

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE VETERINARIA**

**“ANATOMÍA DE LA BOCA Y FARINGE DEL VENADO DE CAMPO
(*Ozotoceros bezoarticus*)”**

Por:

Alfonsina BARRIOS BERMÚDEZ¹

Laura Ximena FERNANDEZ²

Clara MAZZONI BENTOS¹

TESIS DE GRADO presentada como uno
de los requisitos para obtener el título de

Doctor en Ciencias Veterinarias.

1: Orientación: Medicina Veterinaria

2: Orientación: Higiene, Inspección,
Control y Tecnología de los Alimentos de
Origen Animal

MODALIDAD: Ensayo experimental

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2015**

PÁGINA DE APROBACIÓN

Presidente de Mesa:

.....

Segundo Miembro (Tutor):

.....

Prof. MSc. William Pérez

Tercer Miembro:

.....

Fecha: 17/6/15

Autores:

.....

ALFONSINA BARRIOS BERMÚDEZ

.....

LAURA XIMENA FERNANDEZ

.....

CLARA MAZZONI BENTOS

AGRADECIMIENTOS

A nuestro tutor, William Pérez por su disposición y dedicación.

Al Dr. Rodolfo Ungerfeld por su colaboración y aportes a nuestro trabajo.

A los docentes del área de anatomía.

A Victoria, Sergio y Guillermo de imagenología.

Al personal de la ECFA por su ayuda para coleccionar los animales, y a la Intendencia Municipal de Maldonado por permitir los trabajos en la ECFA.

A la casa de estudios por los años de aprendizaje.

A la familia y amigos por el apoyo constante.

TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN	2
AGRADECIMIENTOS	3
LISTA DE FIGURAS.....	6
RESUMEN.....	7
SUMMARY	9
1. INTRODUCCIÓN.....	11
1.1 ESTUDIO DE LOS RUMIANTES SILVESTRES	11
1.2 SITUACIÓN DEL VENADO DE CAMPO.....	12
1.3 SITUACIÓN DEL VENADO DE CAMPO EN URUGUAY.....	13
1.4 CARACTERÍSTICAS DE LA ESPECIE.....	14
1.5 IMPORTANCIA DEL CONOCIMIENTO DE LA ANATOMÍA DEL APARATO DIGESTIVO Y ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO EN EL VENADO DE CAMPO	15
1.6 ANATOMÍA DIGESTIVA DE LOS RUMIANTES Y CLASIFICACIÓN EN GRUPOS ALIMENTARIOS.....	16
1.6a. ANATOMÍA.....	16
1.6b. CLASIFICACIÓN EN GRUPOS ALIMENTARIOS.....	17
1.7 ANTECEDENTES SOBRE LA ANATOMÍA DIGESTIVA DEL VENADO DE CAMPO	20
2. OBJETIVOS.....	22
2.1 OBJETIVO GENERAL.....	22
2.2 OBJETIVOS PARTICULARES.....	22
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
3.1 ANIMALES UTILIZADOS.....	23
3.2 MÉTODOS DE ESTUDIO.....	23
4. RESULTADOS.....	25

4.1GLÁNDULAS SALIVALES.....	37
4.2DIENTES.....	39
5. DISCUSIÓN.....	44
6.CONCLUSIÓN.....	50
7. IMPLICANCIAS PRÁCTICAS.....	50
8.BIBLIOGRAFÍA.....	52

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de las poblaciones de venado de campo en Uruguay.	13
Figura 2. Macho (izquierda) y hembra de venado de campo (derecha)	15
Figura 3. Clasificación en tipos alimentarios de los rumiantes africanos.....	18
Figura 4. Venado de campo (hembra).....	26
Figura 5. Vista ventral de los huesos y dientes que forman el techo de la boca de un venado de campo macho adulto luego de remoción de las estructuras blandas.....	27
Figura 6. Vista ventral del techo de la boca de un venado de campo, hembra joven luego de remoción de la piel	28
Figura 7. Vista ventral de la parte rostral del techo de la boca de un venado de campo, hembra joven.....	28
Figura 8. Vista dorsal de la faringe luego de remover la nasofaringe y los músculos ...	30
Figura 9. Corte sagital de una cabeza de <i>Ozotoceros</i>	31
Figura 10. Sección sagital de una cabeza de venado de campo macho.....	32
Figura 11. Vista caudal de un corte sagital de la cabeza	32
Figura 12. Corte sagital de la cabeza.	33
Figura 13. Corte sagital de la cabeza.....	34
Figura 14. Vista dorsal de la entrada de la laringe	35
Figura 15. Corte sagital de la cabeza.....	36
Figura 16. Vista aproximada del corte sagital de la figura anterior	36
Figura 17. Vista lateral derecha de la cabeza de un venado de campo hembra luego de remoción de la piel	37
Figura 18. Vista dorsal derecha del piso de la boca de un venado de campo hembra luego de remoción de la lengua y disección del pliegue sublingual.....	39
Figura 19. Vista medial de dientes incisivos, <i>Ozotoceros bezoarticus</i>	40
Figura 20. Vista lateral, cráneo <i>Ozotoceros bezoarticus</i>	40
Figura 21. Radiografía ventrodorsal de una hembra adulta de <i>Ozotoceros bezoarticus</i>	41
Figura 22. Radiografía lateral izquierda de una hembra adulta de <i>Ozotoceros bezoarticus</i>	42
Figura 23. Cara lingual de los dientes premolares y molares superiores del lado izquierdo. <i>Ozotoceros bezoarticus</i>	42
Figura 24. Cara vestibular de los dientes premolares y molares superiores del lado izquierdo.....	43
Figura 25. Corte sagital de la cabeza de un ciervo <i>Axis</i>	47
Figura 26. Vista rostral de la laringe de la oveja.....	48

Resumen

En muchas especies de mamíferos, incluyendo a los rumiantes autóctonos de nuestro país y de la región, existe una importante falta de información básica. Esta es la primera descripción anatómica de la boca y faringe del ciervo *Ozotoceros bezoarticus*, objetivo de la presente tesis. Conocer la anatomía y la fisiología del aparato digestivo del venado de campo es importante para otros estudios posteriores del mismo aparato, sobre todo fisiológicos, nutricionales y clínicos. El estudio se realizó con animales muertos por causas naturales y libres de patologías del aparato digestivo, procedentes de la Estación de Cría de Fauna Autóctona del Cerro Pan de Azúcar de Maldonado. Los animales muertos fueron recolectados por personal del lugar y congelados a -20°C para su posterior estudio. Para este trabajo se utilizaron 15 animales. El método de estudio de los animales fue la disección simple, fotografiado y mediciones básicas. Dentro de los datos que surgieron de este estudio ambos músculos maseteros tenían un peso combinado de 43.8 ± 3.5 g y representaban el 0,27 % del peso corporal, lo que corresponde a rumiantes de tipo intermedio en la clasificación de nichos alimentarios. El labio superior entraba en la constitución de un plano nasolabial pigmentado, de color negro en todos los animales. El hueso palatino ocupaba casi la mitad de la superficie del paladar óseo, en los otros rumiantes estudiados su tamaño era muy reducido. El número de rugosidades palatinas oscilaba entre 11 y 16 con una variación mínima entre los lados derecho e izquierdo, $13,5 \pm 0,4$ del lado derecho y $13,8 \pm 0,2$ del lado izquierdo. A nivel de la faringe las tonsilas faríngeas eran muy desarrolladas, los arcos palatofaríngeos se continuaban en el esófago, la epiglotis se ubicaba ventralmente al paladar blando y no existían las tonsilas paraepiglóticas. La masa combinada de ambas glándulas parótidas representaba el 0,08 % del peso corporal, lo que lo ubicaba dentro del grupo de los intermedios, en su límite inferior cerca de los pastoreadores. La dentición de este ciervo seguía la fórmula dentaria de los rumiantes domésticos (I 0/3 C 0/1 P3/3 M 3/3) 2. Los dientes incisivos y caninos superiores estaban ausentes y en su lugar existía la almohadilla dentaria (*Pulvinus dentalis*). El diente canino superior se encontraba presente en la dentición decidua pero no en la del adulto. El hecho de tener una dentición braquidonte donde el diente deja de crecer cuando completó su desarrollo, a diferencia del diente hipsodonte que crece hasta que el animal llega a edades avanzadas, compensando el desgaste,

hace que Ozotoceros sea muy vulnerable al desgaste si ingiere pastos duros, pues no ocurre crecimiento compensatorio del diente. En conclusión, aparte de la descripción anatómica establecida de los órganos de la cavidad oral y los trabajos previamente realizados en la anatomía de los órganos digestivos de esta especie, la misma puede ser categorizada como de tipo intermedio, pues las características anatómicas se asemejan a dicho grupo, independiente de la dieta que ingiera el animal. En particular la anatomía de la boca y labios de este animal que le permiten alimentarse en forma muy selectiva a diferencia de los grandes rumiantes, coinciden con estudios previos que afirman que el venado de campo depende fuertemente del forraje verde, arrancando los brotes jóvenes altamente nutritivos más allá de la categoría de la planta.

Summary

In many mammalian species, including native ruminants in our country and the region, there is a significant lack of basic information. Our aim was to describe Pampas deer anatomy of the mouth and pharynx, which happen to be the first study of this kind. The anatomy and physiology of the digestive system of this species is important for later studies of the physiological, nutritional and clinical functions of the before mentioned apparatus. The study was performed on dead animals free of digestive tract diseases from “*Estación de Cría de Fauna Autóctona of Cerro Pan de Azúcar, Maldonado*”. Dead animals were collected by local staff and frozen at -20°C for further study. We used 15 animals for this study. We conducted a simple animal dissection, took photographs and the basic measures. Among the data that emerged from this study both masseter muscles had a combined weight of 43.8 ± 3.5 g. and represented 0.27% of body weight, which corresponds to ruminants of intermediate type in the classification of food niches. The upper lip entered the constitution of a pigmented nasolabial level, black on all animals. The palatine bone occupied almost half the surface of the hard palatum, extending from the first molar to caudal. In other ruminants studied its size was very small. The number of palatal ridges ranged between 11 and 16 with minimal variation between the right and left sides, 13.5 ± 0.4 on the right and 13.8 ± 0.2 on the left. At the level of the pharynx pharyngeal tonsils were highly developed, the palatopharyngeus arches remained in the esophagus, the epiglottis was ventrally located to the soft palate and paraepiglottic tonsils did not exist. Parotid glands represented 0.08% of body weight, according to the mass we reported for the parotid gland and the other salivary glands low weight this animal belong to the intermediate group in its lower limit closer to the grazing animals. Their dental formula follows the same of the domestic ruminants (I 0/3 C 0/1 P3 / 3 M 3/3) 2. The upper incisors and canines were absent and instead of them there was a dental pad (Pulvinus dentalis). The upper canine tooth was present in the primary dentition but not in the adult. The existence of a braquidonte teeth (where the tooth stops growing when it completed its development, unlike the hypsodont tooth that grows until the animal reaches old age), compensating wear, since *Ozotoceros* are very vulnerable to wear at hard grass intake because no compensatory teeth growth occurs. In conclusion apart from the oral cavity organs anatomical description and previous studies on the anatomy of the digestive organs

of this species it may be categorized as intermediate type, because their anatomical characteristics resemble this group regardless the diet. The particular anatomy of the mouth and lips of this animal allowing them a very selectively feeding unlike large ruminants, thus agreeing with previous studies that said pampas deer depends heavily on forage, taking highly nutritious sprouts beyond plant category.

1 INTRODUCCIÓN

1.1 Estudio de los rumiantes silvestres

Los rumiantes son el grupo de Ungulados más abundante (sobre 3 billones de individuos) y con mayor diversidad, con más de 300 especies conocidas (International Conference on Ruminant Phylogenetics, Munich 2013). Ellos incluyen la mayoría de las especies económica y culturalmente importantes desde el punto de vista agrícola y medio ambiental en la Tierra. Muestran una fascinante gama de adaptaciones que les permiten habitar con éxito casi todos los biomas terrestres.

El conocimiento científico de los aspectos biológicos de las especies en peligro de extinción resulta fundamental al momento de establecer planes que apunten a la recuperación de las poblaciones naturales.

A pesar de esto, en muchas especies, incluyendo los rumiantes autóctonos de nuestro país y de la región, es frecuente la falta de información básica. La mayoría de los rumiantes son Bóvidos y Cérvidos, siendo mayoría los Cérvidos (Nowak, 1999; Hackmann y Spain, 2010).

De acuerdo a su distribución en el registro fósil, los rumiantes vivientes de forma nativa se encontraban en todos los continentes excepto la Antártida y Oceanía, aunque actualmente la mayoría de las especies se encuentran en África y Eurasia (Van Wieren, 1996). En América del Sur se encuentran cérvidos pero no bóvidos en estado silvestre.

Cervidae es una familia del Orden Artiodactyla, incluida en el Infraorden Pecora del Suborden Ruminantia. Todos los ciervos sudamericanos, además del género norteamericano *Odocoileus* y el europeo *Capreolus*, forman parte de la subfamilia *Odocoileinae*. En Sudamérica existen 11 especies agrupadas en seis géneros. El venado de campo, también conocido como venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus, 1758), es la única especie del género *Ozotoceros* entre los hallados en Sudamérica. Anteriormente se ha utilizado el nombre genérico *Blastoceros* (Fitzinger, 1860), pero el mismo no es utilizado actualmente pues puede generar confusión con *Blastocerus* (Wagner, 1844).

1.2 Situación del venado de campo

El venado de campo está considerado por la UICN (Internacional Union for Conservation of Nature and Natural Resources) como una especie casi amenazada (González y Merino, 2008) con posibilidades de ingresar en el futuro próximo en la categoría de Peligro Crítico, En Peligro o Vulnerable.

Actualmente se encuentran poblaciones aisladas, ubicadas en el oeste, norte y centro de Argentina, este de Bolivia, centro y sur de Brasil, Paraguay y Uruguay (González y Merino, 2008).

