



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE VETERINARIA

Programa de Posgrados

**ANATOMÍA DEL APARATO DIGESTIVO DEL VENADO DE CAMPO
(*OZOTOCEROS BEZOARTICUS*)**

WILLIAM PÉREZ

TESIS DE DOCTORADO EN PRODUCCIÓN ANIMAL

URUGUAY

2016



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE VETERINARIA

Programa de Posgrados

**ANATOMÍA DEL APARATO DIGESTIVO DEL VENADO DE CAMPO
(*OZOTOCEROS BEZOARTICUS*)**

WILLIAM PÉREZ

RODOLFO UNGERFELD

Director de Tesis

2016

INTEGRACIÓN DEL TRIBUNAL DE

DEFENSA DE TESIS

Alejandro Bielli; DMV, PhD
Departamento de Morfología y Desarrollo, Facultad
de Veterinaria, Universidad de la República –Uruguay

Cecilia Cajarville, DMV, PhD
Departamento de Nutrición Animal, Facultad de Ve-
terinaria, Universidad de la República –Uruguay

Claudio Barbeito, DMV, PhD
Departamento de Ciencias Básicas, Facultad de
Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata -
Argentina

2016



FACULTAD DE VETERINARIA
Programa de Posgrados
ACTA DE APROBACIÓN DE TESIS
DE DOCTORADO EN PRODUCCIÓN ANIMAL

**"Anatomía del Aparato Digestivo del Venado de Campo
(Ozotoceros bezoarticus)"**

Por: Mag. William Pérez

Director de Tesis: Dr. Rodolfo Ungerfeld

Tribunal

Presidente: Dr. Alejandro Bielli

Segundo Miembro: Dr. Claudio Barbeito

Tercer Miembro: Dra. Cecilia Cajarville

Fallo del Tribunal: Aprobada con Mención

Montevideo, 2 de marzo de 2016



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE VETERINARIA
Postgrados Académicos y Especializaciones

La Tesis presentada en el día de la fecha por el M Sc William Pérez titulada ANATOMÍA DEL APARATO DIGESTIVO DEL VENADO DE CAMPO (*Ozotoceros bezoarticus*) analiza distintos aspectos de la anatomía digestiva del venado de campo con énfasis en características funcionales y de su relación con el sistema de alimentación. El abordaje experimental es adecuado para cumplir con la hipótesis y objetivos planteados y los resultados obtenidos son novedosos y generan una contribución científica original relevante. El trabajo está respaldado con una importante producción científica con cuatro artículos publicados y otro enviado a revistas especializadas. La tesis está escrita en forma clara, con rigurosidad científica, es amena y está muy bien ilustrada. La presentación destacó los principales aspectos y contribuyó a la mejor comprensión de algunos aspectos específicos. La defensa demostró un amplio dominio del trabajo y de la disciplina, así como la capacidad de evaluar autocríticamente las limitaciones del material utilizado y las condiciones de trabajo, que buscó constantemente subsanar en lo posible. En resumen, mostró una suficiencia y un grado de independencia en la investigación científica que justifican la obtención del doctorado. Tanto la calidad del manuscrito como su defensa nos permiten proyectar que William Pérez podrá impulsar el desarrollo del posgrado en la Anatomía Veterinaria en la región.

En suma, el tribunal considera que William Pérez ha realizado un excelente trabajo de tesis doctoral otorgándosele la calificación de Aprobado con Mención.

Dr. Alejandro Bielli
Presidente del Tribunal

La presente tesis está basada en los siguientes artículos (Anexos I a V):

- I: Pérez, W., Vazquez, N., Ungerfeld, R. 2015: Gross anatomy of pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus 1758) mouth and pharynx. *Anatomia Histologia Embryologia*. En revisión. (Anexo 1).
- II: 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 (10) 1025–1034. (Anexo 2).
- III: Pérez, W., Ungerfeld, R., 2012 Gross anatomy of the stomach of the pampas deer, *Ozotoceros bezoarticus* (Artiodactyla: Cervidae). *Zoologia*, 29 (4) 337-342. (Anexo 3).
- IV: 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*, Linnaeus 1758). *Anatomia Histologia Embryologia*, 37 (4) 317–321. Anexo 4.
- V: Pérez, W., Vazquez, N., Ungerfeld, R. 2015: Arterial Vascularization of the Gastrointestinal Tract of the Pampas Deer (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus, 1758). *Anatomia Histologia Embryologia*, aceptado para su publicación. Early view: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ahe.12192/abstract> (Anexo 5).

ÍNDICE DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS.....	9
RESUMEN.....	10
SUMMARY.....	11
1. INTRODUCCIÓN.....	12
1.1 Estudio de los rumiantes silvestres.....	12
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 Clasificación de los rumiantes en grupos alimentarios de acuerdo a su anatomía digestiva.....	15
1.7 Anatomía digestiva y patrón alimentario de los rumiantes.....	19
1.8 Visión del estudio de la anatomía en la presente tesis.....	26
2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS DE LA TESIS.....	27
3. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES.....	28
3.1 Animales utilizados.....	28
3.2 Métodos de estudio.....	28
3.3 Nomenclatura.....	30
3.4 Estadística.....	30
4. RESULTADOS GENERALES.....	31
5. DISCUSIÓN GENERAL.....	51
6. CONCLUSIONES GENERALES.....	61
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	62
8. ANEXOS	70

AGRADECIMIENTOS

- Al Dr. Rodolfo Ungerfeld, director de la tesis, por su guía durante la realización de los diferentes trabajos. Siendo profesor de Fisiología, su visión científica fisiológica, me ha ayudado mucho a pensar en el vínculo anátomo-funcional de los diversos órganos, tanto en esta tesis como en la anterior de Maestría.
- A los profesores integrantes del tribunal evaluador, Dres. Cecilia Cajarville, Alejandro Bielli y Claudio Barbeito.
- A nuestro amigo Horst König, (Profesor emérito en Viena) por permitirme ser coautor en los capítulos Verdauungsapparat (*Apparatus digestorius*) y Eingeweide und Körperhöhlen de su libro Anatomie der Haussäugetiere - Lehrbuch und Farbatlas für Studium und Praxis, en su quinta y sexta edición de los años 2012 y 2015. Dicho libro se ha traducido a más de una decena de idiomas y esos capítulos fueron elegidos en virtud de la temática de la presente tesis.
- A los veterinarios que realizaron las tesis de grado en Anatomía, a los que colaboraron con los diversos trabajos y muy especialmente a los docentes del Área de Anatomía de la Facultad de Veterinaria.

