloten is.

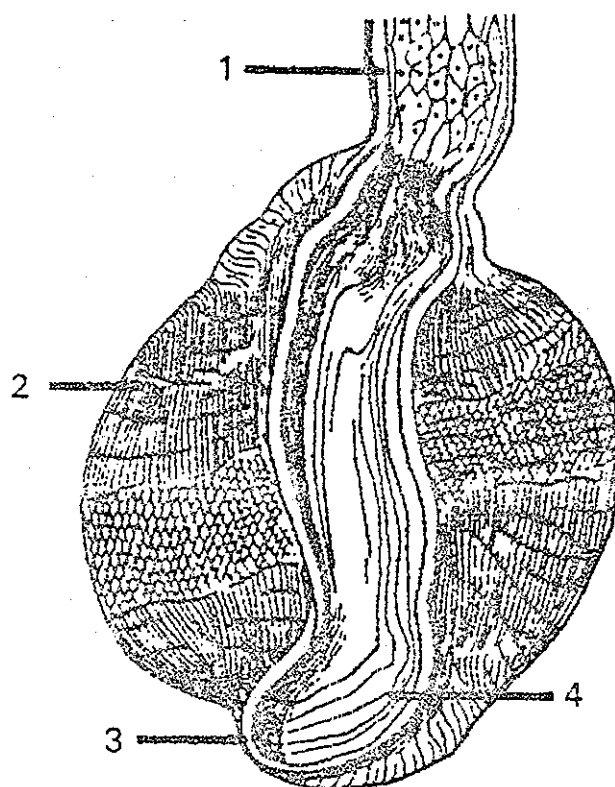
6. Vergelijkende aspecten van de spijsvertering:

Het verteren van plantaardig materiaal stelt bijzondere eisen aan het spijsverteringssysteem. Bij zaadeters en herbivoren worden dan ook vaak adaptaties aan dit voedsel aangetroffen doordat de maag in compartimenten is verdeeld.

6.1. Vogels:

Zaden zijn rijk aan reservematerialen zoals: zetmeel, lipiden en eiwitten. Ze vormen een hoogwaardig voedsel met een hoge energieinhoud. Als gevolg hiervan zijn de voor een dier benodigde hoeveelheden klein. Zaden zijn echter door hun hardheid moeilijk te fijn te malen, waarbij nog komt dat intacte zetmeelkorrels moeilijk te verteren zijn. Vogels bezitten als adaptatie een dubbele maag (digastrisch). Het voedsel komt eerst in een dunwandige kliermaag, waar het wordt gemengd met HCl en pepsine en gaat dan naar de dikwandige spiermaag, waarvan de binnenzijde is bekleed met een keratinelaag (fig 6). Deze maag contraheert krachtig en functioneert, mede als gevolg van speciaal met het voedsel opgenomen steentjes, als een maalsysteem.

De meeste vogels bezitten bovendien een krop, een voor de maag gelegen opslagplaats voor voedsel. Er worden geen enzymen in afgegeven maar het voedsel wordt er geweekt. Bij duiven vervloeien cellen van het bekleedende epitheel tot de zogenaamde duivemelk, die als voedsel voor de jongen dient.



Figuur 6 Maag van de kip: 1. kliermaag met papillen, 2. spieren van de spiermaag, 3. psoeblaas die de spieren verbindt, 4. lumen van de spiermaag.

6.2. Herbivoren:

Bij graseters (en bladeters) is het probleem geheel anders. De plantecel bestaat voornamelijk uit een grote vacuole omgeven met wandstandig cytoplasma, vrijwel uitsluitend (en dus weinig) structuurlipiden, en dit alles verpakt in een celwand van cellulose. Dit laatste is moeilijk te verteren, zodat plantaardig materiaal per gewichtshoeveelheid een geringe energie-inhoud heeft. Dit maakt opname van grote hoeveelheden voedsel noodzakelijk.