Era una especie muy extendida que ocupaba una amplia gama de hábitats abiertos, como praderas, pampas y la sabana brasileña conocida como el Cerrado, en el este de América del Sur, entre los 5 y 41° S (Cabrera 1943; Jackson 1987; Merino y col., 1997; González y col, 1998, 2002; Weber y González 2003, González, 2004). Antes del año 1800, la especie fue abundante en los pastizales de América del Sur (Wemmer, 1998). Sin embargo, el área ocupada por la especie se ha reducido drásticamente a menos del 1% de lo que era en 1900 (González y col, 1998). La conversión del hábitat para la agricultura, la ganadería y la caza son una amenaza constante, y la especie está confinada a un paisaje dominado por humanos con parches del hábitat remanente. La fragmentación del hábitat (González, 2004) y la competencia con el ganado doméstico (Wemmer, 1998) son una amenaza grave para la subsistencia de la especie. Otras amenazas son la explotación excesiva de alimentos, cueros, y la caza, además de la depredación por perros asilvestrados, y posibles enfermedades transmitidas por los bovinos (Wemmer, 1998).

La taxonomía y sistemática del venado de campo se ha basado fundamentalmente en datos morfológicos. Cabrera (1943) describió las siguientes subespecies: *O. b. bezoarticus* que ocupaba desde el este y centro de Brasil al sur de la Amazonia, entre la meseta de Mato Grosso y la parte alta del río San Francisco; *O. b. celer* que habitaban en toda la pampa argentina de la costa del Atlántico hasta el pie de los Andes y hacia el sur hasta el Río Negro; *O. b. leucogaster* que vivía en el suroeste de Brasil, el sudeste de Bolivia, Paraguay y norte de Argentina.

1.3 Situación del venado de campo en Uruguay

El venado de campo es una especie autóctona del Uruguay que se encontraba ampliamente distribuida por todo el territorio nacional hasta principios del siglo XIX (Jackson y Langguth, 1987). En la actualidad existen sólo dos poblaciones en estado silvestre, que a su vez revisten la enorme importancia de constituir cada una de ellas una subespecie endémica (González y col., 2002). Ambas subespecies fueron diferenciadas entre sí por características morfológicas y genéticas (González y col., 2002). En efecto, *O. b. uruguayensis* se halla únicamente en la localidad de Sierra de los Ajos (Departamento de Rocha), con una población estimada hace algunos años de 300 animales (Weber y González, 2003). La otra subespecie, *O. b. arerunguaensis* se encuentra únicamente en las localidades de Arerunguá y El Tapado (Departamento de Salto) con una población aproximada de unos 700 animales (Weber y González, 2003) (Fig. 1).

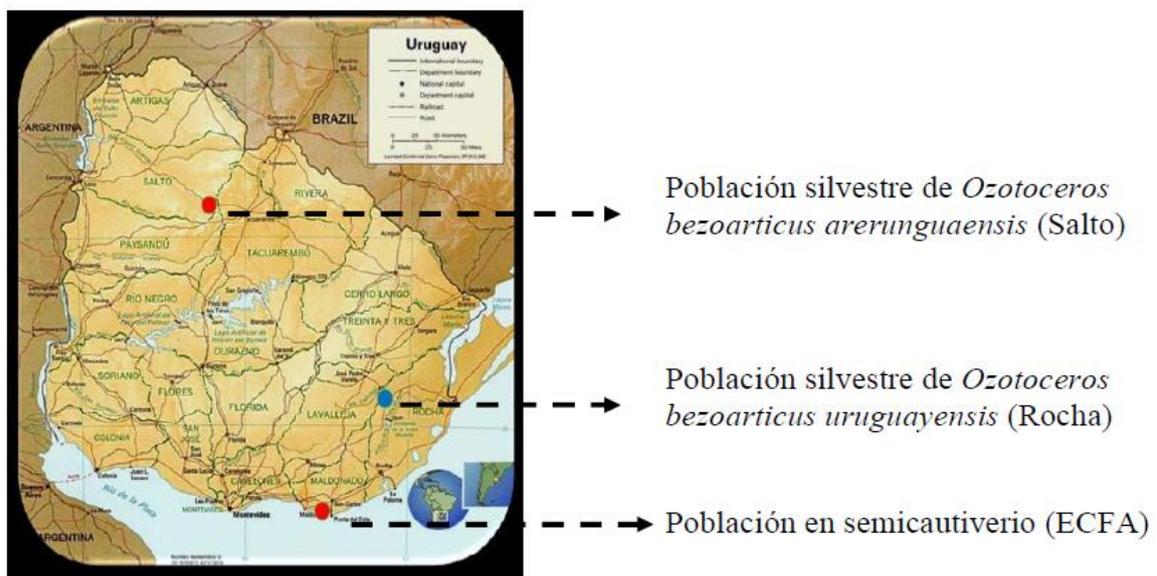


Figura 1. Distribución de las poblaciones de venado de campo en Uruguay.

Si bien el venado de campo ha sido declarado Monumento Natural por el Parlamento Nacional y el Poder Ejecutivo (Ley N° 17.733 de 2003 y Decreto N° 12/985 de 1985, respectivamente), no se han desarrollado políticas nacionales de conservación.

Las poblaciones silvestres (Salto y Rocha) se ubican en establecimientos privados dedicados a actividades agropecuarias, quedando a resguardo de los propietarios de

los mismos el cuidado de los animales. Existe una tercera población de venado de campo, alojada en régimen de semicautiverio, localizada en la Estación de Cría de Fauna Autóctona Cerro Pan de Azúcar (ECFA), en Maldonado. La misma posee un número aproximado de 80 animales, y se originó en 1981 a partir de animales provenientes de la población de Salto, de la subespecie *O. b. arerunguaensis* (Ungerfeld y col., 2008a). Los venados se encuentran en sectores de 0,5-1 ha, compuestos por un macho adulto y entre cinco y nueve hembras adultas, además de crías y juveniles, o grupos de solo machos (Ungerfeld y col., 2008a). Estos animales constituyen un núcleo de cría adaptado a las condiciones en que están alojados, donde las condiciones de manejo posibilitan el desarrollo de actividades de investigación científica sobre la especie, permitiendo obtener información imprescindible para la conservación de la especie, imposible de recabar en condiciones silvestres sin afectar dichas poblaciones.

1.4 Características de la especie

Los ciervos *Ozotoceros bezoarticus* son animales de tamaño medio, siendo los machos algo mayores que las hembras (Jackson, 1987). En las poblaciones silvestres los machos alcanzan una longitud de 130 cm (desde el ápex de la nariz hasta la raíz de la cola), una altura a la cruz de 75 cm, y un largo de cola de 15 cm, y pesan aproximadamente 35 kg (Jackson, 1987). Sin embargo, los datos obtenidos a partir de animales criados en semicautiverio indican un tamaño algo menor: 90–100 cm de largo, altura a la cruz de 65–70 cm, y peso de 30–35 kg (Ungerfeld y col., 2008a). Las astas, que solamente están presentes en los machos, son sólidas y finas, y de tamaño medio cuando se las compara con las de otros cérvidos. Llegan a medir unos 30 cm, y a tener 3 puntas (Ungerfeld y col., 2008b). Las hembras alcanzan los 85 cm de largo y 65 cm de altura, con un peso de 20–25 kg (Ungerfeld y col., 2008a). Los machos suelen presentar una coloración más oscura que las hembras (Cabrera, 1943). En la figura 2 se puede observar la presencia de astas en el macho, una de las diferencias más significativa entre sexos.



Figura 2. Macho (izquierda) y hembra de venado de campo (derecha). ECFA, año 2011.

1.5 Importancia del conocimiento de la anatomía del aparato digestivo y estado actual del conocimiento en el venado de campo

Conocer y entender la anatomía y la fisiología del aparato digestivo del venado de campo es importante para la implementación del manejo alimenticio adecuado y la conservación saludable y longeva de la especie en condiciones de cautiverio. El conocimiento de la anatomía del aparato digestivo del venado de campo permite plantearse cuál sería el manejo de la dieta adecuado, qué alimentos deberían utilizarse para lograr la nutrición correcta y como se podrían evitar problemas de salud como meteorismo, acidosis y laminitis, entre otros. Desde el punto de vista de la Medicina Veterinaria y de la salud de los animales es fundamental conocer la anatomía normal del aparato digestivo, ya que asociado a las variaciones fisiológicas es posible diferenciar lo normal de lo anormal, a partir del examen clínico del animal o la interpretación de los hallazgos de necropsias. No menos importante es el conocimiento anatómico para la aplicación de técnicas quirúrgicas que eventualmente pueden llegar a aplicarse por diferentes razones.

La posibilidad de trabajar con la población en cautiverio posibilita realizar diversos trabajos científicos para llegar a conocer en detalle su anatomía y fisiología digestiva, lo que permitirá mejorar el manejo en cautiverio considerando el alto riesgo de la situación de la especie, y ampliar los conocimientos que permitan mejorar su manejo en vida silvestre. Los rumiantes no domésticos no pueden ser entendidos si la única fuente de información y generalización deductiva son las especies domésticas, o especies salvajes tratadas como domésticas (Hofmann,

1989). Por lo tanto la extrapolación de los conocimientos de otros rumiantes resultaría inadecuada para el venado de campo.

1.6 Anatomía digestiva en los rumiantes y clasificación en grupos alimentarios

1.6a Anatomía:

La mayoría del conocimiento científico del aparato digestivo de los rumiantes está documentado en un vasto número de publicaciones anatómicas y fisiológicas. Gran parte de las mismas se han centrado en la anatomía y la fisiología del estómago así como en la dieta consumida por los rumiantes.

Las especies más estudiadas son las domésticas y los rumiantes de África, Europa y América del Norte.

En los ungulados se argumenta que la especialización en el consumo de un determinado tipo de comida (estilo de alimentación) se refleja en las adaptaciones morfológicas de los órganos que intervienen en la selección, procesamiento y digestión de los alimentos (Pérez-Barbería y Gordon, 2001).

Desde hace muchos años se han notado diferencias en la anatomía del aparato digestivo entre las especies de rumiantes (Garrod, 1877, Neuville y Derscheid, 1929). Ellas fueron sistemáticamente investigadas por Reinhold Hofmann quien observó que estas diferencias se corresponden con diferencias en la dieta natural.

Hofmann y colaboradores (1968, 1973, 1985, 1988, 1989) estudiaron 65 especies de rumiantes de cuatro continentes. A pesar del vasto conocimiento acumulado la mayoría de las especies de Sudamérica y Asia permanecen sin ser descritas.

Hay muchas especializaciones y adaptaciones traducidas en la diferente anatomía digestiva entre pastoreadores y ramoneadores, que permitirían la mejor extracción de nutrientes de los alimentos que utilizan o a los que pueden acceder. Las adaptaciones morfológicas deben ser relacionadas a la dieta natural para testar si las primeras representan adaptaciones a la última.

En relación a los estudios anatómicos y su correlación fisiológica hay muchos trabajos en diferentes especies de rumiantes pero los cérvidos sudamericanos aún permanecen sin ser estudiados.

Pérez-Barbería y Gordon (2001) analizaron diferencias morfológicas de la anatomía oral (ancho del plano nasolabial, forma de la arcada incisiva, forma de los incisivos, superficie oclusal de los dientes malares, grado de hipsodoncia, etc.) que han sido

funcionalmente relacionados con la capacidad de selección de los alimentos entre los tres grupos de rumiantes. Estos autores concluyeron que los pastoreadores tenían hocicos amplios e incisivos más sobresalientes, molares más voluminosos y de corona más alta que los rumiantes intermedios y ramoneadores.

El desgaste dentario de los animales que viven en cautiverio es mayor que en los animales que viven en libertad de la misma especie, especialmente para los ramoneadores alimentados con pasto (Kaiser y col., 2009), por lo tanto hay que ser cauteloso en los estudios de la anatomía dentaria y en la alimentación de los animales en cautiverio para obtener largas expectativas de vida.

Los trabajos realizados en la anatomía oral de los rumiantes son muy escasos en comparación con los del estómago e intestinos.

No encontramos trabajos científicos dedicados a la musculatura de la boca (a excepción de los músculos masticatorios), de la lengua y de la faringe. La faringe es un órgano que no se ha considerado nunca en los estudios anatómicos de los ciervos.

La anatomía de las glándulas salivales solo ha sido descrita en dos subespecies de *Rangifer tarandus* (Mathiesen y col., 1999) y la anatomía oral de los rumiantes del ártico (Mathiesen y col., 2000).

1.6b Clasificación en grupos alimentarios

Hofmann a partir de análisis en conjunto con fisiólogos y nutricionistas, observó diferencias morfológicas entre tres tipos de rumiantes e hipotetizó consecuentes diferencias fisiológicas. Este autor, postuló una hipótesis morfofisiológica que clasifica a los rumiantes dentro de un sistema flexible y superponible de tres categorías o nichos alimentarios: los “pastoreadores”, los “ramoneadores” y los “intermedios”, un grupo con características de ambos (Hofmann y Stewart, 1972).

En la Figura 3 se observa la ubicación de las especies africanas en cada categoría.

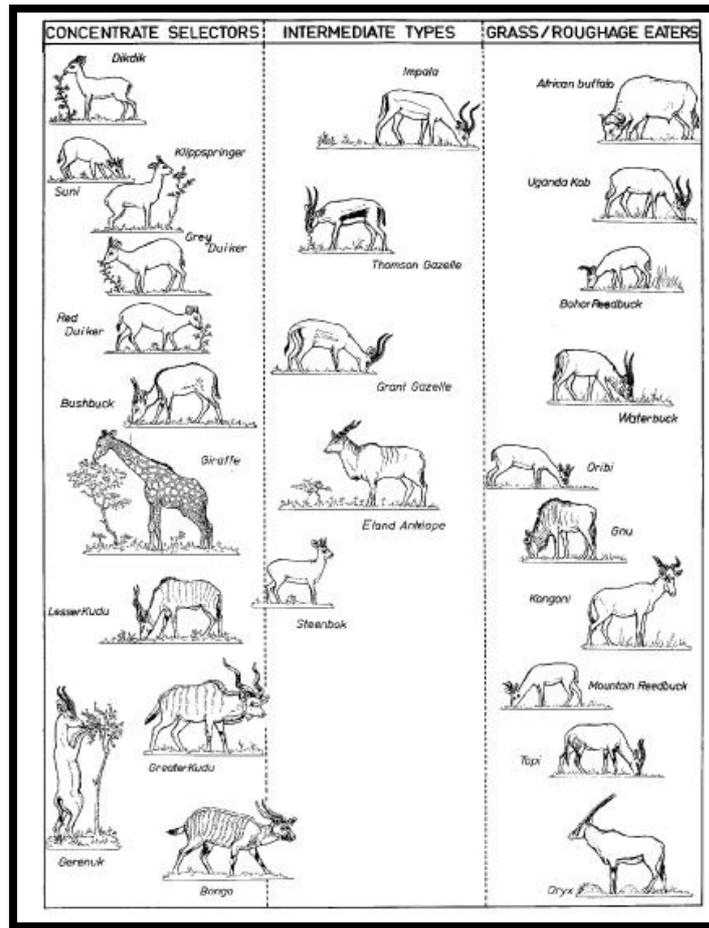


Figura 3. Clasificación en tipos alimentarios de los rumiantes africanos. Tomada de Hofmann (1989).