RESUMEN

La información disponible sobre el aparato digestivo del venado de campo (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus 1758) es muy escasa. Desde hace muchos años se ha reportado una importante variabilidad en la anatomía del aparato digestivo entre las especies de rumiantes y se ha observado que estas diferencias se corresponden con diferencias en la dieta natural, lo que ha permitido clasificarlos morfofisiológicamente dentro de un sistema flexible y superponible de nichos alimentarios. En el mismo se los clasifica en tres categorías: los “pastoreadores”, los “ramoneadores” y los “intermedios”. Se considera que la mayoría de los cérvidos son ramoneadores intermedios, y que no se alimentan de grandes cantidades de hierba, no obstante, el venado de campo consume cantidades relativamente grandes de hierbas en su dieta natural y estudios de nuestro medio lo consideraron como una especie oportunista o rumiante intermedio. El objetivo general de la tesis fue describir la anatomía del aparato digestivo del venado de campo. Se utilizaron 49 venados de campo muertos por causas naturales y libres de patologías del aparato digestivo, procedentes de la ECFA (Maldonado, Uruguay; 34°3' S, 55°1' W; altitud: ~ 200 m). El método de estudio de los animales fue la disección simple o con el uso de microscopio estereoscópico binocular y para la lengua también se utilizó la microscopía electrónica de barrido. A diferencia de los rumiantes pastoreadores, el venado de campo presentaba un plano nasolabial estrecho, su mandíbula contaba con dientes salientes rostralmente, sus dientes eran braquidontes encontrándose más expuestos al desgaste. La fórmula dentaria del venado de campo adulto era igual a la de los rumiantes domésticos. A su vez, presentaba diente canino superior en los animales juveniles estudiados. Ambos músculos maseteros tenían un peso combinado de $43,8 \pm 3,5$ g lo que representaba el 0,27 % del peso corporal, la masa combinada de ambas glándulas parótidas representaba el 0,08 % del peso corporal, características correspondientes a los rumiantes intermedios. La lengua presentaba papilas gustativas en la cara ventral del ápex. 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. En el estómago, las características anatómicas como la papilación intrarruminal desigual, el espesor de los pilares ruminales, la altura de las crestas reticulares, la longitud de la curvatura y el tamaño del omaso, junto a la relación de longitud entre intestino delgado e intestino grueso indicarían que este animal se ubica entre los rumiantes ramoneadores o intermedios. Consideramos que esta especie tiene una anatomía digestiva que le permite una gran flexibilidad fisiológica, lo que probablemente la hace adaptable a una gran variedad de dietas, dependiendo de la oferta de alimentos del medio en el cual se encuentra. 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. Su anatomía gastrointestinal lo hace adaptable a cambios de su dieta que van desde una dieta de ramoneador, mixta o exclusivamente pastoril.

SUMMARY

The information available about the digestive tract of the pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus 1758) is very scarce. For many years significant variability in the anatomy of the digestive tract of the different ruminant species has been reported and it has been observed that these discrepancies correspond to differences in the natural diet, which allowed classifying them morpho-physiologically in flexible and superimposable niches of food system. Similarly, they are classified into three categories: "grazers", "browsers" and "intermediate". It is considered that most of the deer are browsers or intermediate, and do not eat large quantities of grass, however pampas deer consume relatively large amounts of herbs in its natural diet and studies of our environment considered it as an opportunistic species or intermediate ruminant. The general objective of the thesis was to describe the anatomy of the digestive tract of the pampas deer. For this study 49 pampas deer from the ECFA (Maldonado, Uruguay; 34°3 'S, 55°1' W, altitude: ~ 200 m) were used, which died of natural causes and were free of pathologies of the digestive tract. The method of study of the animals was simple dissection or with the help of binocular stereoscopic microscope. Scanning electron microscopy was used for the tongue. In contrast to grazer ruminants, the pampas deer had a narrow nasolabial plane, its jaw had rostrally projecting teeth, its teeth were brachydonts which are most exposed to wear. The dentition formula of adult pampas deer was equal to that of domestic ruminants. Juvenile animals studied had upper canine tooth. Both masseter muscles had a combined weight of 43.8 ± 3.5 g which represented 0.27% of body weight, the combined mass of both parotid glands represented 0.08% of body weight, both characteristics corresponding to intermediate ruminants. The tongue had taste buds in the ventral surface of the apex. In the pharynx findings such as the location of the epiglottis ventral to the soft palate, the termination of palatopharyngeal arches in the esophagus and the absence of paraepiglottic tonsils are typical characteristics of this species of deer. In the stomach, anatomical characteristics such as the intraruminal unequal papillation, the thickness of rumen pillars, the height of the reticular crests, the length of the curvature and size of the omasum, together with the ratio of length between small and large intestine indicate that this animal is located between browsers or intermediate ruminants. We consider that this species has a digestive anatomy that gives it a great physiological flexibility, which probably makes it adaptable to a wide variety of diets, depending on the food supply of the medium in which it is located. Thus, this species could be located in certain times within the range of intermediate ruminants and even closer to the grazers according to the food supply in every circumstance. Its gastrointestinal anatomy makes it adaptable to changes in its diet that range from grazer, mixed or exclusively pastoral diet.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Estudio de los rumiantes silvestres

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.

Los rumiantes muestran una fascinante gama de adaptaciones que les permiten habitar con éxito en casi todos los biomas terrestres, siendo el grupo de ungulados más abundante (más de 3 billones de individuos) y diverso (hasta más de 300 especies distinguidas) (International Conference on Ruminant Phylogenetics, Munich 2014). La población mundial de rumiantes salvajes era de aproximadamente 75,3 millones, con 44,6 millones de cérvidos y 29,1 millones de bóvidos (Hackmann y Spain, 2010).

De acuerdo a su distribución en el registro fósil, los rumiantes vivientes se encontraban de forma nativa en todos los continentes excepto la Antártida y Oceanía, aunque la mayoría de las especies presentes actualmente se encuentran en África y Eurasia (van Wieren, 1996). Mientras que los bóvidos y cérvidos se distribuyen en casi todo el mundo, el rango de las familias restantes es mucho más restringido. 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 seis géneros de ciervos 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 (UICN, 2016) con posibilidades de ingresar en la categoría de Peligro Crítico, En Peligro o Vulnerable en el futuro próximo.

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; González, 2004, Weber y González 2003). 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). Antes del año 1800, la especie fue abundante en los pastizales de América del Sur (Wemmer,

1998). Los documentos del puerto de Buenos Aires muestran que entre 1860 y 1870 se enviaron más dos millones de pieles de venado de campo a Europa (Thornback y Jenkins, 1982).

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 predación por perros asilvestrados y otras especies, y posiblemente enfermedades transmitidas por los bovinos (Wemmer, 1998).

Las poblaciones actuales de venado de campo son pequeñas y muy aisladas (Jackson y Langguth, 1987; González y col., 1998, 2002). Las mayores poblaciones existentes se encuentran en Brasil, en el noreste del ecosistema del Cerrado, y en el Pantanal (Pinder, 1994). Recientemente fueron redescubiertas en el Sur de Brasil, dos pequeñas poblaciones, localizadas en los estados de Paraná, estimada en menos de 100 individuos (Braga y col., 2005), y Santa Catarina (Mazzolli y Benedet, 2009).

Hace dos siglos la población argentina probablemente era muy grande ya que estaban disponibles más de 500.000 km² de hábitat de pastizales. Sin embargo, a fines del siglo pasado solo quedaban cuatro poblaciones pequeñas: Corrientes (Ituzaingó) con unos 170 individuos (Merino y Beccaceci, 1999), San Luis con 800 a 1.000 individuos (Merino y col., 1997), y en la Provincia de Buenos Aires (costa de la Bahía de Samborombón) con cerca de 200 individuos (Merino y col., 1997). La cuarta población, con menos 50 individuos en una superficie de 23.000 ha, se encuentra en Santa Fe ("Bajos Submeridionales") (Pautasso y Peña, 2002; Pautasso y col., 2002).

En Bolivia se reportó hace unos años la existencia de pequeñas poblaciones (Anderson, 1985, 1993; Tarifa, 1993), pero no existe información sistematizada reciente sobre las mismas.

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; y *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 (Fig. 1), 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 en 300 animales (Weber y González, 2003). La otra subespecie, *O. b. arerunguensis* se encuentra únicamente en las localidades de Arerunguá y El Tapado (Departamento de Salto) con una población de aproximadamente 700 animales (Weber y González, 2003) (Fig. 1).