Als aanpassing aan de moeilijke verteerbaarheid is het spijsverteringskanaal sterk verlengd. In veel gevallen zijn de blinde darm en dikke darm sterk ontwikkeld (b.v. paarden). Hier wordt door bacteriën het onverteerde voedsel nog eens bewerkt waarbij gistingen ontstaan die het dier ten goede komen. Deze vergistingen vinden dus plaats na de maag (postgastrische vertering). Bij konijnen en andere haasachtigen zijn maag en dikke darm ongeveer even belangrijk als fermentatieruimte. Hiermee hangt de bij deze dieren voorkomende coprofagie samen (het opeten van de faeces). Zij produceren twee typen faecale keutels: een eerste type dat overdag wordt geproduceerd (dagtype), en een tweede type dat in de blinde darm wordt gevormd en 's nachts wordt uitgescheiden (nachttype). Dit laatste type, omgeven met een gelatineuze laag en voornamelijk bestaande uit bacteriën, wordt door de dieren onmiddellijk opgegeten. De inhoud van deze keutel wordt in de maag vastgehouden en draagt daar bij aan een aanzienlijke vergisting van koolhydraten waarbij voornamelijk melkzuur wordt gevormd.

Het uitvoerigst is het systeem van symbiose aanwezig bij de herkauwers. Deze dieren zijn polygastrisch. De maag is verdeeld in vier afdelingen: pens (rumen), de maag (reticulum), boekmaag (omasum), lebmaag (abomasum) (fig 7). De pens is verreweg het grootst (ongeveer 60 liter bij de koe). Het oppervlak van de veel kleinere netmaag is bedekt met een netwerk van plooien van ca. 1 cm hoog. De boekmaag is inwendig voorzien van bladen als in een boek. Pens, netmaag en boekmaag zijn te beschouwen als derivaten van de oesophagus en fungeren als fermentatiekamers. De lebmaag is vergelijkbaar met de maag van monogastrische dieren (afscheiding van pepsine, waterstofchloride en leb). De fermentatie is hier dus duidelijk pregastrisch. De onder anaerobe omstandigheden in de pens levende bacteriën (100 miljard bacteriën/ml) zijn specifiek en scheiden cellulase en andere hydrolasen af waardoor cellulose en overige koolhydraten worden afgebroken tot glucose, dat door de bacteriën wordt opgenomen.

het door de speekselklieren afgescheiden ureum. Deze processen vragen zoveel energie dat vrijwel alle glucose wordt verbruikt. Dit heeft verstrekken gevolgen voor de glucosevoorziening van de herkauwer. Door glucogenese en gluconeogenese moet uit azijnzuur, propionzuur, boterzuur en melkzuur in de behoefte aan glucose worden voorzien.

De bacteriën synthetiseren de diverse vitamines van het B-complex en vitamine K. Verder kunnen ze zwavel uit sulfaten inbouwen in aminozuren (methionine en cysteine).

Ten koste van de bacteriën leeft een fauna van protozoën (1 miljoen protozoën/ml pensinhoud). Bacteriën en protozoën worden met de chymus naar de lebmaag gevoerd, waardoor alle eiwitten en andere voedingsstoffen ten goede komen aan de gastheer als de microorganismen worden verteerd. De hoeveelheid eiwit die zo in de pens wordt gevormd en in de lebmaag wordt verteerd, wordt voor de koe geschat op 200-300 g per dag. Dit komt overeen met het eiwit verkrijgbaar uit 10-30 kg gras.