De aproximadamente 300 especies de rumiantes, incluyendo 9 especies domésticas, solo 25 % son clasificadas como pastoreadores. Este grupo se caracteriza por la adaptación a forraje rico en pared celular de la planta, carbohidratos estructurales (ej.: celulosa), en suma: comida fibrosa. El bovino, ovino, búfalo de agua y el banteng pertenece a este grupo.

El 40 % de los rumiantes estudiados corresponden a la categoría de los ramoneadores.

Alrededor del 35 % de las especies rumiantes son morfo fisiológicamente intermedias (IM) entre los dos grupos extremos; practican un marcado grado de selectividad del forraje. Estas especies pueden ingerir una dieta variada, pero evitando el alimento fibroso tanto como sea posible, en forma oportunista según las fluctuaciones estacionales de la calidad del forraje. La cabra doméstica y el ciervo rojo pertenecen a este grupo.

Esta clasificación de los rumiantes en nichos alimentarios ha sido usada mundialmente por los científicos (revisado en Clauss y col., 2008 a) e incluida en los libros de texto (Robbins, 1993; Van Soest, 1994; Karasov y Martínez del Río, 2007). Estas hipótesis, muchas no testadas y criticadas han cambiado muchas creencias relacionadas a la digestión en los rumiantes no domésticos y proponen que se debe reexaminar la forma en que los rumiantes salvajes obtienen los nutrientes desde el medio ambiente (Ditchkoff, 2000). No obstante hay muchas limitaciones a la clasificación de Hofmann por lo que el concepto ha sido criticado. En la mayoría de los trabajos no fue registrado el peso corporal, dando promedios obtenidos de la literatura. Las descripciones anatómicas que se realizaron son superficiales, en su mayoría con material fotográfico de baja calidad, con pocos datos de mediciones, y ninguna evaluación estadística, lo que hace difícil la evaluación por potenciales seguidores (Clauss y col., 2003). La mayoría de sus hipótesis fisiológicas permanecen sin testar (Gordon e Illius, 1994; Robbins y col., 1995; Pérez-Barbería y Gordon, 2001).

El hecho de que los rumiantes ramoneadores alojados en zoológicos padezcan diversas patologías digestivas y metabólicas cuando son alimentados como si fueran pastoreadores (por ejemplo jirafas alimentadas como vacas exclusivamente con alfalfa y ración) soporta el concepto de que existen grandes diferencias en la estrategia digestiva de los ramoneadores y pastoreadores (Clauss y col., 2010). También, un gran número de las observaciones originales e hipótesis de Hofmann han sido corroboradas en estudios recientes, llevando a un concepto más refinado de la fisiología digestiva comparada de los rumiantes (Clauss y col., 2010).

Kay y col. (1987) registraron la masa relativa de la glándula parótida en varios rumiantes salvajes, lo que sugiere que los rumiantes ramoneadores tienen glándulas parótidas más grandes que los rumiantes pastoreadores. En estudios adicionales sobre un número más limitado de especies, Saber y Hofmann (1983) y Kay (1987) han generado más datos que apoyan esta interpretación. Finalmente, Hofmann (1988,1989) afirmó que una diferencia de peso de las glándulas salivales fue un hallazgo consistente en la comparación morfológica de los tipos de alimentación de rumiantes, dando ejemplos que documentaron esta declaración. Una de las asunciones clave en las investigaciones de diferencias entre los ungulados ramoneadores y pastoreadores es que las gramíneas requieren mayores fuerzas masticatorias para un grado similar de reducción de tamaño de las partículas

en comparación a la dieta de los ramoneadores (Stöckmann, 1979; Solouniasy Dawson-Saunders, 1988). Se ha demostrado que los pastoreadores poseen una masa mayor de músculos masticatorios que los ramoneadores (Clauss y col., 2008 b).

Las dietas de los rumiantes salvajes incluyen pastos, ramas (hojas y ramas de plantas leñosas) y frutos salvajes.

El término seleccionadores de concentrado para los ramoneadores ha sido eliminado debido a que los pastos no siempre son menos digestibles (Clauss y col., 2008 a). El componente fibroso de los pastos contiene altos porcentajes de hemicelulosa y celulosa. Las ramas y hojas tienen un alto contenido de lignina pero también contienen fibra rápidamente fermentable como las pectinas. Como resultado el pasto tiene diferentes características de fermentación que las ramas (Hummel y col., 2006), con una tasa de fermentación lenta pero con una potencialmente alta digestibilidad, por lo cual es retenido más tiempo en las cámaras de fermentación. Por otra parte los pastos contienen fitolitos abrasivos (sílica) que requieren dientes más durables (hipsodontes o de corona alta) (Mendoza y Palmqvist, 2007).

1.7 Antecedentes sobre la anatomía digestiva en el Venado de Campo

En el caso de *Ozotoceros bezoarticus* se ha estudiado la anatomía del estómago, intestino y sus mesos (Pérez y col., 2008, Pérez y Ungerfeld, 2012) y la anatomía de la lengua por microscopía electrónica de barrido (Erdogan y Pérez, 2013). Las conclusiones obtenidas de los primeros trabajos indican que contrariamente a lo reportado, *Ozotoceros bezoarticus* tiene características de un rumiante de tipo ramoneador, con una relación comparativa de longitud de intestino delgado a intestino grueso de 1,9. Hofmann (1989) sugirió que esta relación era de 1,9 a 2,7 en los ramoneadores y de 4,0 a 4,5 en los pastoreadores. Al menos en cérvidos esta relación no estaría directamente relacionada al nicho alimentario (Pérez y col., 2008). El estudio posterior realizado con la anatomía del estómago (Pérez y Ungerfeld, 2012) tampoco concuerda con los hábitos alimenticios de un pastoreador, teniendo una anatomía típica de rumiante intermedio o ramoneador. Clauss y col. (2008a) mencionó ejemplos de rumiantes que ingieren dietas de ramoneador que tampoco coinciden en las observaciones anatómicas.

Por lo tanto, los estudios anatómicos de la boca, glándulas salivales y dentición serían útiles para la comparación con las características anatómicas de los animales que pertenecen al mismo nicho alimentario y con otros cérvidos.

2 OBJETIVOS

2.1. Objetivo General

Describir la anatomía de la boca y faringe del venado de campo (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus 1758) y con esta información categorizarlo en la clasificación de los rumiantes en nichos alimentarios.

2.2. Objetivos Particulares

2.2 a: Describir la morfología macroscópica de la boca: labios, mejillas, piso de la boca, paladar duro y blando.

2.2 b: Describir la anatomía de la faringe y sus subdivisiones.

2.2 c: Describir la anatomía dentaria y la morfología macroscópica de las glándulas salivales.

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Animales utilizados

El estudio se realizó con 15 animales muertos por causas naturales y libres de patologías del aparato digestivo, procedentes de la ECFA. De estos animales, 10 eran hembras adultas y 5 eran juveniles (3 machos y 2 hembras). Los animales muertos en la ECFA fueron recolectados por personal del lugar y congelados a –20°C, siendo posteriormente trasladados y disecados en el Área de Anatomía de la Facultad de Veterinaria.

Para realizar los trabajos de mediciones y disección se utilizaron solamente los 10 ejemplares de hembras adultas. Respecto a la observación y descripción de dientes, fueron incluidos los 5 ejemplares juveniles.

Luego de realizarse los estudios correspondientes de la boca los animales fueron conservados congelados o en formol, para estudios anatómicos posteriores de otros aparatos y sistemas, de forma tal de aprovechar al máximo el material de una especie de estas características.

3.2. Métodos de estudio

El método de estudio de los animales fue la disección simple o con el uso de microscopio estereoscópico binocular. Los animales fueron pesados previos a su disección, luego de descongelarlos. Los órganos se estudiaron *in situ* antes de ser removidos del animal, centrándose en la topografía, y en la descripción de su irrigación.

En la cabeza se retiraron la piel y los músculos de los diversos planos; se identificaron y disecaron la lengua, paladar blando (velo del paladar) y faringe. Posteriormente, se disecaron las glándulas salivales y sus conductos, el suelo y el techo de la cavidad oral, y se extrajeron las estructuras restantes. Las glándulas salivales parótida, mandibular y sublingual junto al músculo masetero fueron removidas y pesadas para cada animal, calculando el peso relativo (porcentaje del peso total) que representa cada una de ellas. Para esto solo se utilizaron datos de 10 ejemplares hembras adultas, pues no se disponía de los datos de peso de todos los animales debido a que las cabezas habían sido removidas previamente en

aquellos que fueron utilizados para otros estudios (anatomía del tracto gastrointestinal, aparato reproductor y anatomía de los miembros) encontrándose congeladas sin identificación. Las 10 hembras adultas tenían una media de masa corporal de $17,2 \pm 0,75$ Kg.

Las glándulas salivales y músculo de los que se registró la masa para realizar cálculos relativos, (masa de glándula o músculo/masa corporal), fueron seleccionados considerando que son las estructuras de tejido blando que varían según el hábito alimenticio del animal. Además son los utilizados en trabajos ya existentes de rumiantes, contando así con datos útiles para la comparación entre especies.

El peso de las glándulas salivales parótida, mandibular y sublingual y el de los músculos maseteros fueron comparados con un test de "t" pareado.

Las cabezas disecadas de cinco animales se sometieron a ebullición con soda cáustica y detergente para el estudio de las estructuras óseas y posterior extracción de los dientes registrando el número de raíces y su posición.

Las cabezas de cuatro animales se utilizaron para realizar radiografías en orden de obtener imágenes de la disposición de la parte incrustada de los dientes y las relaciones anatómicas de los mismos.

Todos los datos correspondientes al animal y las observaciones realizadas durante la disección junto a las medidas básicas fueron registradas en planillas individuales para cada ejemplar, las que fueron digitalizadas en una etapa posterior y archivadas junto a las fotografías.

A medida que se avanzó en las disecciones se tomaron fotografías para su documentación, estudio y discusión. Cada fotografía fue acompañada de un esquema donde se indicó exactamente las estructuras fotografiadas. Las fotografías luego de descargadas en la computadora se archivaron en carpetas exclusivas para cada animal.

Para la descripción se utilizó la nomenclatura de la versión online de la Nómina Anatómica Veterinaria (International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, 2012).

Los datos se presentaron como la media \pm EE.

4 RESULTADOS

Los **músculos** de la cara que actuaban sobre la boca, la mejilla y los labios que fueron disecados e identificados fueron: masetero, temporal, pterigoideos medial y lateral, buccinador, cigomático, canino, elevador del labio superior, elevador nasolabial, canino, depresor del labio superior y del labio inferior.

La conformación, disposición y las inserciones de estos músculos eran idénticas a las descritas para los pequeños rumiantes domésticos.

El músculo cutáneo de la cara era fino. El músculo masetero estaba dividido en una parte superficial y una profunda separada por una aponeurosis que cubría a la parte profunda. El masetero derecho pesaba $21,9 \pm 1,5$ g y el masetero izquierdo $21,9 \pm 2,1$ g. Ambos músculos maseteros tenían un peso combinado de $43,8 \pm 3,5$ g y representaban el 0,27 % del peso corporal. El músculo temporal estaba bien desarrollado y la articulación temporomandibular presentaba un disco articular que dividía la cavidad articular en una parte dorsal y una parte ventral.

Los **labios** eran espesos y firmes. Cada labio presentaba dos caras, interna y externa, dos bordes y dos extremidades. Los bordes eran uno fijo que se unía con las otras partes de la cara y otro libre que enfrentaba a su opuesto en la *Rima oris* o entrada de la boca. Las extremidades se unían en la comisura que formaba el ángulo de la boca situada frente al diastema. Ambos labios presentaban pelos, algunos más largos y táctiles. Los dos labios estaban pigmentados y el inferior se separaba claramente de la piel en su parte externa. El labio superior presentaba un filtro poco marcado y en sus partes mediales entraba en la constitución de un plano nasolabial pigmentado, de color negro en todos los animales. La superficie del plano nasolabial no era lisa, estaba subdividida en pequeñas áreas irregulares por surcos poco profundos. La parte dorsal del plano nasolabial que se ubicaba entre las narinas era lisa. Las partes laterales del labio superior en su cara externa eran de color blanco. En la figura 4 se aprecia la pigmentación del plano nasolabial, los pelos táctiles y los labios superior e inferior. La cara interna de los labios estaba provista de papilas cónicas (labiales) que se dirigían hacia caudal incrementando su tamaño.



Fig. 4 Venado de campo (hembra). ECFA, año 2014.

Las **mejillas** en su cara interna también estaban provistas de papilas cónicas que se dirigían hacia caudal (Fig.6: se observan las papilas ubicadas en lateral del canino superior). Las mismas estaban organizadas en filas paralelas entre ellas; la mayoría de las papilas eran simples, pero algunas eran compuestas. Aquellas papilas que se ubicaban frente a los dientes eran más cortas. Éstas y la mucosa de la cara interna de las mejillas eran pigmentadas de color negro en ocho de los animales y despigmentadas en dos de ellos. En los cinco restantes eran pigmentadas en las partes más craneales. La mejilla no tenía cuerpo adiposo (*Corpus adiposum buccae*). La lengua se encontraba unida al piso de la boca por el frenillo lingual.

El **piso de la boca** estaba ocupado casi totalmente por la lengua, la que lo dividía en dos surcos estrechos ubicados hacia ambos lados: los recesos sublinguales laterales. En estos recesos se ubicaba el pliegue sublingual, donde se observó en toda su longitud una fila de papilas. El pliegue sublingual corresponde al relieve formado por las glándulas salivales sublinguales.