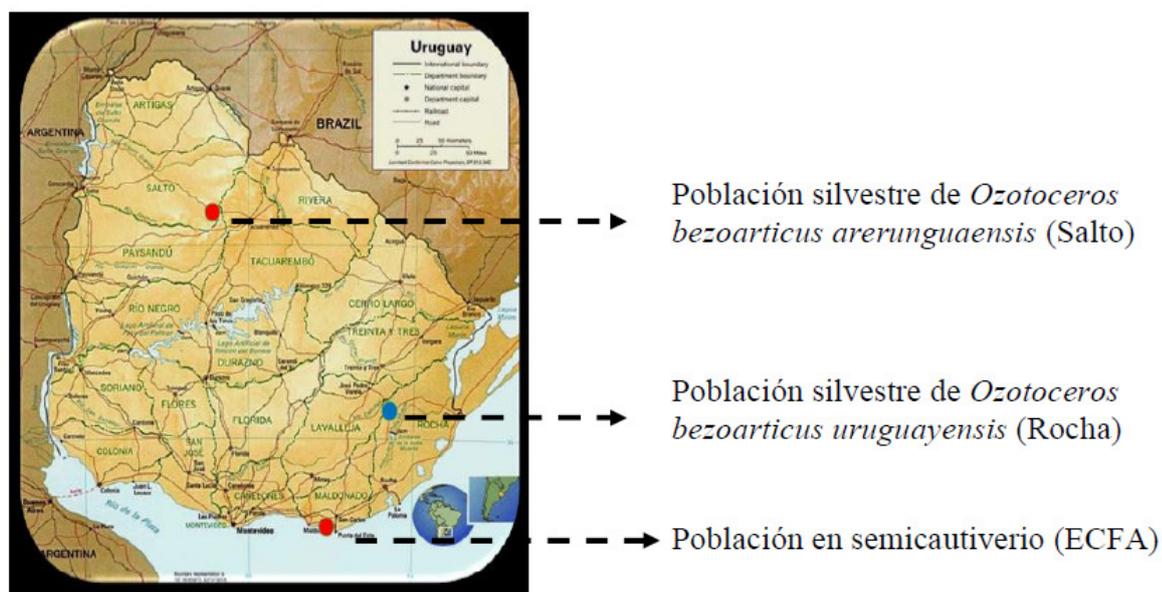


Figura 1. Distribución de las poblaciones de venado de campo en Uruguay.

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 las poblaciones. Existe una tercera población de venado de campo (Fig. 1), localizada en la Estación de Cría de Fauna Autóctona Cerro Pan de Azúcar (ECFA), localizada en Maldonado, alojada en régimen de semicautiverio. 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 há, 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) (Fig. 2). 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).



Figura 2. Macho (izquierda) y hembras de venado de campo (derecha). ECFA, 2014.

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 permite plantearse cuál podría ser el manejo adecuado de la dieta, qué alimentos deben utilizarse para lograr la nutrición adecuada, y posiblemente, cómo minimizar riesgos de problemas de salud como meteorismo, acidosis o laminitis. 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 y a partir del examen clínico del animal o la interpretación de los hallazgos de necropsias, es posible diferenciar lo normal de lo anormal. No menos importante es el conocimiento anatómico para la aplicación de técnicas quirúrgicas que eventualmente pueden llegar a aplicarse por diferentes razones.

Trabajar con la población en semicautiverio posibilita realizar diversos trabajos científicos para conocer en detalle la anatomía y fisiología digestiva, lo que permitirá mejorar el manejo 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 Clasificación de los rumiantes en grupos alimentarios de acuerdo a su anatomía digestiva

La mayoría del conocimiento científico del aparato digestivo de los rumiantes está documentado en un vasto número de publicaciones anatómicas y fisiológicas. La

mayoría de las mismas se han centrado en la anatomía y la fisiología del estómago así como en la dieta consumida. 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 ha reportado una importante variabilidad en la anatomía del aparato digestivo entre las especies de rumiantes (Garrod, 1877, Neuville y Derscheid, 1929). Este aspecto fue sistemáticamente investigado por Reinhold Hofmann, quien observó que estas diferencias se corresponden con diferencias en la dieta natural.

Hofmann y colaboradores (1968, 1972, 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 estudiadas. De acuerdo a nuestro conocimiento, los estudios de la anatomía digestiva de *Ozotoceros* son muy escasos.

Hofmann, a partir de análisis realizados en conjunto con fisiólogos y nutricionistas, clasificó a los rumiantes en base a diferencias morfológicas en tres grupos, e hipotetizó sobre las posibles diferencias fisiológicas, postulando una hipótesis morfofisiológica que clasifica a los rumiantes dentro de un sistema flexible. En el mismo se los clasifica en tres categorías o nichos alimentarios que tienen superposición: los “pastoreadores”, los “ramoneadores” y los “intermedios”. En la Figura 3 se observa la categorización de las especies africanas en cada grupo.

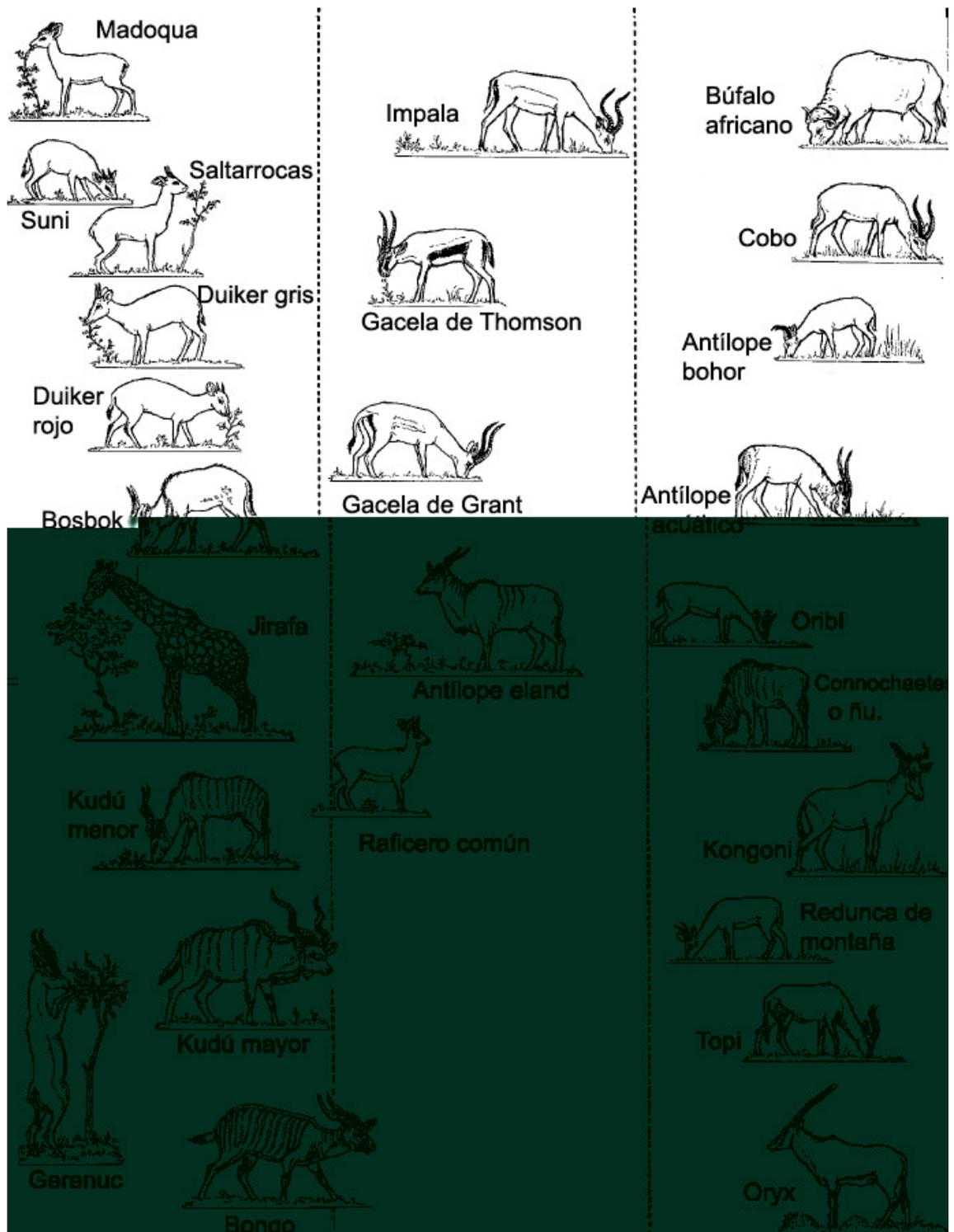


Figura 3. Clasificación en tipos alimentarios de los rumiantes africanos. Ramoneadores a la izquierda, intermedios en el centro y pastoreadores a la derecha de la imagen tomada y traducida de Hofmann (1989).