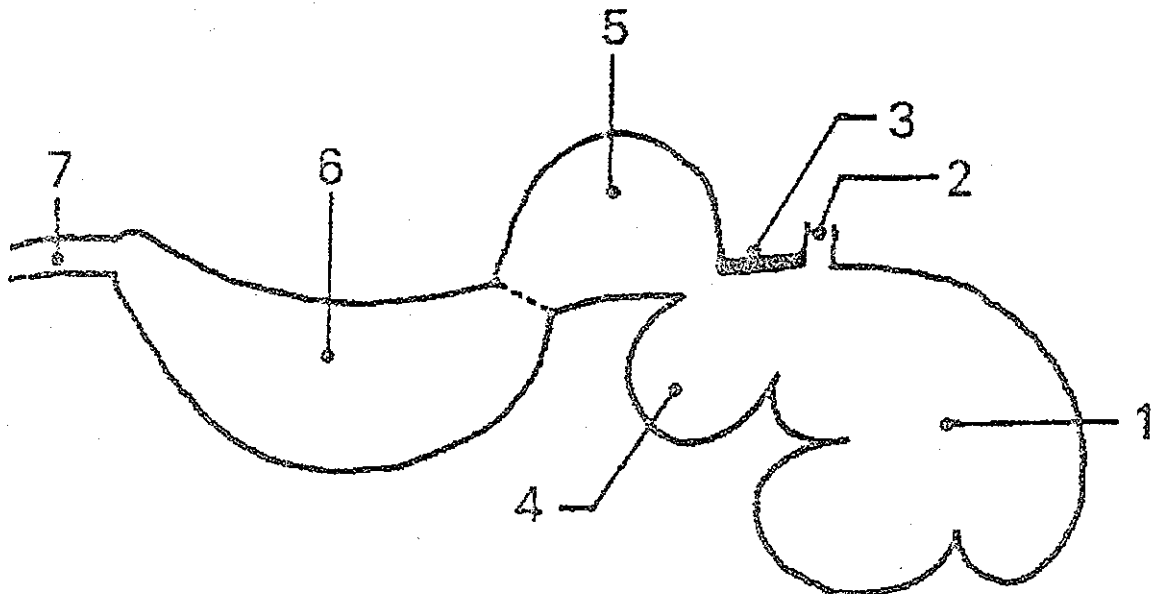
De hiervoor besproken gistingen treden ook op in de sterk ontwikkelde blinde en dikke darmen van bijvoorbeeld paarden en varkens. Ook hier vindt vorming en resorptie plaats van vluchtige vetzuren en van vitamines uit het B-complex. Het proces is echter maar half zo efficiënt als bij herkauwers. Zoals eerder opgemerkt nemen de haasachtigen een tussenpositie in tussen de groepen met pre- en postgastrische fermentatie.

6.3. Reptielen en amfibieën:

Over de eerste is zeer weinig onderzoek gedaan. Bij sommige, die veel insecten eten, komt in maag en pancreas een chitinase voor. Van sommige soorten schildpadden, slangen, hagedissen en krokodillen zijn trypsine, chymotrypsine en ribonuclease geïsoleerd. Amylase is in vrij grote hoeveelheden gevonden bij een van de weinige herbivore hagedissen (*Uromastix*) en bij de waterslang *Agkistrodon*, hoewel deze laatste carnivoor is.