La carúncula sublingual estaba dividida en dos secciones y era el lugar de desembocadura de los conductos de la glándula mandibular y de la sublingual monostomática. No se encontraron glándulas paracarunculares.

El **paladar duro**, delimitado en parte por el arco dental superior estaba moldeado

sobre la bóveda palatina ósea, formada por los procesos palatinos de los huesos incisivo, maxilar y lámina horizontal del hueso palatino. El hueso palatino ocupaba casi la mitad de la superficie, extendiéndose desde el primer molar hacia caudal.

(Fig. 5: Se observan los huesos que conforman el paladar duro y la particular extensión del hueso palatino).

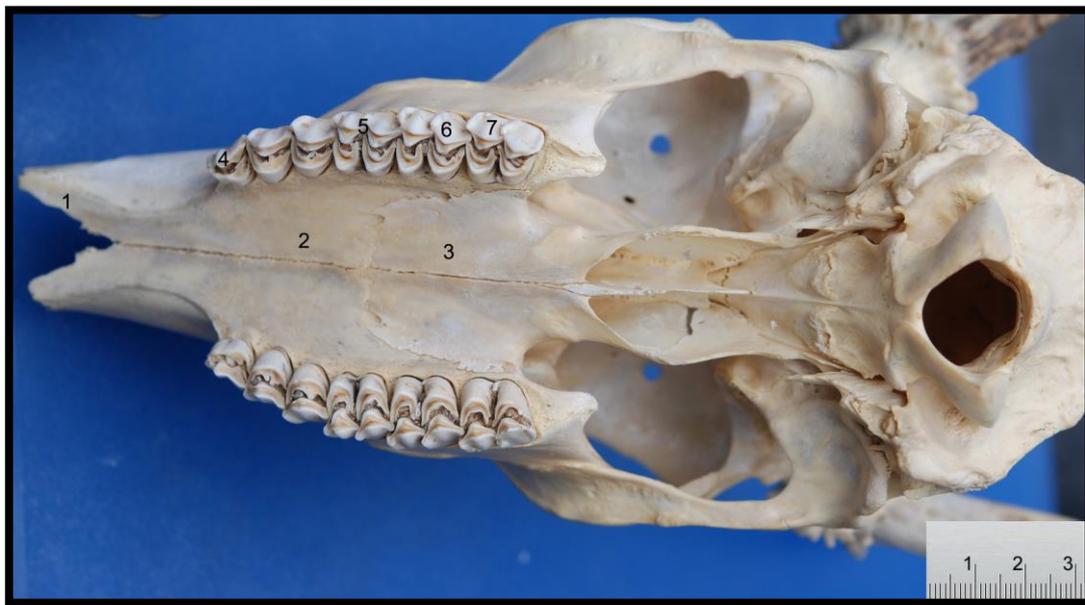


Fig. 5: Vista ventral de los huesos y dientes que forman del techo de la boca de un venado de campo macho adulto luego de remoción de las estructuras blandas. 1: Hueso incisivo, proceso palatino; 2: Hueso maxilar, proceso palatino; 3: Hueso palatino, proceso palatino; 4: Diente premolar superior II; 5: Diente molar superior I; 6: Diente molar superior II; Diente molar superior III.

El paladar duro era asimétrico, total o parcialmente pigmentado y presentaba tres relieves, la papila incisiva, las rugosidades palatinas y el rafe mediano.

La papila incisiva era un relieve impar situado rostralmente y hacia caudal del rodete dentario (Fig. 6). La misma medía 5,0 mm de largo y tenía forma triangular con gran base caudal. A ambos lados presentaba los orificios del conducto incisivo que comunicaban con el conducto vomeronasal.

El rodete dentario (*Pulvinus dentalis*) que reemplaza a los dientes incisivos superiores era un fuerte engrosamiento de la encía (Figs. 6,7). El mismo se disponía en dos partes que circundaban a la papila incisiva. El ancho del rodete dentario era 2,0 cm y el largo 1,0 cm.



Fig. 6: Vista ventral del techo de la boca de una hembra joven de venado de campo, luego de remoción de la piel. 1: Almohadilla dentaria (*Pulvinus dentalis*); 2: Papila incisiva; 3: Rugosidad del paladar duro; 4: Parte caudal del paladar duro sin rugosidades (Observe la pigmentación irregular); 5 blanco: paladar blando; 5 negro: Diente premolar II superior; 6: Diente molar II superior; Flechas: Dientes caninos superiores.

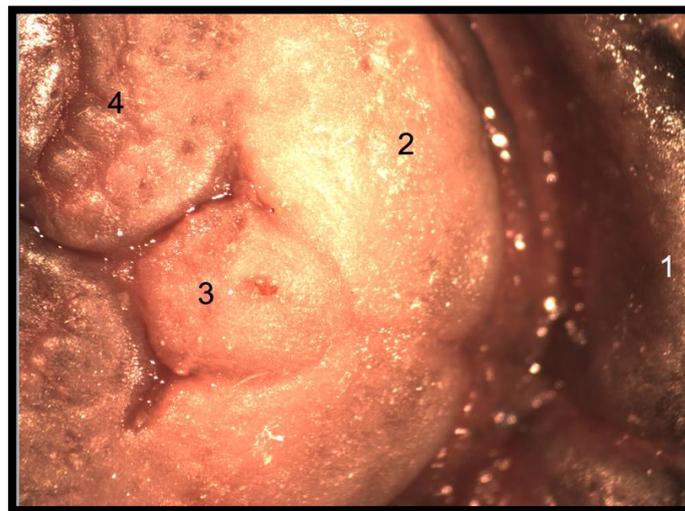


Fig. 7: Vista ventral de la parte rostral del techo de la boca de una hembra joven de venado de campo. 1: Labio superior; 2: Almohadilla dentaria (*Pulvinus dentalis*); 3: Papila incisiva; 4: Primera rugosidad del paladar duro.

Las rugosidades palatinas se disponían como crestas transversales y se unían a sus opuestas en el rafe mediano (Fig. 6). Estas rugosidades eran asimétricas y alguna presentaba constitución doble, poseían papilas en su borde caudal, las cuales en algunos animales eran poco salientes. Existían más papilas sobre las crestas rostrales que sobre las caudales.

El número de rugosidades palatinas oscilaba entre 11 y 16 de cada lado, con una variación mínima entre los lados derecho e izquierdo, $13,5 \pm 0,4$ del lado derecho y $13,8 \pm 0,2$ del lado izquierdo. La última rugosidad se ubicaba a nivel del premolar 2 ó 3. La parte caudal del paladar era cóncava y la parte rostral era más plana.

El rafe mediano era rectilíneo, más profundo en la parte rostral continuándose hacia caudal en forma superficial.

La distancia entre el borde rostral del rodete dentario y el borde rostral del premolar 2 superior era de $5,5 \pm 0,4$ cm.

Tabla 1. Medidas del ancho del paladar duro en sus diferentes niveles de venado de campo (n=10).

PALADAR DURO	ANCHO DE LAS CRESTAS PALATINAS (cm)
Zona caudal a la papila incisiva	$2,1 \pm 0,4$
Ángulo de la boca(comisura)	$1,8 \pm 0,7$
Borde rostral del premolar 2	$2,6 \pm 0,3$
Entre Premolar 4 y Molar 1 (P4-M1)	$3,7 \pm 0,8$
Caudal al Molar 3	$4,0 \pm 0,3$

El **paladar blando** era relativamente corto y ligeramente cóncavo (Fig. 8: se muestra el velo del paladar). El mismo podía estar pigmentado en la cara oral. Emitía un par

de pliegues mucosos, los arcos palatoglosos, que delimitaban el istmo de las fauces, y los arcos palatofaríngeos descritos con la faringe.

El paladar blando se encontraba ubicado por encima de la epiglotis. (Fig. 9: se observa la posición del paladar blando).

La **faringe** se extendía desde las coanas y el istmo de las fauces hasta el comienzo del esófago. La misma recibía lateralmente a las trompas auditivas (*Ostium pharyngeum tubae auditivae*). Exteriormente se le reconocían una cara dorsal, una cara ventral, dos caras laterales y dos extremidades. La cara dorsal y las caras laterales eran convexas y musculosas. Dorsalmente se observaba el rafe de la faringe donde se insertaban los músculos. La faringe estaba envuelta por una serie de músculos que formaban su túnica muscular. Estos músculos surgían de los huesos pterigoides, hioides, del paladar blando y desde los cartílagos de la laringe. Estos fueron los músculos palatofaríngeo, pterigofaríngeo, estilofaríngeo, hiofaríngeo, tirofaríngeo y cricofaríngeo.



Fig.8: Vista dorsal de la faringe del venado de campo luego de remover la nasofaringe y los músculos.1: Velo del paladar; 2: Epiglotis; 3: Músculos del esófago.

La faringe estaba fijada dorsalmente a los huesos de la cabeza por los músculos y fascias del palatino, pterigoides, vómer, esfenoides, occipital y parte timpánica del

temporal; lateralmente se unía al hueso hioides. Debido a que la mayoría de la faringe yacía medial a la rama de la mandíbula, se relacionaba con el músculo pterigoideo medial, músculo digástrico y glándula mandibular.

La cara ventral presentaba la laringe, los recesos piriformes y la raíz de la lengua.

La cavidad de la faringe se encontraba subdividida en tres partes, la nasofaringe, orofaringe y laringofaringe.

Entre las coanas y el ostium intrafaríngeo, dorsalmente al paladar blando se extendía la nasofaringe (Fig. 9: muestra la extensión de la nasofaringe. Fig. 10, resalta la desembocadura de la trompa auditiva (flecha). Fig. 11 se aprecia la coana). No se encontró septum faríngeo.



Fig.9: Corte sagital de una cabeza de venado de campo donde se puede observar al paladar blando situado sobre la epiglotis.

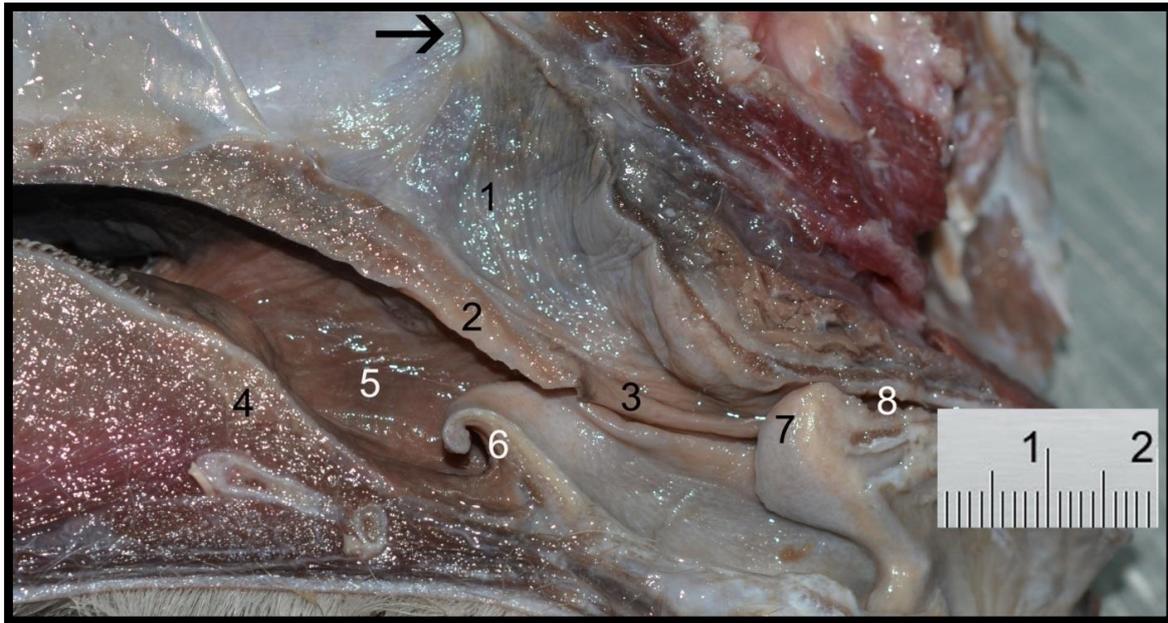


Fig. 10: Sección sagital de una cabeza de venado de campo macho. 1: Nasofaringe; 2: Paladar blando; 3: Arco palatofaríngeo; 4: Lengua; 5: Orofaringe; 6: Epiglotis; 7: Proceso corniculado del cartílago aritenoides; 8: Esófago, Flecha: Orificio faríngeo de la Trompa auditiva.

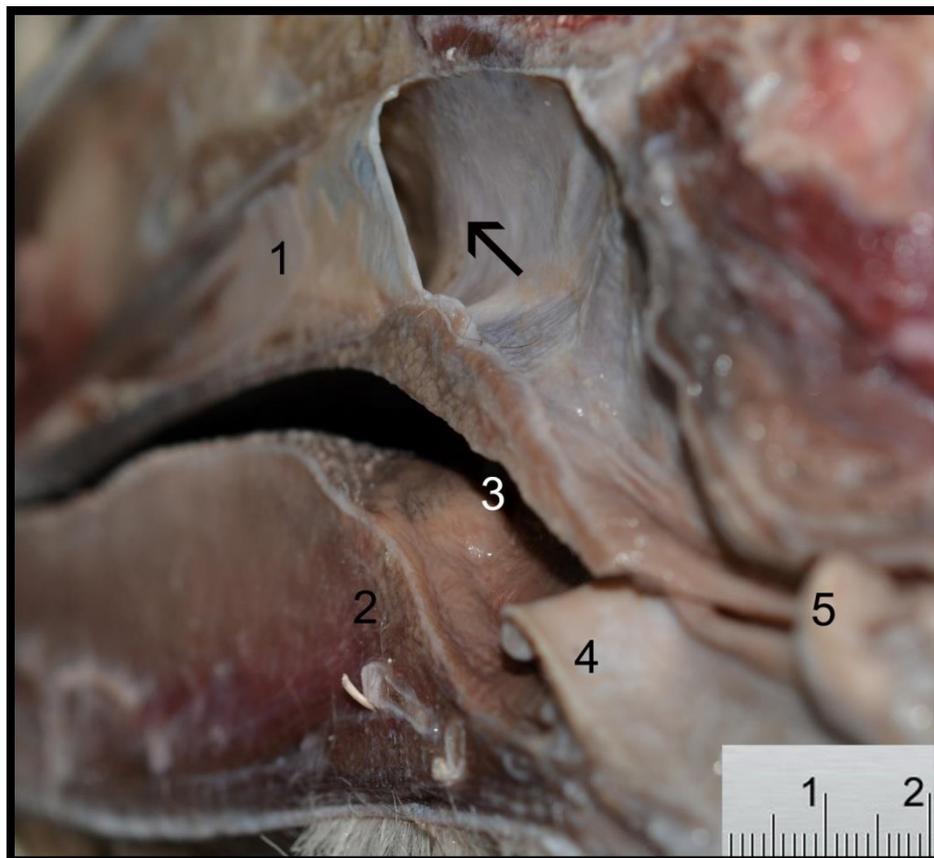


Fig. 11: Vista caudal de un corte sagital de la cabeza de venado de campo. 1: Septum nasal; 2: Lengua; 3: Orofaringe; 4: Epiglotis; 5: Proceso corniculado de cartílago aritenoides. ← : Coana.