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 pertenecen a este grupo.

El 40 % de los rumiantes estudiados corresponden a la categoría de los ramoneadores, los cuales se alimentan de ramas y hojas de árboles y arbustos, derivando la mayor parte de su nutrición de contenidos celulares rápidamente fermentables.

Alrededor del 35 % de las especies rumiantes son morfofisiológicamente intermedias (IM), ubicadas entre los dos grupos extremos; practican un marcado grado de selectividad del forraje. Estas especies seleccionan una mezcla en la dieta pero evitan 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.

Usualmente se pensaba que los rumiantes intermedios y pastoreadores evolucionaron de los rumiantes ramoneadores (Hofmann, 1989; Pérez-Barbería y col., 2001b), pero las evidencias más recientes sugieren que los ramoneadores estrictos y los pastoreadores estrictos evolucionaron de rumiantes de tipo intermedio (Codron y col., 2008a; De Miguel y col., 2008).

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 (Van Soest, 1994; Karasov y Martínez del Río, 2007; Robbins, 2012). Muchas de estas hipótesis no fueron testadas y fueron criticadas dado que han cambiado muchas creencias relacionadas a la digestión en los rumiantes no domésticos, y se propone que se debe reexaminar la forma en la que los rumiantes salvajes obtienen los nutrientes desde el medio ambiente (Ditchkoff, 2000). Entre las principales críticas están el hecho de que en la mayoría de los trabajos no se registró el peso corporal, incluyendo datos promedios obtenidos de la literatura. Las descripciones anatómicas son un tanto 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 crítica por potenciales seguidores (Clauss y col., 2003). La mayoría de sus hipótesis fisiológicas permanecen sin testear (Gordon y Illius, 1994; Robbins y col., 1995; Pérez-Barbería y col., 2001).

Sin embargo, 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, derivando en conceptos más refinados de la fisiología digestiva comparada de los rumiantes (Clauss y col., 2010b).

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 son siempre 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 que es retenido más tiempo en las cámaras de fermentación. Por otra parte, los pastos contienen fitolitos abrasivos (silica) que requieren dientes más duraderos (hipsodontes o de corona alta) (Kaiser y col., 2009).

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 testear si las primeras representan adaptaciones a la última (Clauss y col., 2008a).

Parece problemático describir un cierto grupo de parámetros como “anatomía típica del pastoreador” o “fisiología de pastoreador” debido a que estas características también las pueden presentar especies que ingieren otro tipo de forrajes (Clauss y col., 2010b). Idealmente y de acuerdo a los trabajos de Clauss y colaboradores, los términos “pastoreador/ramoneador” deben ser reservados a descripciones de la dieta natural y los tipos morfofisiológicos deben ser nombrados con otros términos. Se han sugerido los términos “tipo alce” (para un ramoneador típico) y “tipo ganado” (para el pastoreador más avanzado), especies representativas de los extremos de la clasificación de Hofmann (Clauss y col., 2010b).

Los ramoneadores estrictos (fisiología “tipo alce”) están limitados a la dieta de ramas y hojas, mientras que la fisiología “tipo ganado” parece permitir un amplio rango de nichos dietarios, pudiendo ingerir proporciones variables de ramas y hojas en su dieta natural (Van Wieren, 1996). Por ejemplo, especies con una anatomía “tipo ganado” como el buey almizclero (*Ovibos moschatus*), el bisonte americano de bosque (*Bison bison athabascae*), el bisonte europeo (*Bison bonasus*), y el búfalo de bosque rojo (*Syncerus caffer nanus*) son especies pastoreadoras, pero pueden incluir cantidades significativas de hojas y ramas de árboles en su dieta.

1.7 Anatomía digestiva y patrón alimentario de los rumiantes

Se considera que la mayoría de los cérvidos son ramoneadores o intermedios, y que no se alimentan de grandes cantidades de hierba (Hofmann, 1985). Sin embargo hay algunas especies como el ciervo del padre David (*Elaphurus davidianus*), y el venado de campo, que consumen cantidades relativamente grandes de hierbas en su dieta natural (Jackson y col., 1980, Jackson y Guilietti 1988). Cosse y col. (2009) consideraron al venado de campo como una especie oportunista en función de su comportamiento de alimentación, que es típica de un intermedio.

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 de algunos rasgos orales que han sido funcionalmente relacionadas con la capacidad de selección de los alimentos (ancho del plano nasolabial, forma de la arcada incisiva, forma de los incisivos, superficie oclusal de los dientes molares, grado de hipsodoncia, etc.) 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 de la misma especie que viven en libertad, especialmente para los ramoneadores alimentados con pasto (Kaiser y col., 2009), por lo que 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. Además, los trabajos realizados en la anatomía oral son muy escasos en comparación con los del estómago e intestinos. Las peculiaridades morfológicas de la lengua han sido investigadas en otras especies de rumiantes mediante

observaciones anatómicas macroscópicas (Kobayashi y col., 2005; Shao y col., 2010; Emura y col., 2011a,b), evaluación por microscopía electrónica de barrido (Chamorro y col., 1986; de Paz Cabello y col., 1988; Kumar y col., 1998; Tadjalli and Pazhoomand, 2004; Zen y Kobayashi, 2006; Kurtul y Atalgın, 2008; Emura y col., 2011a,b; Erdoğan y Pérez, 2014) y microscopía óptica (Agungpriyono y col., 1995; Atoji y col., 1998; Shao y col., 2010; Kocak Harem y col., 2011; Kokubun y col., 2012). En estos estudios se han reportado diferencias en los rumiantes en la conformación y distribución de las papilas linguales, tanto mecánicas como gustativas. Hay diferencias en la forma de las papilas filiformes, la presencia de proyecciones secundarias sobre las mismas, el número y la distribución de las papilas circunvaladas y fungiformes, así como la ausencia de papilas en la cara ventral de la lengua o la ausencia de papilas foliadas.

De acuerdo a nuestro conocimiento no existen 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). Kay y col., (1987) registraron la masa relativa de la glándula parótida en varios rumiantes salvajes, sugiriendo 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 (1984) y Kay (1987) han generado más datos que apoyan esta interpretación. Finalmente, Hofmann (1988,1989) planteó, basado en varios ejemplos, que una diferencia de peso de las glándulas salivales fue un hallazgo consistente en la comparación morfológica de los tipos de alimentación de los rumiantes. De acuerdo con Hofmann y col. (2008), la masa relativa de la parótida fue de 0,18-0,22% de la masa corporal en los ramoneadores, 0,08-0,15% en los intermedios, y 0,05-0,07% en los pastoreadores.

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 del tamaño de las partículas en comparación a la dieta de los ramoneadores (Stöckmann, 1979; Solounias y Dawson-Saunders, 1988). Vinculado a esto, se ha demostrado que los pastoreadores poseen una masa mayor de músculos masticatorios que los ramoneadores (Clauss y col., 2008 b).

Debido a que los pastos fermentan más lentamente que el forraje de los ramoneadores, los pastoreadores tienen tiempos de retención del alimento en el aparato digestivo mayores (Hummel y col., 2006 a), pero a su vez tienen un proventrículo más voluminoso, lo cual evita una restricción en el consumo (Clauss y col., 2003).