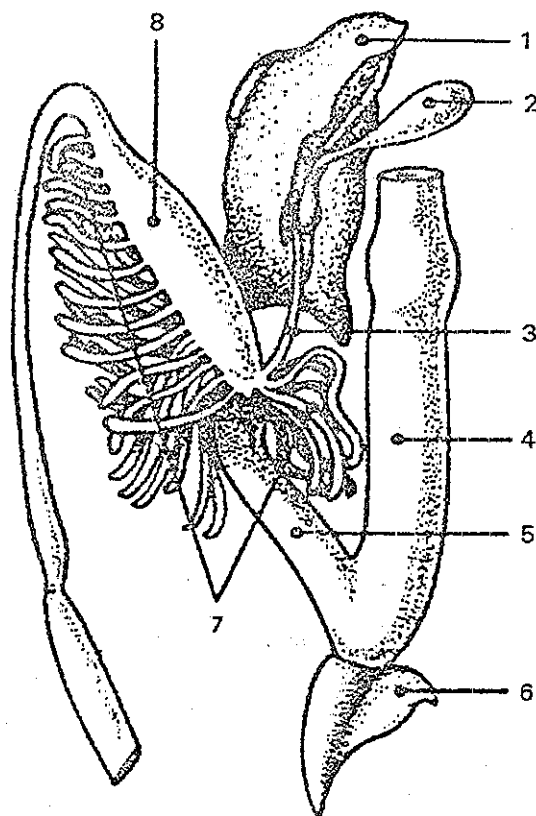
Bij de kikker, *Rana* lijken voorwaardelijke reflexen voor afscheiding van maagsap te ontbreken. Contact met voedsel of rekking door de vulling van de maag schijnt de prikkel tot afscheiding van maagsap te zijn. Voorts zijn bij *Rana* vele pepsine- (maar geen HCl-)afscheidende klieren reeds aanwezig in de oesophagus. De biologische betekenis hiervan is nog duister. Trypsine en chymotrypsine zijn bij *Rana* ook aangetoond.

en vervolgens vergist. Deze vergisting wordt gestimuleerd door kneedbewegingen van de pens en resulteert in de vorming van de gassen CO_2 en CH_4 die door oprisping worden verwijderd. De gevormde vluchtige vetzuren azijnzuur, propionzuur en boterzuur en ook het niet vluchtige melkzuur worden reeds in de pens geresorbeerd. Herkauwers danken hun naam aan het verschijnsel dat de pensinhoud in kleine porties wordt teruggevoerd naar de bek om daar verder met de kiezen te worden bewerkt. Dit geeft uiteraard mechanische verkleining waardoor enzymen een nieuw of groter aangrijpingsvlak krijgen. tijdens het herkauwen wordt het voedsel gemengd met speeksel. Een koe produceert tot 200 liter speeksel per dag. Dit speeksel is rijk aan bicarbonaat (ca. 0,1 M), dat bufferend werkt ten opzichte van de in de pens gevormde zuren. Hierdoor wordt de zuurtegraad gestabiliseerd rond 6.5 en kan het gistingproces blijven voortgaan.



Figuur 7. Schema van de magafdelingen bij herkauwers: 1. rumen, 2. oesophagus, 3. slokdarmsleuf, 4. reticulum, 5. omasum, 6. abomasum, 7. duodenum

Het vergistingsproces is energetisch niet voordelig voor de bacteriën wat een hoog verbruik van glucose ten gevolge heeft. De bacteriën vertonen een hoge eiwitsynthese en delingsactiviteit bij gunstige temperatuur. Het koolstofskelet voor de benodigde aminozuren wordt geleverd door glucose en de gedeamineerde aminozuren uit het voedsel. De aminogroep is afkomstig uit de aminozuren aanwezig in het voedsel of uit



Figuur 8. Proximaal darmkanaal van de forel: 1 lever, 2 galblaas, 3 galgang, 4 proximaal-en 5 pylorisch deel van de maag, 6 milt, 7. appendices pyloricae, 8. proximale middendarm (pancreas weggelaten)

Ondanks deze verschillen bestaat er ook veel overeenkomst tussen de spijsvertering van vissen en Tetrapoda. De bouw van het darmkanaal is in grote trekken gelijk. Ook de gevonden enzymen wijken niet meer af van die der hogere vertebraten dan deze daar onderling verschillen, b.v. in de kristalvormen van pepsine in de aminozuursamenstelling en de isoelektrische punten van trypsine, chymotrypsine en de peptidasen. Deze zijn uitvoerig onderzocht voor sommige haaien (*Mustelus*, *Squalus*), voor *Chimaera* (*Holocephali*) en *Myxine* (*Cyclostomata*). Wel verloopt de vertering bij de meeste vissen ongeveer acht maal zo traag als bij zoogdieren door het temperatuurverschil van ongeveer 20 °C.