Cada pared lateral de la nasofaringe mostraba el orificio faríngeo de la trompa auditiva (*Ostium pharyngeum tubae auditivae*). Era una abertura alargada y cóncava rostralmente, su borde caudal presentaba una elevación cartilaginosa o Torus tubario. Desde el mismo no partía ningún pliegue similar al pliegue salpingofaríngeo. La tonsila tubaria estaba representada por diminutos nódulos linfáticos apenas visibles a simple vista que se ubicaban rostro-dorsalmente al orificio faríngeo de la trompa auditiva.

Las tonsilas faríngeas eran unas masas alargadas e irregulares que se encontraron en la parte caudal de la nasofaringe (Fig. 15, 16). En la antigüedad las mismas se llamaban “glándulas de Luschka”.

Caudalmente desde el borde libre del paladar blando se extendían un par de arcos palatofaríngeos que se continuaban en el esófago (Fig. 12). Ambos arcos palatofaríngeos formaban el ostium u orificio intrafaríngeo.

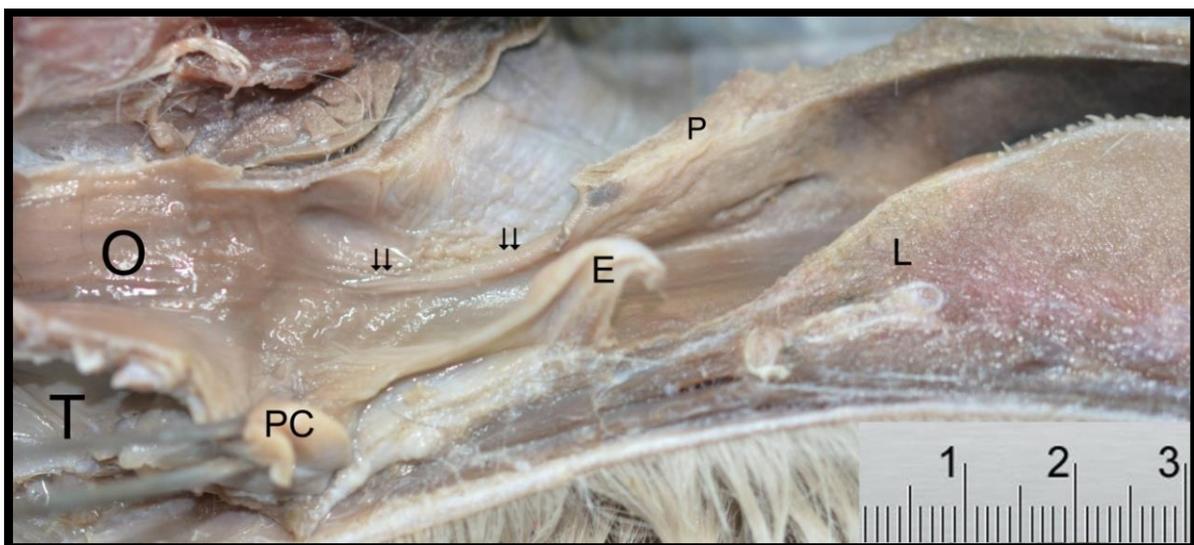


Fig.12: Corte sagital de la cabeza. O: Esófago; T: Tráquea; PC: Proceso corniculado; P: Paladar blando; E: Epiglotis; L: Lengua; ⇓: Arco palatofaríngeo.

La orofaringe se extendía desde el istmo de las fauces a la base de la epiglotis, ventralmente al paladar blando. Las paredes laterales de la orofaringe entre los arcos palatoglosos y palatofaríngeos alojaban una depresión o Fosa tonsilar donde se alojaba la Tonsila palatina (Fig. 13).

Entre la base de la epiglotis y la raíz de la lengua se ubicaba una depresión llamada Vallécula epiglótica. Los pliegues glosopiglóticos laterales eran poco marcados y solo se notaba bien el pliegue glosopiglótico mediano.

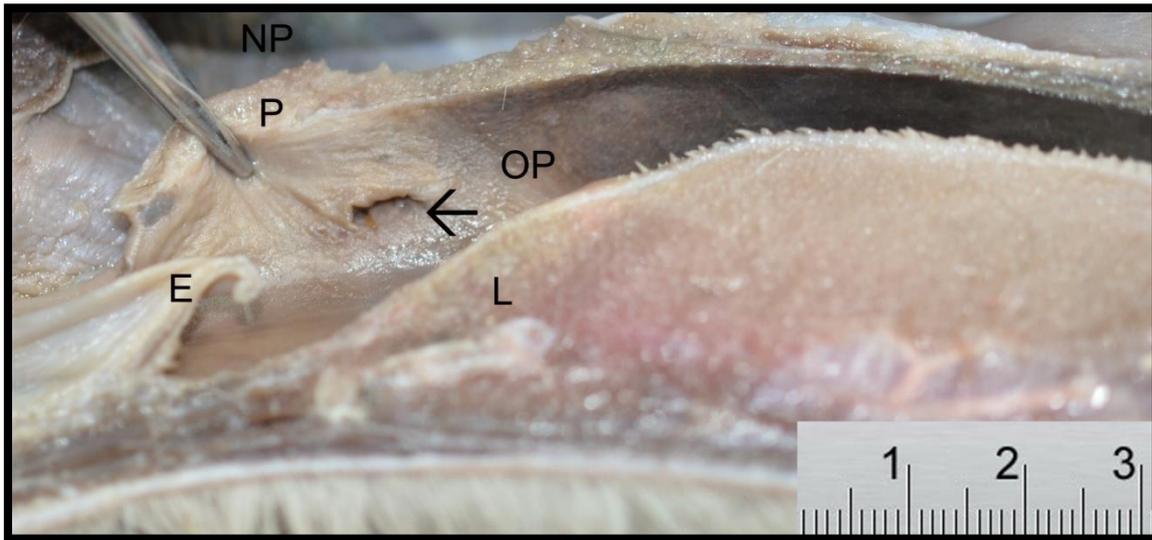


Fig. 13: Corte sagital de la cabeza. NP: Nasofaringe; P: Paladar blando; OP: Orofaringe; ←Tonsila palatina; E: Epiglotis; L: Lengua.

La laringofaringe o parte laríngea de la faringe se extendía desde la base de la epiglotis al comienzo del esófago, ventralmente al ostium intrafaríngeo. La entrada del esófago se situaba dorsalmente al cartílago cricoides.

La parte ventral de la laringofaringe estaba ocupada por la larga entrada de la laringe (*Aditus laryngius*). El borde de este orificio estaba formado por el cartílago epiglotis, los procesos corniculados de los cartílagos aritenoides y los pliegues ariepiglóticos que se extendían entre los cartílagos. Entre la Vallécula epiglótica y el comienzo del esófago se extendían dos surcos profundos, los recesos piriformes. (Fig. 14: muestra las estructuras que constituyen la entrada de la laringe y los recesos piriformes)

A diferencia de la nasofaringe y orofaringe, no había tonsilas en la laringofaringe, o tonsilas paraepiglóticas (*Tonsilla paraepiglottica*).

La parte caudal de la laringofaringe que daba origen al esófago correspondía al vestíbulo del esófago (*Vestibulum oesophagi*).

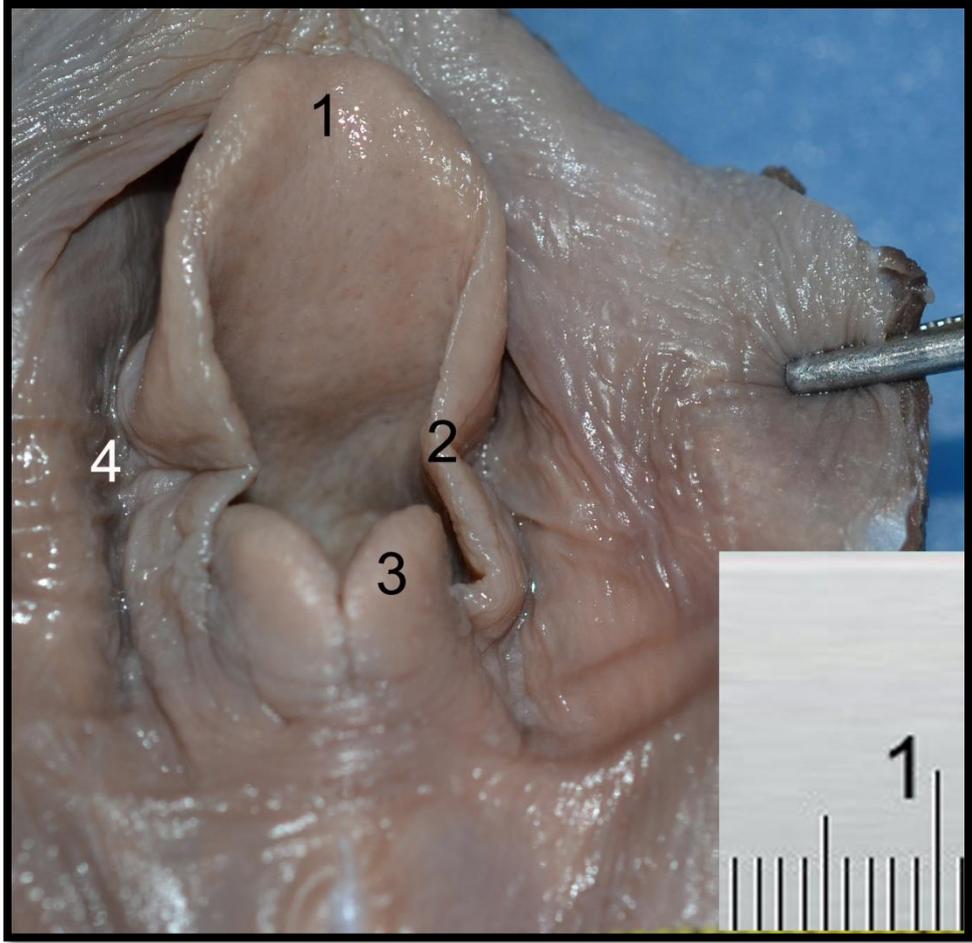


Fig.14: Vista dorsal de la entrada de la laringe del venado de campo. 1: Epiglotis; 2: Pliegue ariepiglótico; 3: Proceso corniculado del cartílago aritenoides; 4: receso piriforme.

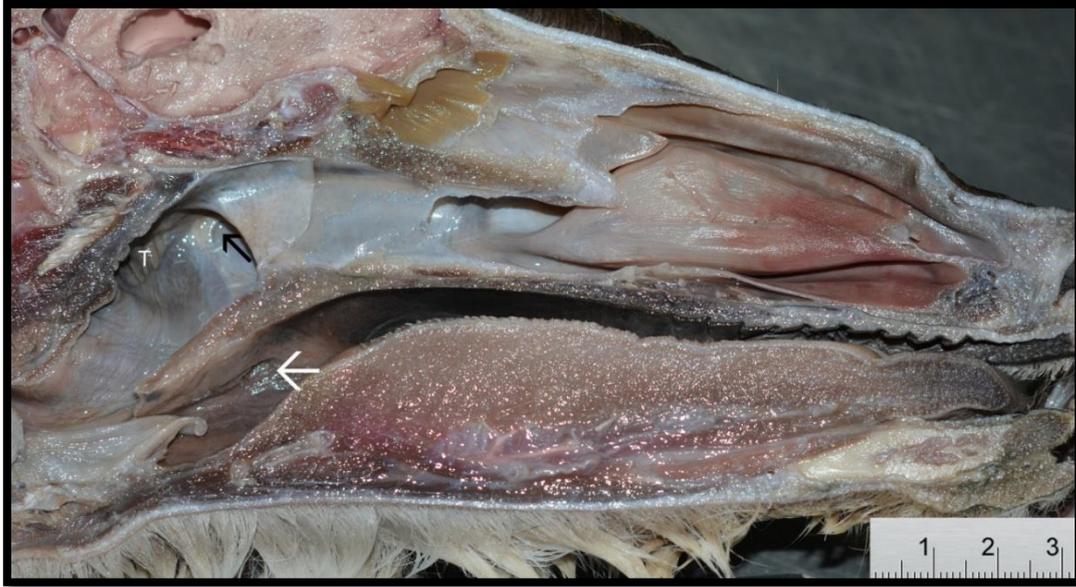


Fig.15: Corte sagital de la cabeza del venado de campo. T: Tonsilas faríngeas; Flecha negra :Trompa auditiva; Flecha blanca: Tonsila palatina.



Fig.16: Vista proximal del corte sagital de la figura anterior. TF : Tonsilas faríngeas; Trompa auditiva; Tonsila tubaria.

En el tejido adiposo que se ubicaba entre la pared caudo-dorsal y los músculos largos de la cabeza se ubicaban los nódulos linfáticos retrofaríngeos mediales. Sobre la superficie dorsolateral estaban las ramas terminales de la arteria carótida común, el plexo carotídeo de nervios simpáticos, los nervios glossofaríngeo,

accesorio e hipogloso; y la rama faríngea y laríngea craneal del nervio vago, nervios que formaban el plexo faríngeo.