La estratificación de los contenidos ruminales está bien descrita en los rumiantes domésticos (“tipo ganado”) (Hummel y col., 2009) y se considera responsable de las diferencias regionales en la papilación de la mucosa ruminal (Figura 4 a, parte superior), lo que limitaría su capacidad absorbente. Se ha sugerido que la papilación del rumen es un indicador anatómico de la estratificación: mucha papilación indicaría contenidos homogéneos y la papilación desigual indicaría contenidos estratificados (Clauss y col., 2009 a). Los contenidos son más homogéneos en los ramoneadores y estratificados en los pastoreadores (Clauss y col., 2009 a). El desarrollo de las papilas es estimulado por los ácidos grasos volátiles; debido a que la producción de éstos es función de la calidad de la dieta, el número y tamaño de las papilas ruminales refleja variación en la calidad de la dieta, entre especies, entre estaciones o entre animales libres y en cautiverio de la misma especie (Hofmann y Matern, 1988; Hofmann y Nygren, 1992, Josefsen y col., 2006; Clauss y col., 2009 a). No está claro hasta qué grado estas modificaciones de la

papilación o estratificación ruminal son genéticamente fijados o si están sujetos a modificaciones por la dieta (Clauss y col., 2009 a).

Los fuertes pilares ruminales se consideran una adaptación para la contracción (Clauss y col., 2003). En contraste, los contenidos ruminales de los rumiantes “tipo alce” son poco estratificados o no lo son, tienen una papilación ruminal uniforme (Clauss y col., 2009a, Figura 4 parte inferior b, Figura 5 lado izquierdo), no hay cúpula gaseosa (Tschuor y Clauss, 2008), pilares ruminales débiles, fluido ruminal más viscoso (Clauss y col., 2009 a), y menos diferencia notoria entre los fluidos presentes en el saco dorsal y ventral del rumen.



Figura 4: Comparación de la estructura interna del rumen entre un pastoreador (vaca: a) y un ramoneador (alce b). Tomada de Clauss y col., 2009a.

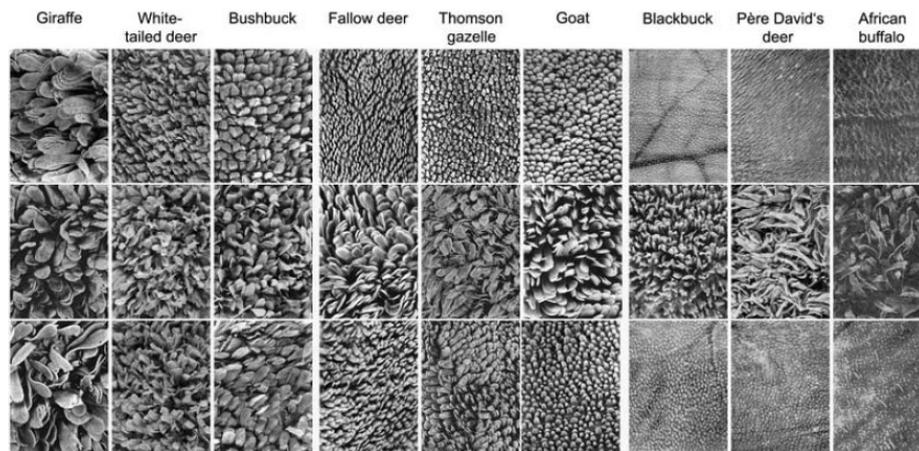


Figura 5: Muestras de mucosa del sacco dorsal del rumen (fila superior), atrio del rumen (fila media) y sacco ventral (fila inferior) de nueve especies de rumiantes. Se puede notar que el atrio del rumen es siempre papilado y que la papilación del sacco dorsal y del ventral disminuyen desde los ramoneadores de la izquierda, intermedios en la mitad y pastoreadores a la derecha. Tomada de Clauss y col., 2009 a.

El segundo compartimiento del estómago de los rumiantes, el retículo, es el órgano de la clasificación, ya que mediante sus contracciones dirige las partículas flotantes más grandes al rumen y las más finas y densas junto a los fluidos hacia el omaso. Su lumen desaparece en esta última etapa en el caso del bovino. La altura de las crestas reticulares y consecuentemente la profundidad de las celdillas varía considerablemente entre las especies de rumiantes (Fig. 6). Los rumiantes pastoreadores tienen en general crestas reticulares más altas que los ramoneadores y crestas secundarias, terciarias y hasta cuaternarias más pronunciadas (Hofmann, 1973; Langer, 1988) (Fig. 7). Hofmann (1973, 1989) sugirió que los ramoneadores tienen el retículo más grande que el de los pastoreadores. Más recientemente Clauss y col. (2010a) determinó que la altura de las crestas reticulares se correlaciona significativamente con el porcentaje de pasto en la dieta, pero no así con la altura y ancho del retículo.

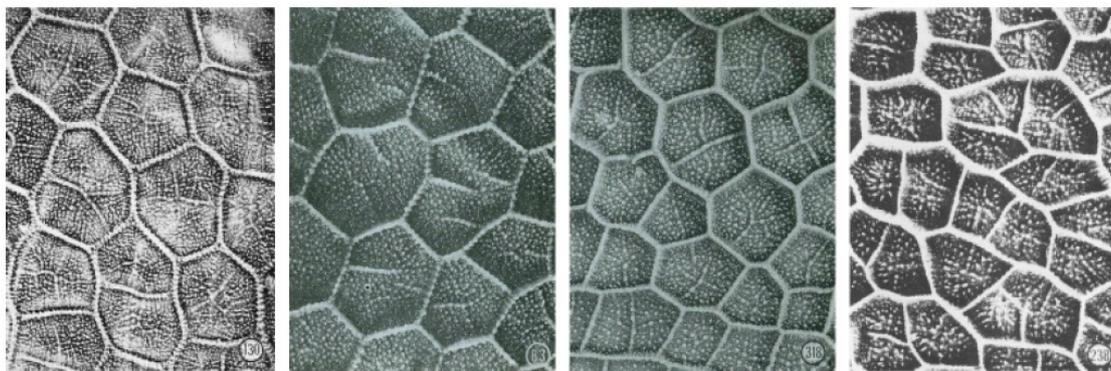


Figura 6: Ejemplos de diferencias en la mucosa reticular, de derecha a izquierda: *Giraffa camelopardalis*, *Neotragus moschatus*, *Aepyceros melampus* y *Kobus elipsiprymnus*. Tomada de Hofmann (1973).

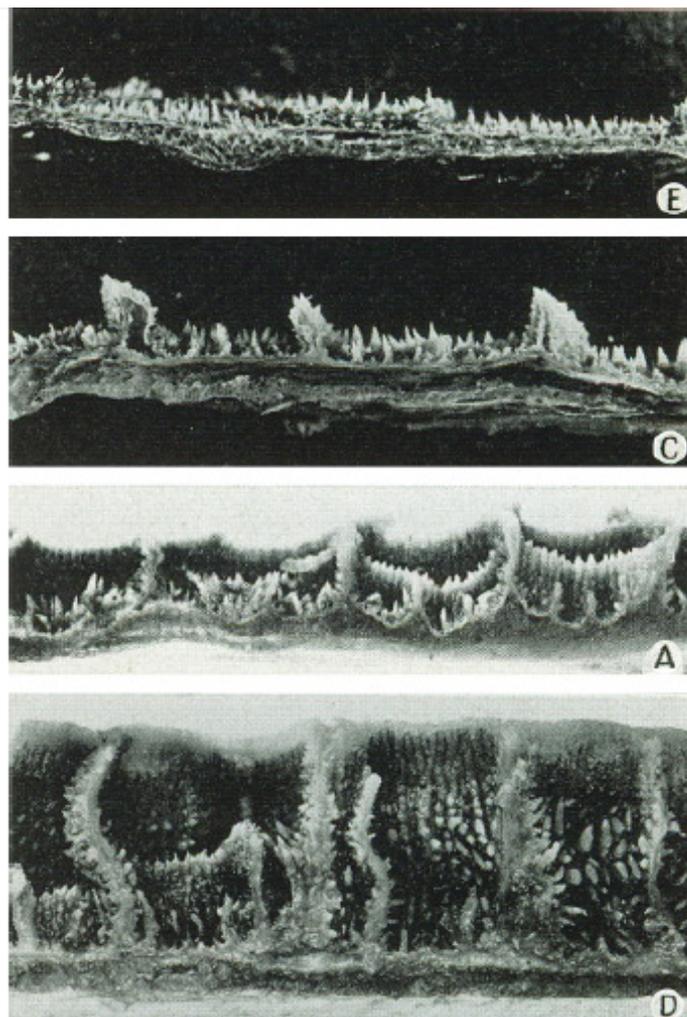


Figura 7. Fotos de la mucosa reticular con ejemplos de diferencias en la altura de las crestas reticulares. De arriba a abajo: *Tragelaphus scriptus*, *Connochaetes taurinus*, *Alcelaphus buselaphus*, *Bos primigenius indicus*. Tomado de Hofmann (1969).