6.4. Invertebraten:

De verscheidenheid in anatomische bouw en fysiologische organisatie bij invertebraten

is zo groot, dat slechts enige van de meest karakteristieke punten, waarin de vertering verschilt van die der vertebraten, hier behandeld kunnen worden.

Fagocytose en intracellulaire vertering

De kleinste dierlijke organismen, de Protozoa, hebben geen speciale verteringsorganen, hoewel bij sommige een celmond en een soort farynx en soms een anus als toevoerweg van voedsel en afvoerweg van eindprodukten aanwezig kunnen zijn. Eenvoudige protozoen, zoals Amoeba, zenden tijdelijk pseudopodia uit, waarmee zij voedseldeeltjes insluiten. Meer gecompliceerde protozoen doen dit (zonder pseudopodien) op analoge wijze, b.v. via de celmond. Leukocyten in het bloed van vertebraten nemen op dezelfde wijze bacterien op. Metschnikoff noemde dit fagocytose en deze benaming is sindsdien ook gebruikt voor de voedingswijze van eencellige en eenvoudige meercellige organismen.

Behalve bij protozoen komt dit ook voor bij sponzen, bij coelenteraten (koralen en zeeanemonen, kwallen), platy-helminthen en lamellibranchiaten. Tenzij de prooi klein is (zoals bij kwallen en lamellibranchiaten: plankton), is een voorvertering nodig. De darm van zulke fagocyterende dieren is nauw, zodat er goed contact is tussen het uiteengevallen voedsel en de fagocyterende cellen van de darmwand. Na de fagocytose wordt het voedsel intracellulair verder verteerd.

Invertebraten met een goed ontwikkeld darmkanaal:

Bij vertebraten worden de spijsverteringsenzymen achtereenvolgens op verschillende plaatsen in het darmkanaal afgescheiden: speekselklieren (soms), maag, pancreas, lever met galblaas (galzouten, soms enzymen), duodenum en ileum (daar meest intracellulaire vertering). Bij invertebraten werken de spijsverteringsenzymen meest op één plaats en is het verteringssap een mengsel van vele verschillende enzymen.

Bij sommige invertebraten als spinnen, sommige insekten en zeesterren heeft (althans gedeeltelijk) vertering van eiwit buiten het lichaam plaats. Bij de genoemde arthropoden loopt door de mandibels een kanaal waarlangs verteringssap in de prooi gebracht wordt, daar enige tijd verblijft en dan weer opgezogen wordt. Zeesterren kunnen hun maag uitstulpen om een prooi te omgeven en na de vertering met de gevormde produkten weer intrekken.

Als verdere bijzonderheden bij invertebraten zijn nog te noemen: het kauwtoestel,

bestaande uit een stel langs elkaar wrijvende platen in de maag van decapode crustaceen. Verder de z.g. kristalsteel bij lamellibranchiaten en enkele gastropoden. Dit is een geleachtig staafje, gelegen in de darmwand of in een caecum van de darm, dat enzymen bevat. Het wordt door cilien naar de darm voortbewogen waar het door een hogere pH oplost en de enzymen vrijkomen. De betekenis is waarschijnlijk voorkomen van verlies van enzymen, daar deze dieren geen afgesloten mond hebben. Bij alle mollusken, bij de crustaceen en arachnoiden komt als aanhangsel van de darm een klierachtig orgaan voor, dat bekend staat als middendarmklier of hepatopaneas. Dit orgaan heeft een zeer veelzijdige functie: het kan enzymen afscheiden, het fijnge maakte voedsel dringt erin door, waarna de cellen bij sommige groepen (als lamellibranchiaten) kunnen fagocyteren; bij andere (als cefalopoden en crustaceen) kan het orgaan niet fagocyteren, maar wel resorberen. Het kan in de bloedbaan gespoten suspensies (b.v. van kooldeeltjes) fagocyteren. Verder is het veelal de hoofdplaats voor synthese of omvorming van belangrijke stofwisselingsprodukten als vetten, koolhydraten, eiwitten. Het vervult dus een combinatie van functies, die bij vertebraten over lever en pancreas verdeeld zijn en kan bovendien nog resorberen, wat pancreas en lever niet kunnen. De naam hepatopaneas is dus het meest juist, hoewel hij niet alles uitdrukt (de resorptie).