4.1 Glándulas salivales

La glándula parótida tenía forma triangular y ocupaba el espacio retromandibular caudalmente al masetero y contra la base de la oreja. La extremidad ventral se ubicaba cerca del ángulo de la mandíbula. El conducto parotídeo se formaba por dos gruesos conductos en la parte ventral de la glándula y pasaba por la incisura mandibular acompañando a los vasos faciales (Fig. 17). Se dirigía rostralmente al músculo masetero donde atravesaba al músculo buccinador para desembocar a nivel del premolar 4 en el vestíbulo oral a flor de mucosa, pues no existía papila parotídea. La masa de la glándula parótida derecha era de $7,7 \pm 0,5$ g. y la de la izquierda de $7,8 \pm 0,5$ g. La masa combinada de ambas glándulas parótidas representaba el 0,08 % del peso corporal.

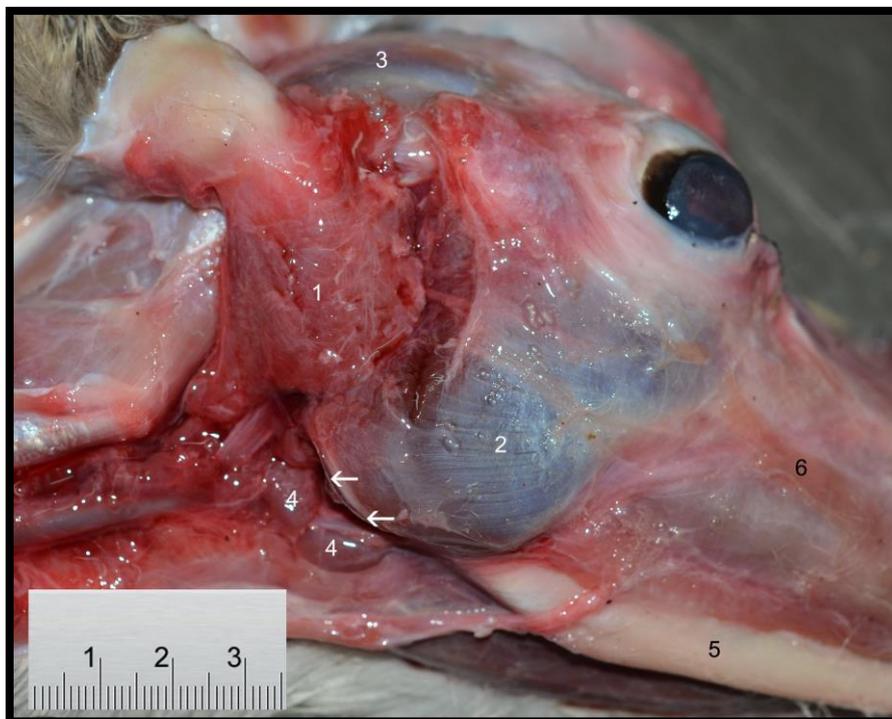


Fig. 17: Vista lateral derecha de la cabeza de un venado de campo hembra luego de remoción de la piel. 1: Glándula parótida; 2: Músculo masetero; 3: Músculo temporal; 4: Nódulos linfáticos mandibulares; 5: Cuerpo de la mandíbula; 6: Músculo cigomático; Flechas: Conducto parotídeo.

La glándula **mandibular** constaba de dos partes, una rostral situada más lateralmente y una parte caudal situada más hacia medial. La mayor parte del lóbulo caudal de la glándula mandibular estaba cubierta por la glándula parótida. El conducto de la glándula mandibular se ubicaba entre la glándula sublingual y la cara medial de la mandíbula y se dirigía hacia su desembocadura en la carúncula sublingual. La masa de la glándula mandibular derecha era de $9,3 \pm 0,7$ g. y la de la izquierda de $10,3 \pm 0,6$ g. La masa combinada de ambas glándulas mandibulares representaba el 0,1 % del peso corporal.

La glándula salival mandibular izquierda era más pesada que la derecha ($P=0,05$), y cuando se suma el peso de todas las glándulas salivales, las izquierdas tienden a ser más pesadas ($P=0,02$).

La **glándula sublingual** estaba dividida en dos porciones: polistomática y monostomática. La glándula sublingual monostomática (Fig. 18) era la más larga y se situaba medialmente y rostralmente a la polistomática. El conducto de la glándula sublingual monostomática desembocaba junto al conducto de la glándula mandibular en la carúncula sublingual y los múltiples conductos de la glándula sublingual polistomática se abrían entre las papilas que cubrían al pliegue sublingual en el receso sublingual lateral. La masa de la glándula sublingual derecha era de $1,0 \pm 0,1$ g. y la de la izquierda de $1,0 \pm 0,1$ g. La masa combinada de ambas glándulas sublinguales representaba el 0,009 % del peso corporal.

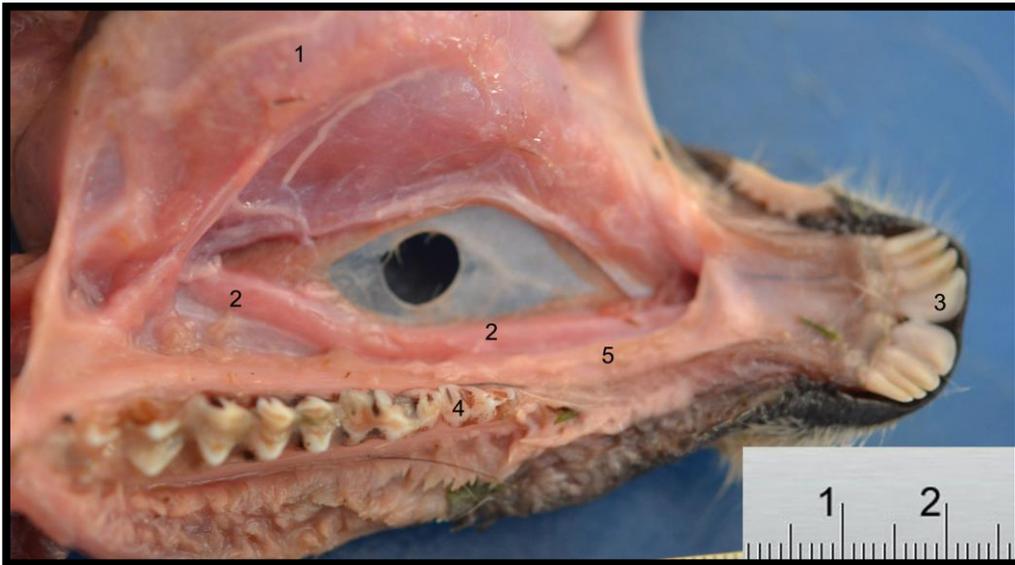


Fig. 18: Vista dorsal derecha del piso de la boca de un venado de campo hembra luego de remoción de la lengua y disección del pliegue sublingual. 1: Lengua; 2: Glándula sublingual; 3: Diente incisivo I; 4: Diente premolar II; 5: Pliegue sublingual.

Dentro de las glándulas salivales menores, visibles a simple vista, se encontraban las glándulas bucales dorsales y ventrales. Las glándulas bucales dorsales eran de mayor tamaño pero las ventrales estaban formadas por unos pequeños lóbulos dispersos. No había glándulas bucales intermedias.

4.2 Dientes

La dentición permanente de este ciervo seguía la fórmula dentaria de los rumiantes domésticos (I 0/3 C 0/1 P3/3 M 3/3) 2. Los dientes eran de corona corta y pertenecían al tipo braquidonte. Los dientes incisivos y caninos inferiores se disponían en una arcada regularmente convexa y la dimensión de estos dientes decrecía gradualmente del incisivo uno al canino. El primer incisivo era el más desarrollado. El diente canino era de dimensiones más reducidas que los incisivos y se anexaba a los mismos. Todos ellos se encontraban ubicados sobre el borde rostral de la mandíbula (Fig. 19).



Fig. 19: Vista medial de dientes incisivos, *Ozotoceros Bezoarticus*

Los dientes incisivos y caninos superiores estaban ausentes y en su lugar existía la almohadilla dentaria (*Pulvinus dentalis*). El diente canino superior se encontraba presente en la dentición decidua, el mismo fue observado en 4 animales juveniles de los 15 estudiados (Fig. 6: presencia de canino superior). Por lo tanto la fórmula dentaria de la dentición decidua era (I 0/3 C 1/1 P 3/3) 2, con ausencia de molares.



Fig. 20: Vista lateral derecha, cráneo de venado de campo.

Los dientes premolares y molares se diferenciaban bien entre sí y aumentaban de tamaño en el sentido rostro-caudal (Figs.20, 23, 24: se observa cómo variaba el tamaño entre PM2, PM3, PM4 y M1, M2 y M3). Los dientes molares superiores se disponían en dos filas dispuestas oblicuamente que se separaban entre sí gradualmente hacia caudal y formaban un arco convexo lateralmente que se aproximaba entre sí en sus extremos rostral y caudal (Fig. 21: Se muestra la convexidad de la arcada dentaria en una vista ventro - dorsal).



Fig.21: Radiografía ventrodorsal de una hembra adulta de *Ozotoceros bezoarticus*. 1: Incisivo I; 2: Premolar superior II; 3: Molar superior II.



Fig. 22: Radiografía lateral izquierda de una hembra adulta de *Ozotoceros bezoarticus*. 1: Cuerpo de la mandíbula; 2: Premolar superior II; 3: Molar superior III; 4: Premolar inferior II; 5: Molar inferior II:

Los dientes premolares y molares inferiores tenían dos raíces (una mesial y otra distal), mientras que los dientes superiores presentaban tres raíces (dos del lado vestibular y una del lado lingual) (Figs. 23, 24).



Figura 23: Cara lingual de los dientes premolares y molares superiores del lado izquierdo. *Ozotoceros bezoarticus*: Premolar 2 a la izquierda, molar 3 a la derecha.



Figura 24: Cara vestibular de los dientes premolares y molares superiores del lado izquierdo. Premolar 2 a la izquierda, molar 3 a la derecha.

5 DISCUSIÓN

De acuerdo a nuestro conocimiento esta es la primera descripción anatómica de la boca y faringe del venado de campo, con datos que permiten categorizarlo dentro de la clasificación de los rumiantes en nichos alimentarios planteada por Hofmann (1989).

Los resultados presentados por Cosse y col. (2009) en estudios realizados en Rocha (Uruguay) muestran una conducta alimenticia correspondiente a un rumiante intermedio, con valores de dicotiledóneas correspondientes al 36% de las especies de plantas registradas en las heces en otoño y 66% en verano. La dieta del venado de campo ha sido descrita para otras poblaciones en Argentina (Jackson y Giulietti 1988) y Brasil (Rodríguez y Leite de Araujo 1999). Las poblaciones argentinas consumen mayormente pasto (Jackson y Giulietti 1988). Merino (2003) clasificó al venado de campo de la reserva de vida salvaje de Campos de Tuyú, como un rumiante de dieta intermedia con preferencia por los pastos. Por lo tanto, y de acuerdo a Cosse y col. (2009) el venado de campo se caracteriza por ser un rumiante de tipo intermedio, caracterizado por una estrategia de alimentación típica de ese grupo de rumiantes. Hofmann (1989) describe a este grupo como uno con un marcado grado de selectividad del forraje, evitando lo menos digestible tanto como le sea posible, aceptando un amplio rango de alimentos en su dieta, que incluyen pastos, hierbas, hojas, flores, etc., dependiendo del forraje disponible en su hábitat.

Hasta el momento, los únicos trabajos anatómicos realizados concluyen que se trata de una especie Intermedia, o de tipo ramoneador (Pérez y col. 2008, Pérez y Ungerfeld 2012, Erdogan y Pérez, 2013). Sin embargo, los resultados obtenidos en esta investigación nos llevan a ubicarlo dentro de los rumiantes intermedios, cercano a los pastoreadores, lo cual coincide con las conclusiones de Cosse et al. (2009).

En conjunto con el área de la superficie laminar del omaso (Clauss y col. 2006) y la masa de la glándula salival (Hofmann y col. 2008), la masa del músculo masetero (Clauss 2008) representa el único parámetro de tejido blando para el que se ha demostrado una correlación positiva con la cantidad de hierba ingerida

Al realizar los estudios sobre el músculo masetero, obtuvimos como resultado que ambos (derecho e izquierdo) representaban en conjunto, un 0.27% del peso

corporal. Al comparar este valor con trabajos realizados por Hofmann (1989), obtenemos como respuesta su inclusión dentro del nicho de los rumiantes intermedios.

De acuerdo a la literatura (Kay y col., 1980; Kay, 1987; Hofmann, 1973, 1988, 1989; Robbins y col., 1995; Jiang and Takatsuki, 1999) las especies que ingieren más pasto en su dieta natural (pastoreadores) tienen glándulas salivales más pequeñas que los ramoneadores. Para *Ozotoceros* la masa reportada por nosotros para la glándula parótida lo ubica dentro del grupo de los intermedios, en su límite inferior cerca de los pastoreadores.

Debemos resaltar que se utilizó como referencia el tamaño de la glándula parótida, ya que los trabajos previamente realizados la ubican como indicador. Si bien se cuenta con los pesos relativos de las restantes glándulas salivales, no pudieron realizarse estudios comparativos con ellas por carecer de información respecto a otras especies.

Para continuar, fue observada una variación de peso respecto a las glándulas salivales derechas e izquierdas. Todas las estructuras ubicadas del lado izquierdo presentaban mayor tamaño.

El mayor peso encontrado para las glándulas salivales del lado izquierdo puede implicar una mayor funcionalidad y actividad de ese lado. Una situación similar pero a favor de las gónadas derechas fue reportada en el venado de campo (Pérez y col. 2013 a, b). Es difícil encontrar explicaciones fisiológicas y/o evolutivas para esta lateralidad.

También debe de considerarse que posiblemente en *Ozotoceros* puedan existir diferencias relacionadas a la dieta, a la estación y al cautiverio si comparamos con el animal en su hábitat natural.

La categorización de esta especie dentro del grupo Intermedio, reafirma las observaciones anatómicas que fueron realizadas. A diferencia de los rumiantes pastoreadores, *Ozotoceros bezoarticus*, carece de un plano nasolabial ancho, no cuenta con incisivos amplios ni presenta dientes hipsodontes (Pérez – Barbería y Gordon, 2011). Muy por el contrario, su hocico cuenta con dientes ubicados muy al borde de la mandíbula, con un plano nasolabial angosto, provisto de músculos que le permiten actuar de forma muy selectiva en su alimentación, nutriéndose principalmente de brotes jóvenes o alimentándose en zonas que se encuentran

inundadas en parte del año. Sus dientes son braquidontes, de corona baja, dejando de crecer una vez que llegan a la adultez y encontrándose más expuestos al desgaste.