Los pastoreadores tienden a tener un orificio retículoomasal más pequeño que los ramoneadores, lo que determinaría un tránsito más lento, retardando el paso de la digesta y dando más tiempo para la fermentación de la celulosa (Clauss y col., 2010b). También se ha sugerido que las papilas unguiculiformes, de desarrollo variable entre las diferentes especies de rumiantes actúan como un filtro o barrera para el pasaje de grandes partículas al omaso (Teixeira y col., 2009).

Entre los parámetros clave descritos por Hofmann (1973) está el tamaño del omaso. El omaso considerado desde antaño como un órgano de absorción de agua, actualmente se considera un órgano de absorción de ácidos grasos volátiles, minerales y electrolitos, y de fluido en general (von Engelhardt & Hauffe, 1975; Holtenius & Björnhag, 1989). De acuerdo a Hofmann (1969, 1973, 1988, 1989), este órgano es distintivamente más grande en los pastoreadores que en los rumiantes ramoneadores (Fig. 8).

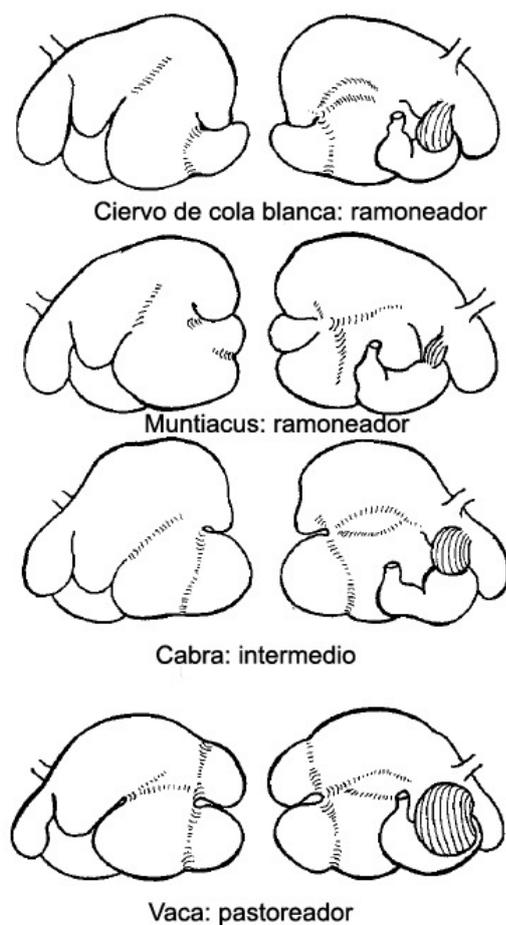


Figura 8. Estómagos de rumiantes de dos especies salvajes (ciervo de cola blanca y muntiacus) arriba y dos especies domésticas (cabra y vaca) abajo. Notar las diferencias de tamaño relativo del omaso. Tomada y modificada de Hofmann (1989).

La altura y ancho del omaso, el número de sus láminas y la longitud de la curvatura del omaso fueron documentadas en una variedad de especies (Hofmann, 1973). Sin embargo, el parámetro morfológico más importante es el área disponible para absorción. Si la diferencia entre los rumiantes “pastoreador” y “ramoneador” en la morfología del omaso es funcionalmente relevante, se puede esperar una distinción clara entre los tipos alimentarios en términos de superficie omasal absorptiva disponible, asumiendo una capacidad absorptiva similar por unidad de tejido omasal entre las especies de rumiantes (Clauss y col., 2006). En un estudio comparado reciente entre un rumiante “pastoreador” (*Ovibos moschatus*) y un “ramoneador” (*Alces alces*) se reafirma la hipótesis morfológica de Hofmann (Clauss y col., 2006), lo que se muestra en la Fig. 9.

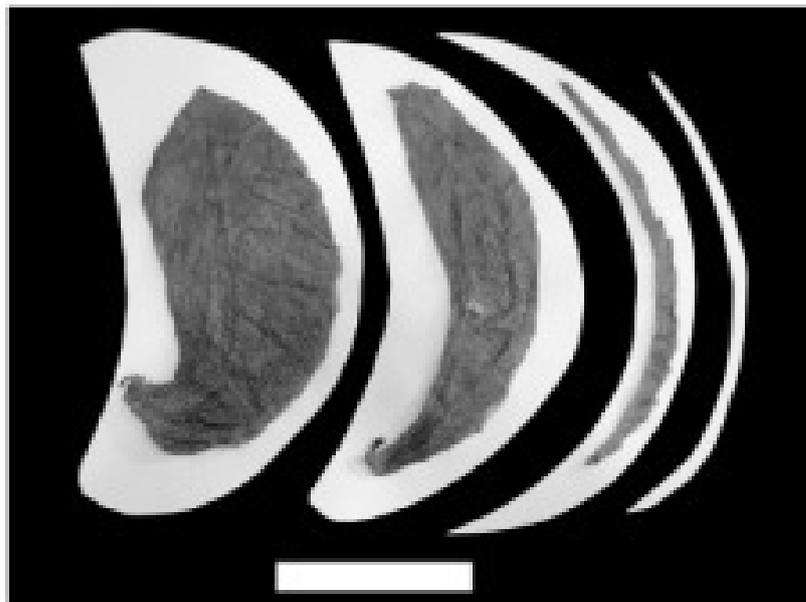


Figura 9. Comparación de las láminas omasales de izquierda a derecha: primer orden a cuarto orden. El contorno blanco corresponde a *Ovibos moschatus* y las láminas reales al *Alces alces*. En este último se observa la ausencia de láminas de cuarto orden, esta especie es ramoneador estricto, la otra es pastoreador. La barra blanca de escala representa 10 cm. Es de esperar entonces que un pastoreador tenga omaso grande y mayor área de láminas en relación a un ramoneador (tomada de Clauss y col., 2006).

En la figura 10 se observa el omaso de *Alces alces* a la izquierda (la barra representa 10 cm y el peso del animal era de 215 kg) y a la derecha el de *Ovibos moschatus* (barra de 10 cm y peso del animal de 200 kg). No se han realizado estudios exhaustivos del retículo y el abomaso que muestren diferencias morfológicas con correlación funcional entre los diferentes tipos de rumiantes acorde al criterio de Hofmann.

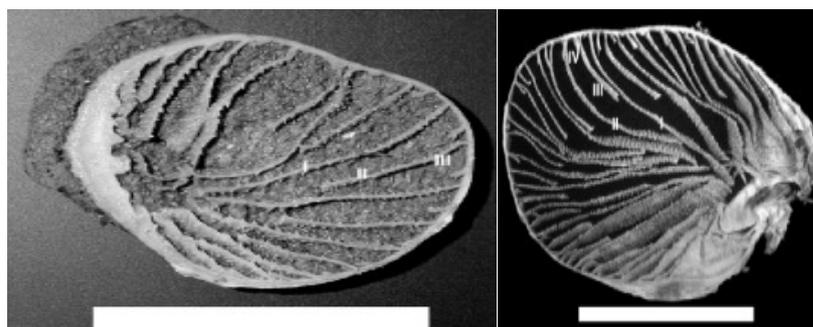


Figura 10. Comparación de omasos de *Alces alces* y *Ovibos moschatus* (Tomada de Clauss y col., 2006).