Verteringsenzymen en pH van de darminhoud:

De pH van de darminhoud en darmsecreten zijn in het algemeen wat lager (pH 4,5-6,5) dan bij vertebraten. Bij enkele insekten zijn in de voorste darmgedeelten vrij lage waarden gevonden (tot pH 2,5 toe). Hoog is de pH bij vlinders en rupsen (pH 8 - 9). Voor zover onderzocht, zijn voor de vertering van eiwitten, koolhydraten en vetten bij invertebraten gelijksoortige enzymen gevonden als bij vertebraten. Dit wil niet zeggen, dat zij daarmee identiek zijn, zij vertonen daarmee verschillen in de aminozuursamenstelling, in het iso-elektrische punt, in de zones van grootste stabiliteit en werking, soms ook in de Q10 van hun reactiesnelheid.

6.4. Vissen

De spijsvertering bij vissen verschilt in enige belangrijke punten van die der Tetrapoda, nl. de regeling van de maagsapsecretie, de structuur van de pancreas, het voorkomen van appendices pyloricae bij vele vormen en het ontbreken van de maag bij een aantal soorten.

Voorwaardelijke reflexen schijnen te ontbreken bij de secretie van spijsverteringssappen. Wel wordt bij honger continu maagsap afgescheiden wat niet het geval is bij vogels en zoogdieren. Daardoor is voortdurend een zekere bereidheid tot het ontvangen van voedsel aanwezig. Welke prikkels bij de vissen na opname van het voedsel verhoging van maagsapafscheiding veroorzaken is nog onbekend. Noch prikkeling van de n. vagus, noch die van de n. sympathicus gaf in experimenten een verhoogde secretie.

Bij de Elasmobranchii is de pancreas een compact orgaan, evenals bij de Tetrapoda. Bij Teleostei is het echter verdeeld in vele, soms zeer dunne strengen, die meestal de bloedvaten volgen en soms in de lever kunnen doordringen (o a. bij de karper). Bij de haring is het zelfs alleen in microscopische coupes aantoonbaar. De pancreas der Teleostei heeft in verband hiermee verschillende uitvoergangen.

Bij bijna alle Teleostei (behalve de maaglozen) vindt men op de grens van maag en duodenum een aantal aanhangsels, de appendices pyloricae, die in het bovenste duodenum uitmonden (fig 8). Hun aantal kan variëren van drie (bij de baars) tot vele honderden (bij de Gadidae). Hun binnenwand draagt vele plooien. Daar de structuur van de wand gelijk is aan die van de darm en er voedsel in doordringt, moeten zij als oppervlaktevergrotingen van de darmwand beschouwd worden.

De maag ontbreekt bij Holocephali en Dipnoi en bij de Teleostei in de families Cyprinidae (karpers) en Cyprinodontidae en bij enige niet-verwante geslachten. Bij deze vormen ontbreken de appendices pyloricae en de galgang mondt in het duodenum direct achter de oesophagus uit. Het voorste duodenum is daar vaak verwijd en doet aan een maag denken. Maar histologisch onderzoek toont de identiteit van de wand met die van het lagere duodenum aan en ook wordt geen pepsine of HCl in dit verwijde darmdeel afgescheiden. Of dit ontbreken van de maag primitief is, dan wel een later opgetreden verlies, is moeilijk uit te maken. In elk geval kan dit eventuele verlies moeilijk als een voordeel beschouwd worden.