En cuanto a la anatomía, hubo diferencias y similitudes respecto a lo previamente estudiado para los rumiantes domésticos. Los músculos de la cara que actuaban sobre los labios y mejillas eran de disposición similar a la de los pequeños rumiantes domésticos (Barone, 2009).

Los **labios** de **Ozotoceros** eran de constitución diferente a los de los pequeños rumiantes domésticos. En estos últimos no hay plano nasolabial y el filtro es estrecho y profundo (Barone, 2009). Los labios del Bovino presentan pigmentación que varía según las razas, los surcos del plano nasolabial son más profundos y reciben las desembocaduras de las glándulas nasolabiales (Barone, 2009).

Respecto al **paladar**, en *Ozotoceros* la lámina horizontal del hueso palatino ocupaba casi la mitad de la extensión del paladar duro. En los pequeños rumiantes domésticos está restringido a la quinta o a la sexta parte del paladar duro y en la vaca ocupa más de un cuarto (Barone, 2010). Por lo tanto la contribución de este hueso es mayor en *Ozotoceros*.

Los **relieves** que vimos en el paladar duro de *Ozotoceros* eran de conformación similar a los descritos en los rumiantes domésticos (Barone, 2009). De acuerdo a Barone (2009) en el bovino el paladar duro cuenta con 16 a 18 rugosidades palatinas. La oveja tiene entre 14 o 15 rugosidades palatinas y más irregulares. En *Ozotoceros* oscilaban entre 11 y 16 con una variación mínima entre los lados derecho e izquierdo.

La disposición del **piso de la boca** es similar en *Ozotoceros* a los rumiantes domésticos, pero con la ausencia de glándulas paracarunculares, que son más notorias en la cabra (Barone, 2009).

En relación a la **faringe**, *Ozotoceros* presentaba algunas características diferentes a las descritas en los rumiantes domésticos. Entre éstas tenemos la **posición de la epiglotis, la terminación de los arcos palatofaríngeos en el esófago y la ausencia de tonsilas paraepiglóticas**. La posición de la epiglotis ventralmente al paladar blando parece ser típica de los ciervos (Ver foto de ciervo *Axis*, Fig. 25). Esto sin embargo contrasta con la situación de los rumiantes domésticos donde la epiglotis está ubicada dorsalmente al paladar blando (Getty, 1975; Barone, 2009). En los caballos la epiglotis en estado de reposo está apoyada sobre la cara dorsal

del paladar blando (Barone, 2009). Aparentemente la posición de la epiglotis ventralmente al paladar blando en los cérvidos, se debe a su longitud y al amplio *Aditus laryngius*.

Otra característica muy llamativa encontrada en *Ozotoceros* fue que los arcos palatofaríngeos se terminaban en el interior del esófago y no en la pared caudal de la faringe como pasa en los animales domésticos. En el ciervo *Axis* es notorio como los arcos palatofaríngeos terminaban en la pared caudal de la faringe (Fig. 25), por lo cual su continuación hacia el esófago no sería igual en otras especies de cérvidos, siendo típico hasta donde sabemos de *Ozotoceros*.

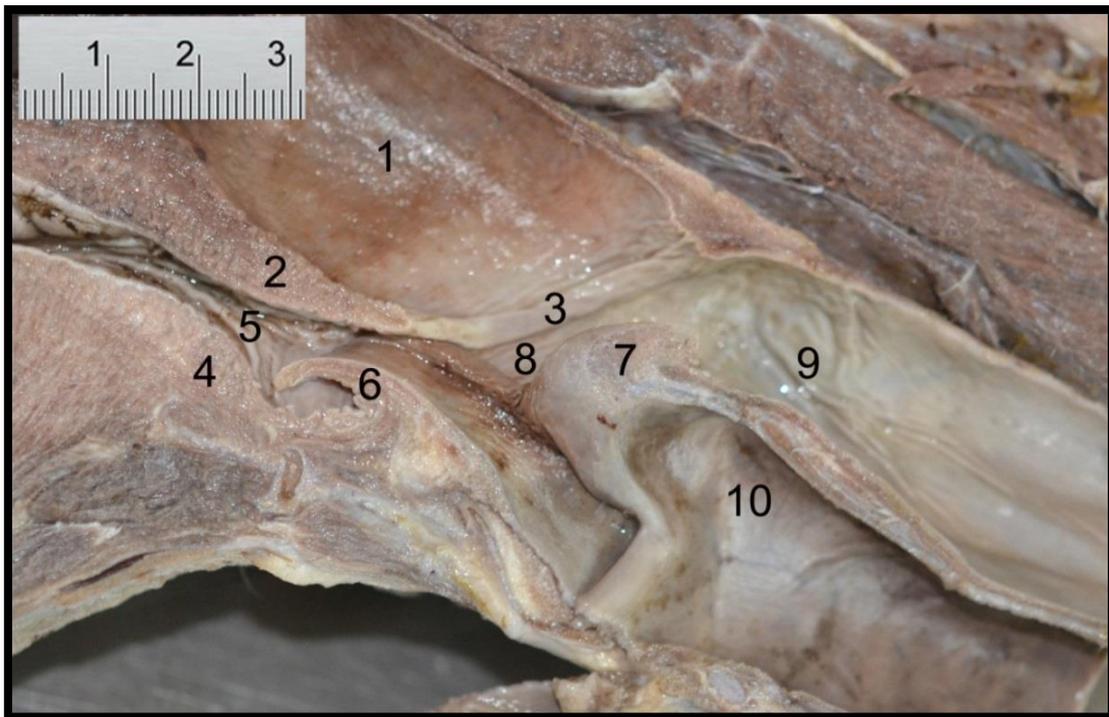


Fig. 25: Corte sagital de la cabeza de un ciervo *Axis*. 1: Nasofaríngeo; 2: Paladar blando; 3: Arco palatofaríngeo; 4: Lengua; 5: Orofaringe; 6: Epiglotis; 7: Proceso corniculado; 8:9: Esófago; 10: Laringe.

En relación a las **tonsilas**, los rumiantes domésticos presentan tres grupos alojados respectivamente en la nasofaringe, orofaringe y laringofaringe (Barone, 2009). El último grupo está representado por las tonsilas paraepiglóticas que se encuentran en los ovinos y caprinos. (Fig. 26) (Barone, 2009; Cocquyt y col., 2005; Casteleyn y col., 2011) pero las mismas no existían en *Ozotoceros*.

La **tonsila tubaria** que es visible macroscópicamente solo en Bovinos también lo era en *Ozotoceros*.

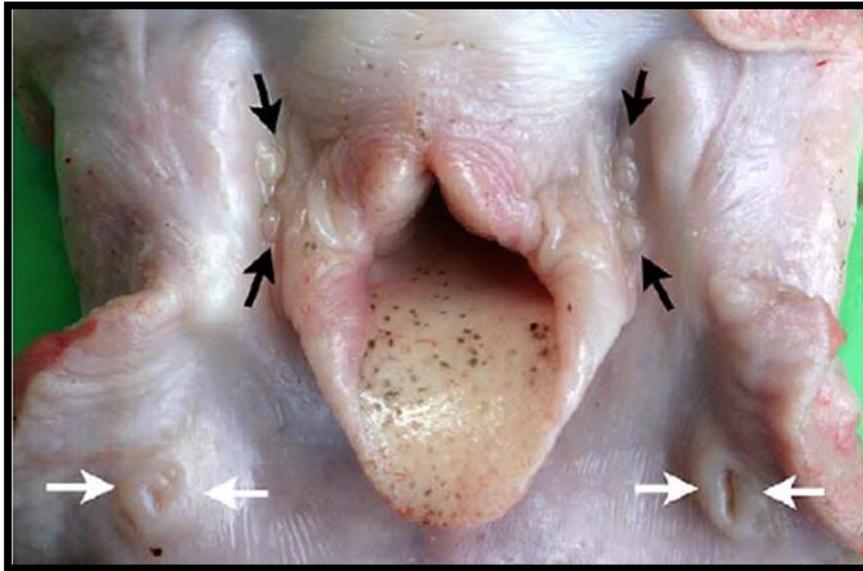


Fig. 26: Vista rostral de la laringe de la oveja. Flechas blancas: tonsila palatina; flechas negras: tonsilas paraepiglóticas. Imagen tomada de Cocquyt y col., 2005.

En cuanto a los **dientes**, la fórmula dentaria del venado de campo adulto es igual a la de los rumiantes domésticos (König and Liebich, 2015). La fórmula de la dentición decidua del venado de campo es diferente debido a que los rumiantes domésticos carecen de canino superior en ambas denticiones (Barone, 2009). El venado de campo presentaba diente canino superior en los animales juveniles estudiados. La literatura indica que los caninos en los maxilares son una característica de determinadas especies de ciervos. Son generalmente una característica del ciervo de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y del ciervo rojo (*Cervus elaphus*) (Brown, 1991).

Cabrera (1941) recordó que previamente algunos autores describieron caninos en *Blastocerus*, *Hippocamelus* y *Ozotoceros*, pero sus propias observaciones no incluían ningún espécimen con caninos. El canino superior no está presente en los ciervos axis (*Axis axis*) ni en el ciervo Dama (*Dama dama*) (Pérez, W., comunicación personal).

El desarrollo y desgaste de los dientes de *Ozotoceros bezoarticus* fue estudiado en detalle por Bianchini y Delupi (1993) en cabezas óseas obtenidas de poblaciones naturales y de una población en cautiverio (con animales de edad conocida en el último caso), este trabajo reporta la dentición de *Ozotoceros* como braquidonte (corona baja). Para los dientes caninos superiores estos autores reportaron que

desaparecían a los 12 – 18 meses. A los 20 – 24 meses (2 años) todos los dientes eran definitivos.

Es importante destacar que en relación al desgaste dentario, los ciervos Ozotoceros de la ECFA, utilizados para este estudio, viven en cautiverio y si bien acceden a árboles nativos donde puede ramonear, la dieta está compuesta mayormente de pasto y ración para vacas lecheras, lo cual puede implicar un desgaste dentario diferente al que ocurriría en la vida salvaje.

Kaiser y col. (2009) compararon 19 especies de rumiantes en cautiverio con rumiantes salvajes. En comparación con las poblaciones salvajes, los ramoneadores en cautiverio presentaron abrasiones mucho más marcadas en los dientes. Todo lo contrario ocurrió con los pastoreadores, que sufren mayor desgaste dentario en estado salvaje que en cautiverio. Particularmente se cree que esto es debido a la alimentación que se brinda a los animales en cautiverio. Por lo tanto los animales categorizados como ramoneadores o intermedios, podrían eventualmente tener alteraciones dentarias en condiciones de cautiverio.

6 CONCLUSIÓN

La anatomía macroscópica de la boca y faringe del venado de campo presentaba diferencias notorias con la descrita para otros rumiantes, especialmente los domésticos. Algunas de esas características permiten ubicarlo dentro de la anatomía típica de un rumiante de tipo intermedio. La masa del músculo masetero y de la glándula salival parótida del venado de campo está dentro de los rangos establecidos para los rumiantes intermedios.

Se registró una variación de peso en relación a las glándulas salivales derechas e izquierdas. Todas las estructuras ubicadas del lado izquierdo presentaban mayor tamaño. A diferencia de los rumiantes pastoreadores, el venado de campo carecía de un plano nasolabial ancho, no contaba con incisivos amplios ni presentaba dientes hipsodontes. Muy por el contrario, su mandíbula contaba con dientes salientes rostralmente, con un plano nasolabial estrecho, provisto de músculos que le permiten actuar de forma muy selectiva en su alimentación. Sus dientes son braquidontes, de corona baja, sin crecimiento compensatorio y encontrándose más expuestos al desgaste. La fórmula dentaria del venado de campo adulto es igual a la de los rumiantes domésticos. El venado de campo presentaba diente canino superior en los animales juveniles estudiados.

En la faringe hallazgos como la ubicación de la epiglotis ventralmente al paladar blando, la terminación de los arcos palatofaríngeos en el esófago y la ausencia de tonsilas paraepiglóticas son características típicas de esta especie o de otras especies de cérvidos.

La información obtenida de este trabajo junto a otros estudios anatómicos realizados (Pérez y col., 2008, Pérez y Ungerfeld, 2012) y los resultados de la investigación de Cosse y col. (2009) sobre la dieta de esta especie, nos permiten concluir que se trata de un rumiante de tipo intermedio en la clasificación de nichos alimentarios.

7 IMPLICANCIAS PRÁCTICAS

Consideramos que esta especie tiene gran flexibilidad en cuanto a la alimentación que presenta, lo que probablemente la hace adaptable a una gran variedad de dietas, dependiendo de la oferta de alimentos del medio en el cual se desarrolla. En este sentido, dicha especie puede llegar a ubicarse en determinados momentos,

dentro del rango de los rumiantes intermedios e incluso más cerca de los pastoreadores según la oferta alimenticia en cada circunstancia.

Por otra parte debe hacerse hincapié en su dentición braquidonte, lo que lo vuelve más vulnerable si se ven alterados sus hábitos alimenticios. El contar con dientes que finalizan su crecimiento en la etapa adulta, lo predisponen a mayores alteraciones.

Teniendo en cuenta la información anterior, así como las preferencias de alimentación (Cosse y col., 2009), parece que el ciervo *Ozotoceros bezoarticus* es un animal de tipo intermedio en la clasificación de nichos alimentarios con gran plasticidad para pasar al pastoreo o al ramoneo de acuerdo con la vegetación disponible.

El hecho de que sea una especie con una capacidad de adaptación amplia en cuanto a la capacidad de utilización de diferentes dietas, especie de tipo intermedio, hace que sea más fácil de alimentarla y mantenerla en condiciones de cautiverio, cosa que no sucede con las especies estrictamente ramoneadoras como la jirafa o el alce que tienen grandes problemas al ser alimentadas exclusivamente con pasto, pues no pueden digerirlo adecuadamente (Clauss y col. 2002, Potter y Clauss 2005). Lo mismo puede pasar eventualmente con una especie estrictamente pastoreadora que vive exclusivamente a pasto y no tolera cambios en la dieta. La versatilidad de una especie intermedia como el venado de campo facilita mucho su alimentación en condiciones de cautiverio, o incluso en vida libre si su hábitat es compartido con los rumiantes domésticos.