1.8 Visión del estudio de la anatomía en la presente tesis

Trabajos anatómicos que son solamente descriptivos del estómago de los rumiantes (Stafford y Stafford, 1993; Stafford, 1995, Barone, 2009, König y Liebich, 2015) son muy útiles desde el punto de vista anatómico, pero de escaso valor desde el punto de vista comparativo y fisiológico. En este trabajo se estudiará el estómago desde el punto de vista descriptivo convencional, pero también los demás órganos del aparato digestivo y las variables necesarias para poder especular con mayor sustento sobre las diferencias fisiológicas con otras especies de rumiantes.

En relación a la anatomía intestinal de los rumiantes, claramente el gran volumen y espacio que ocupa el proventrículo modifica característicamente la disposición de las asas intestinales y su ubicación topográfica. Gran parte del intestino grueso está agrupada en una formación en forma de disco (asa espiral del colon ascendente). Las mayores diferencias entre los rumiantes se dan en la disposición del colon ascendente y en la proporción de longitud de las diversas partes (Westerling, 1975). Existe una amplia variabilidad en el número de giros del asa espiral que pueden ir de 1,5 a 4 y, en las especies que la presentan, también hay amplia variabilidad en el último giro del asa distal del colon ascendente que acompaña al yeyuno fuera de la parte espiralada (Westerling, 1975). En los rumiantes domésticos se han demostrado muchas irregularidades en los giros del colon ascendente (Pérez y col., 2009), pero por ejemplo en la jirafa es muy desarrollado y describe varias flexuras (Pérez y col., 2009).

Una predicción hecha por Hofmann (1989) que no ha sido testada, es que los rumiantes pastoreadores tienen una alta relación entre las longitudes del intestino delgado y el intestino grueso, considerando relaciones de 1,9 a 2,7 como típicas de los ramoneadores y de 4,0 a 5,5 de los rumiantes pastoreadores).

Hofmann (1989) sugirió que la fermentación de los componentes solubles de la dieta en el intestino puede jugar un rol importante en algunos rumiantes luego del *bypass* vía surco reticular. El mismo autor previamente (1984) halló que el surco reticular era más desarrollado en los rumiantes ramoneadores. Si existe un mecanismo de *bypass* selectivo vía surco reticular, puede haber una ventaja nutricional que permita evitar en algunas dietas de carbohidratos las pérdidas que se pueden dar en la fermentación ruminal (Ørskov, 1986).

Las glándulas anexas del aparato digestivo como hígado y páncreas han recibido escasa atención, a excepción de datos aislados presentados en algunos trabajos de Hofmann (1973). Nikander (1990) publicó un trabajo sobre el páncreas de *Rangifer tarandus*, único trabajo que existe en cérvidos. Los cérvidos se caracterizan por la ausencia de vesícula biliar, una de las características anatómicas que se utilizan para su clasificación como tales. El conducto hepático común fue descrito en *Rangifer tarandus* (Rahko y Nikander, 1990) y los conductos pancreáticos y el hígado de la misma especie (Nikander, 1991).

Tampoco hay estudios vinculados a la irrigación e inervación de los órganos digestivos, ni sobre la disposición anatómica de los omentos, mesos y otros medios de fijación de las vísceras.

2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS DE LA TESIS

Hipótesis

La anatomía del aparato digestivo del venado de campo es diferente a la de los pequeños rumiantes domésticos y a la de otros cérvidos.

El venado de campo es un cérvido de tipo intermedio en la clasificación de nichos alimentarios.

Objetivo general

Describir la anatomía del aparato digestivo del venado de campo y categorizarlo dentro de la clasificación de nichos alimentarios.

Objetivos específicos

1. Describir la anatomía macroscópica, la conformación exterior e interior de los diversos órganos del aparato digestivo, la disposición topográfica de cada órgano, sus medios de fijación y sus relaciones.
2. Registrar las dimensiones de las glándulas salivales, estómago e intestinos, así como su peso y contenidos, y relacionarlo con el peso de los animales.
3. Analizar los resultados anatómicos obtenidos para categorizar al venado de campo dentro de la clasificación de nichos alimentarios

3. MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

3.1. Animales utilizados

En total, para las investigaciones del aparato digestivo se utilizaron 49 venados de campo muertos por causas naturales y libres de patologías del aparato digestivo, procedentes de la ECFA (Maldonado, Uruguay; 34°3' S, 55°1' W; altitud: ~ 200 m). Los animales obtenidos 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 el estudio de la boca y faringe se utilizaron 15 animales, pero para realizar los trabajos de mediciones se utilizaron solamente 10 ejemplares de hembras adultas que tenían una media de masa corporal de $17,2 \pm 0,75$ (media \pm EE) kg. Para las descripciones cualitativas también fueron incluidos 5 ejemplares juveniles, aunque no se disponía de los datos de peso de estos animales debido a que las cabezas habían sido removidas previamente ya que estos individuos fueron utilizados para otros estudios (aparato reproductor y anatomía de los miembros), encontrándose congeladas sin identificación. Para los trabajos realizados con la lengua se destinaron cuatro animales adultos y un feto.

Para los estudios del estómago se utilizaron 14 animales de ambos sexos. El peso corporal de los machos (n=5) fue 15.0 ± 3.4 kg y el de las hembras (n=9) fue 14.5 ± 2.4 kg.

Para el estudio del intestino y sus pliegues peritoneales se utilizaron 5 animales adultos.

Para estudiar la irrigación del tracto gastrointestinal se utilizaron en total 15 animales (11 hembras y 4 machos).

Además en parte de esos animales, (20 adultos, 15 hembras y 5 machos) cuyos datos fueron incluidos en los artículos que forman parte de la tesis, se estudió la anatomía del páncreas y del hígado. Luego de realizarse los estudios correspondientes, los animales fueron conservados congelados o fijados en formol, para estudios anatómicos posteriores de otros aparatos y sistemas, de forma tal de aprovechar al máximo el material.

3.2. Métodos de estudio

El método de estudio de los animales fue la disección simple o con el uso de microscopio estereoscópico binocular. Para el caso de la lengua también se utilizó la microscopía electrónica de barrido. Los animales fueron pesados previo a su disección, luego de descongelarlos. Los órganos se estudiaron *in situ* antes de ser removidos del animal.

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.

En los animales en los que se estudió la lengua, la misma fue removida, lavada con agua corriente y observada con un estereomicroscopio (Nikon SMZ800, Tokyo,

Japón) para observar las características anatómicas generales antes de la examinarla a través del microscopio electrónico de barrido. De las lenguas utilizadas se tomaron fotos macroscópicas y bajo la lupa binocular. Luego se lavaron las lenguas con tampón fosfato 0,1 M (pH-7,4), se fijaron con 2,5% de glutaraldehído por 6 h, y nuevamente se lavaron dos veces con el buffer fosfato 0,1 M. Se realizó fijación secundaria en tetróxido de osmio al 1% seguido de deshidratación, secado de punto crítico y pulverización iónica de oro. Las muestras así procesadas fueron observadas y fotografiadas con un microscopio electrónico de barrido (Jeol JSM-5900LV, Jeol Ltd., Tokyo, Japón) de la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República.

Las glándulas salivales y músculos de la boca, 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 mismos previamente utilizados en trabajos ya existentes de rumiantes, contando así con datos útiles para la comparación entre especies.

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. Se realizaron radiografías de las cabezas de cuatro animales antes de su disección para contar con imágenes de la disposición de la parte incrustada de los dientes y las relaciones anatómicas de los mismos.