8 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Axmacher, H., Hofmann, R. R. (1988). Morphological characteristics of the masseter muscle of 22 ruminant species. *Journal of zoology*, 215, 463-473.
2. Baker, G., Jones, L. H. P., Wardrop, I. D. (1959). Cause of wear in sheep's teeth. *Nature*, 1583–1584.
3. Barone, R. (2009) Anatomie comparée des mammifères domestiques, Splanchnologie Foetus et Ses Annexes. Appareil Digestif - Appareil Respiratoire. Vigot. France, 856p.
4. Bianchini, J. J., Delupi, L. H. (1993). Determinación de la edad en ciervos de las pampas (*Odocoileus bezoarticus*) mediante el estudio comparado del desarrollo y desgaste de los dientes. *Physis (Buenos Aires)*, 48, 27-40.
5. Brizuela, M. A., Detling, J. K., Cid, M. S. (1986). Silicon concentration of grasses growing in sites with different grazing histories. *Ecology*, 1098-1101.
6. Brown, W. A. B., Chapman, N. G. (1991). Age assessment of red deer (*Cervus elaphus*): from a scoring scheme based on radiographs of developing permanent molariform teeth. *Journal of zoology*, 225, 85-97.
7. Cabrera, A. (1943). Sobre la sistemática del venado y su variación individual y geográfica. *Revista del museo de La Plata*, 3, 5-41.
8. Cantalapiedra, J. L., Hernández Fernández, M., Azanza, B., Morales, J. (2013). Evolutionary rates for ruminants based on fossils and phylogenies. *Zitteliana*, 21-22.
9. Casteleyn, C., Breugelmans, S., Simoens, P., & Van den Broeck, W. (2011). The tonsils revisited: review of the anatomical localization and histological characteristics of the tonsils of domestic and laboratory animals. *Clinical and developmental immunology*, 2011.
10. Clauss, M., Kienzle, E., Wiesner, H. (2002). Feeding practice in moose (*Alces alces*) husbandry. *Tierärztliche praxis ausgabe grosstiere nutztiere*, 30, 408-418.

- 11.
12. Clauss, M., Hofmann, R. R., Fickel, J., Streich, W. J., Hummel, J. (2009). The intraruminalpapillation gradient in wild ruminants of different feeding types: implications for rumen physiology. *Journal of morphology*, 270, 929-942.
13. Clauss, M., Hofmann, R. R., Streich, W. J., Fickel, J., Hummel, J. (2008b). Higher masseter muscle mass in grazing than in browsing ruminants. *Oecologia*, 15, 377-385.
14. Clauss, M., Hume, I. D. & Hummel, J. 2010. Evolutionary adaptations of ruminants and their potential relevance for modern productionsystems. *Animal*, 4, 979-992.
15. Clauss, M., Kaiser, T., Hummel, J. (2008a) The Morphophysiological adaptations of browsing and grazing mammals. *The Ecology of Browsing and Grazing*. I. Gordon y H. T. Prins, Springer Berlin Heidelberg. 195, 47-88.
16. Clauss, M., Lechner-Doll, M., Streich, W. J. (2003). Ruminant diversification as an adaptation to the physicommechanical characteristics of forage. A reevaluation of an old debate and a new hypothesis. *Oikos*, 102, 253-262.
17. Clemens, E. T., Maloiy, G. M. O. (1983). Digestive physiology of East African wild ruminants. *Comparative biochemistry and physiology Part A: Physiology*, 76, 319-333.
18. Cocquyt, G., Baten, T., Simoens, P., Van Den Broeck, W. (2005). Anatomical localisation and histology of the ovine tonsils. *Veterinary immunology and immunopathology*, 107, 79-86.
19. Cosse, M., González, S., Gimenez-Dixon, M. (2009). Feeding ecology of *Ozotoceros bezoarticus*: conservation implications in Uruguay. *Iheringia. Série Zoologia*, 99, 158-164.
20. Ditchkoff, S. S. (2000). A decade since "diversification of ruminants": has our knowledge improved?. *Oecologia*, 125, 82-84.

21. Erdoğan, S., Pérez, W. (2013). Anatomical and scanning electron microscopic characteristics of the tongue in the pampas deer (Cervidae: *Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus 1758). *Microscopy research and technique*, 76, 1025-1034.
22. Fortelius, M. (1985). Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta zoologica fennica*, 180, 1-76.
23. Garrod, A. H. (1877). Notes on the visceral anatomy and osteology of the ruminants, with a suggestion regarding a method of expressing the relations of species by means of formulae. In: *Proceedings of the zoological society of London*, 1873, 2-19.
24. González, S. (2004). *Biología y conservación de Cérvidos Neotropicales del Uruguay*. Informe Final de Proyecto CSIC-UdelaR, 57pp.
25. González, S., Álvarez-Valin, F., Maldonado, J. E. (2002). Morphometric differentiation of endangered pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*), with description of new subspecies from Uruguay. *Journal of mammalogy*, 83, 1127-1140.
26. González, S., Maldonado, J. E., Leonard, J. A., Vilà, C., Barbanti Duarte, J. M., Merino, M., Wayne, R. K. (1998). Conservation genetics of the endangered Pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). *Molecular ecology*, 7, 47-56.
27. Gordon, I. J., Illius, A. W. (1994). The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants. *Oecologia*, 98, 167-175.
28. Hackmann, T. J., Spain, J. N. (2010). Invited review: Ruminant ecology and evolution: Perspectives useful to ruminant livestock research and production. *Journal of dairy science*, 93, 1320-1334.
29. Hofmann, R. R. (1968) Comparisons of the rumen and omasum structure in East African game ruminants in relation to their feeding habits. In *Symposium zoological society of London*, 21, 179-194.
30. Hofmann, R. R. (1985) Digestive physiology of the deer – their morphophysiological specialisation and adaptation. *Royal society New Zealand bulletin*, 22: 393-407.

31. Hofmann, R. R. (1988) Morphophysiological evolutionary adaptations of the ruminant digestive system. Dobson, A., Dobson, M. In Aspects of digestive physiology in ruminants. Ithaca, NY, Cornell University Press, 1 – 20p.
32. Hofmann, R. R. (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*; 78, 443-457.
33. Hofmann, R. R. (1999) Functional and comparative digestive system anatomy of Arctic ungulates. *Rangifer*, 20, 71-81.
34. Hofmann, R. R., Nygren, K. (1992). Morphophysiological specialization and adaptation of the moose digestive system. *Alces supplement*, 1, 91-100.
35. Hofmann, R. R., Stewart, D. R. M. (1972) Grazers and browsers: a classification based on the stomach structure and feeding habits of East African ruminants. *Mammalia*; 36, 226-240.
36. Hummel, J., Südekum, K. H., Streich, W. J., Clauss, M. (2006). Forage fermentation patterns and their implications for herbivore ingesta retention times. *Functional ecology*, 20, 989-1002.
37. Jackson, J. E. (1987) *Ozotoceros bezoarticus*. *Mammalian Species*, 295, 1-5.
38. Jackson, J., Giullieti, J. (1988) The food habits of pampas deer *Ozotoceros bezoarticus celeni* in relation to its conservation in relict natural grassland in Argentina. *Biology of conservation*, 45, 1-10.
39. Jackson, J., Langguth, A. (1987) Ecology and status of pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) in the Argentinian pampas and Uruguay. *Biology and management of the Cervidae*, Ed. C. Wemmer, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 402-409 p.
40. Jacobi, A. (1931). *Das Rentier: eine zoologische Monographie der Gattung Rangifer*, 96, 1 – 261.
41. Janis, C.M., Damuth, J., Theodor, J.M. (2000) Miocene Ungulates and terrestrial primary productivity: Where have all the browsers gone?. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97 (14): 7899 – 7904p.

42. Janis, C.M., Fortelius, M., (1988) The means whereby mammals achieve increase functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biological review*, 63, 197-230.
43. Janis, C.M., Theodor, J.M. (2014) Cranial and postcranial morphological data in ruminant phylogenetics. *Zitteliana*, 32, 15.
44. Jiang, Z., Takatsuki, S. (1999) Constraints on feeding type in ruminants: Cl case for morphology overphylogeny, *Mammalian study*, 24:79-89.
45. Jungius, H. (1976): Status and distribution of threatened deer species in South America. *World Wildlife Yearbook, Switzerland*. 76, 203-217.
46. Kaiser, T. M., Brasch, J., Castell, J. C., Schulz, E., Clauss, M. (2009) Tooth wear in captive wild ruminant species differs from that of free-ranging conspecifics. *Mammal Biol-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 74, 425-437.
47. Karasov, W. H., Martínez del Rio, C., Caviedes-Vidal, E. (2011). Ecological physiology of diet and digestive systems. *Annual review of physiology*, 73, 69-93.
48. Kay, R. N. B. (1987) Weights of salivary glands in some ruminant animals. *Journal of zoology*, 211, 431-436.
49. König, H. E., Liebich, H-G. (2015) *Anatomie der Haussäugetiere. Lehrbuch und Farbatlas für Studium und Praxis. + Online-Bilddatenbank*. Schattauer. Stuttgart, Bundesrepublik Deutschland. Stuttgart, Schattauer.
50. Mathiesen, S. D., Rædergård, V. B., Vader, M. A., Haga, Ø. E., Norberg, H. J., Sørmo, W., Tyler, N. J. C. (1999) Salivary glands in Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*) and in Norwegian reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*). *Rangifer*, 19, 25-32.
51. Mathiesen, S. D., Sørmo, W., Haga, ØE., Norberg, H. J., Utsi, T. H. A., Tyler, N. J. C. (2000) The oral anatomy of Arctic ruminants: coping with seasonal changes. *Journal of zoology*, 251, 119-128.
52. Medan, D., Torretta, J. P., Hodara, K., Elba, B., Montaldo, N. H. (2011). Effects of agriculture expansion and intensification on the vertebrate and

invertebrate diversity in the Pampas of Argentina. *Biodiversity and conservation*, 20, 3077-3100.

53. Mendoza, M., Palmqvist, P. (2008). Hypsodonty in ungulates: an adaptation for grass consumption or for foraging in open habitat?. *Journal of zoology*, 274, 134-142.
54. Neuville, H., Derscheid, J. M. (1929). Recherches anatomiques sur l'okapi (*Okapia johnstoni*). IV. L'estomac. *Revue de zoologie et de botanique africaine*, 16, 373-419.
55. *Nomina Anatomica Veterinaria* (2012) International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature (I.C.V.G.A.N.) Quinta edición. Disponible en: <http://www.wava-amav.org>. Fecha de consulta: 10 Julio 2015.
56. Nowak, R.M., Paradiso, J.L. (1999) *Walker's Mammals of the World*. John Hopkins University, Baltimore and London, 6a. edición, vol.2.
57. Pérez, W., Clauss, M., Ungerfeld, R. (2008) Observations on the macroscopic anatomy of the intestinal tract and its mesenteric folds in the pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). *Anatomia histologia embryologia*, 37, 317–321.
58. Pérez, W., Ungerfeld, R. (2012) Gross anatomy of the stomach of the pampas deer, *Ozotoceros bezoarticus* (Artiodactyla: Cervidae). *Zoologia*, 29, 337-342.
59. Pérez, W., Vázquez, N., Ungerfeld, R. (2013 a). Gross anatomy of the female genital organs of the pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus 1758). *Anatomia histologia embriologia*, 42, 168-174.
60. Pérez, W., Vázquez, N., & Ungerfeld, R. (2013 b). Gross anatomy of the male genital organs of the pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus 1758). *Anatomical science international*, 88, 123-129.
61. Pérez-Barbería, F. J., Gordon, I. J. (2001) Relationships between oral morphology and feeding style in the Ungulata: a phylogenetically controlled evaluation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 268, 1023-1032.

62. Potter, J. S., Clauss, M. (2005). Mortality of captive giraffe (*Giraffa camelopardalis*) associated with serous fat atrophy: a review of five cases at Auckland Zoo. *Journal of zoo and wildlife medicine*, 36, 301-307.
63. Saber, A. S., Hofmann, R. R. (1983) Comparative anatomical and topographic studies of the salivary glands of red deer (*Cervus elaphus*), fallow deer (*Cervus dama*), and mouflon (*Ovis ammon musimon*) ruminantia: cervidae, bovidae. *Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch*, 130, 273-286.
64. Sisson, S., Grossman, J. D. (1938). *The anatomy of the domestic animals* WB Saunders Company. Philadelphia and London.
65. Solounias, N., Dawson-Saunders, B. (1988) Dietary adaptations and paleoecology of the late Miocene ruminants from Pikermi and Samos in Greece. *Palaeogeography palaeoclimatology palaeoecology*, 65, 149-172.
66. Stirton, R. A. (1947) Observations on evolutionary rates in hypsodonty. *Evolution*, 1, 32-41.
67. Stöckmann, W. (1979) Differences in the shape of the mandibles of African bovidae in relation to food composition. *Zoologische Jahrbücher Systematic*, 106, 344-373.
68. Ungerfeld, R., González-Pensado, S., Bielli, A., Villagrán, M., Olazabal, D., Pérez, W. (2008b) Reproductive biology of the pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*): a review. *Acta veterinaria Scandinavica*, 50, 16.
69. Ungerfeld, R., González-Sierra, U. T., Piaggio, J. (2008a) Reproduction in a semi-captive herd of pampas deer *Ozotoceros bezoarticus*. *Wildlife biology*, 14, 350-357.
70. Van Soest, P. J. (1994). *Nutritional ecology of the ruminant*. 2da. Edición. Cornell University Press, Ithaca, NY, 2 – 6 p.
71. Van Valen, L. 1960: A functional index of hypsodonty. *Evolution*, 14, 531 - 532.
72. Weber, M., González, S. (2003) Latin American deer diversity and conservation: a review of status and distribution. *Ecoscience*, 10, 443-454.

73. Wemmer, C. (1998) Deer: status survey and conservation action plan (IUCN/SSC Action plans for the conservation of biological diversity). World Conservation Union. Oxford, 112p.
74. Wieren, V. S. (1996). Digestive strategies in ruminants and non-ruminants. PhD Diss. Wageningen Univ., Wageningen.