Los animales utilizados para los estudios de estómago e intestinos fueron disecados luego de descongelados. La pared abdominal ventrolateral de cada animal fue removida. El estómago fue retirado por sección del esófago antes del cardias y del píloro justo antes del duodeno. Los contenidos del estómago fueron medidos pesando el órgano lleno, sin incidirlo con una balanza electrónica, y repesados luego de ser abiertos, retirados sus contenidos con agua corriente, y luego secados con toallas de papel. Las mediciones realizadas se basan en los criterios e instrucciones de Hofmann (1969) y Clauss (comunicación personal); el retículo-rumen fue medido sobre su lado izquierdo, y la altura y longitud del rumen y del retículo, junto a la longitud de las curvaturas del omaso y abomaso fueron medidas con una cinta métrica flexible. Luego de la incisión, vaciado y secado de los cuatro compartimientos, se tomaron las dimensiones de los orificios internos, el espesor de los pilares craneal y caudal del rumen, y la altura máxima de las crestas reticulares y la longitud de las papilas unguiculiformes con un calibre.

En los animales en los que se estudió el intestino, el mismo se separó seccionando antes del píloro y en la mitad del recto en su parte caudal. Luego de estudiar los mesos, los mismos fueron removidos y las longitudes de las diferentes secciones del tracto intestinal fueron hechas sobre el borde antimesentérico con una cinta métrica flexible.

Todos los datos correspondientes a las mediciones básicas y las observaciones realizadas durante la disección 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 con cámara digital y objetivo macro para su documentación, estudio y discusión. Cada fotografía fue acompañada de un esquema donde se indicó exactamente las estructuras fotografiadas. Las fotografías fueron archivadas en carpetas individuales, para cada animal.

3.3. Nomenclatura

Para la descripción se utilizó y adaptó la nomenclatura de la versión online revisada de la Nomina Anatomica Veterinaria (International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, 2012).

3.4. Estadística

Los datos se presentaron como la media \pm EE, excepto para el estómago e intestino, donde se usó la media \pm DE. El peso de las glándulas salivales parótida, mandibular y sublingual y el de los músculos maseteros derecho e izquierdo fueron comparados con un test de t pareado.

4. RESULTADOS GENERALES

Los resultados más relevantes que se describen en los artículos científicos de los anexos I a V son los siguientes:

Boca (Publicación I)

Para la descripción de la anatomía oral se utilizaron 15 animales, 11 hembras y 4 machos. 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 en los pequeños rumiantes domésticos.

El músculo masetero estaba dividido en una parte superficial y una profunda, separadas 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 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 (Fig. 11). 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.



Figura 11. Venado de campo (hembra). ECFA, año 2014.

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 lengua (Publicación II)

Las papilas filiformes del ápex lingual fueron más pequeñas que las de las superficies dorsal y lateral del cuerpo lingual. Dos proyecciones papilares secundarias fueron halladas bilateralmente en los costados de algunas papilas filiformes. Papilas fungiformes esféricas se distribuían al azar entre las papilas filiformes de la superficie dorsal del cuerpo lingual y en la superficie ventral del ápex (Figs. 12, 13, 14). Mientras que en la parte caudal del torus lingual se observaron papilas cónicas más desarrolladas, en la parte rostral del torus tenía papilas cónicas más pequeñas (Fig. 12). Cada papila cónica incluía una ranura longitudinal superficial en su superficie rostral y algunas papilas cónicas del torus lingual tenían vértices bífidos afilados. En la porción caudal del torus, también se observaron algunas papilas fungiformes, que eran más grandes que las situadas en el cuerpo lingual. No había papilas lenticulares en el torus lingual, y se encontraron de cinco a nueve papilas caliciformes ovaladas caudolateralmente al torus lingual.

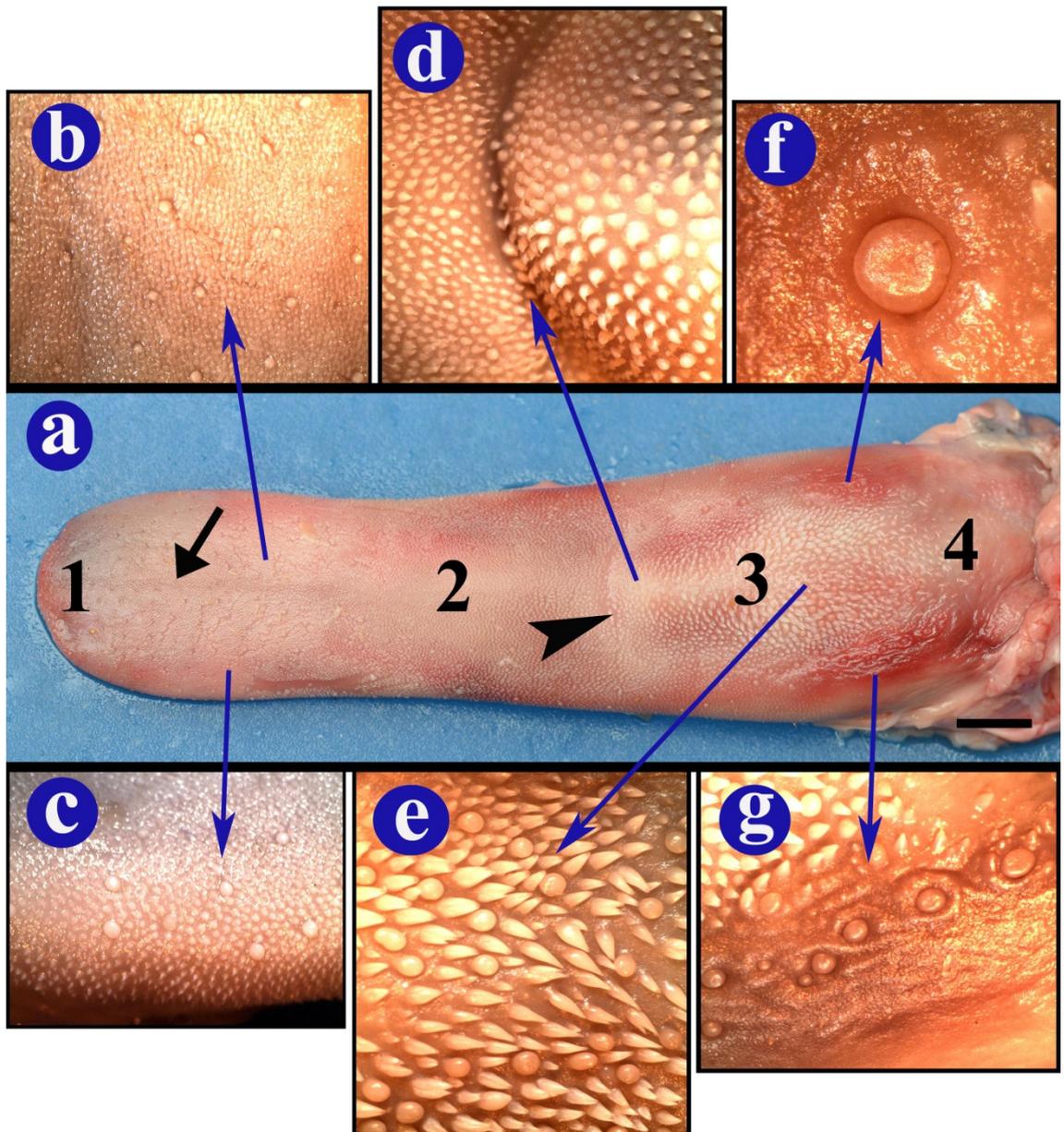


Figura 12. Superficie dorsal de la lengua del venado de campo. **(a)**.1: Apex, con surco mediano (flecha negra); 2: Cuerpo, con fosa lingual (cabeza de flecha); 3: Torus lingual, 4: Raíz; **(b-c)** Papilas filiformes y fungiformes del cuerpo lingual; **(d-e)** Papilas cónicas y fungiformes del torus lingual; **(f-g)** Papilas circunvaladas.

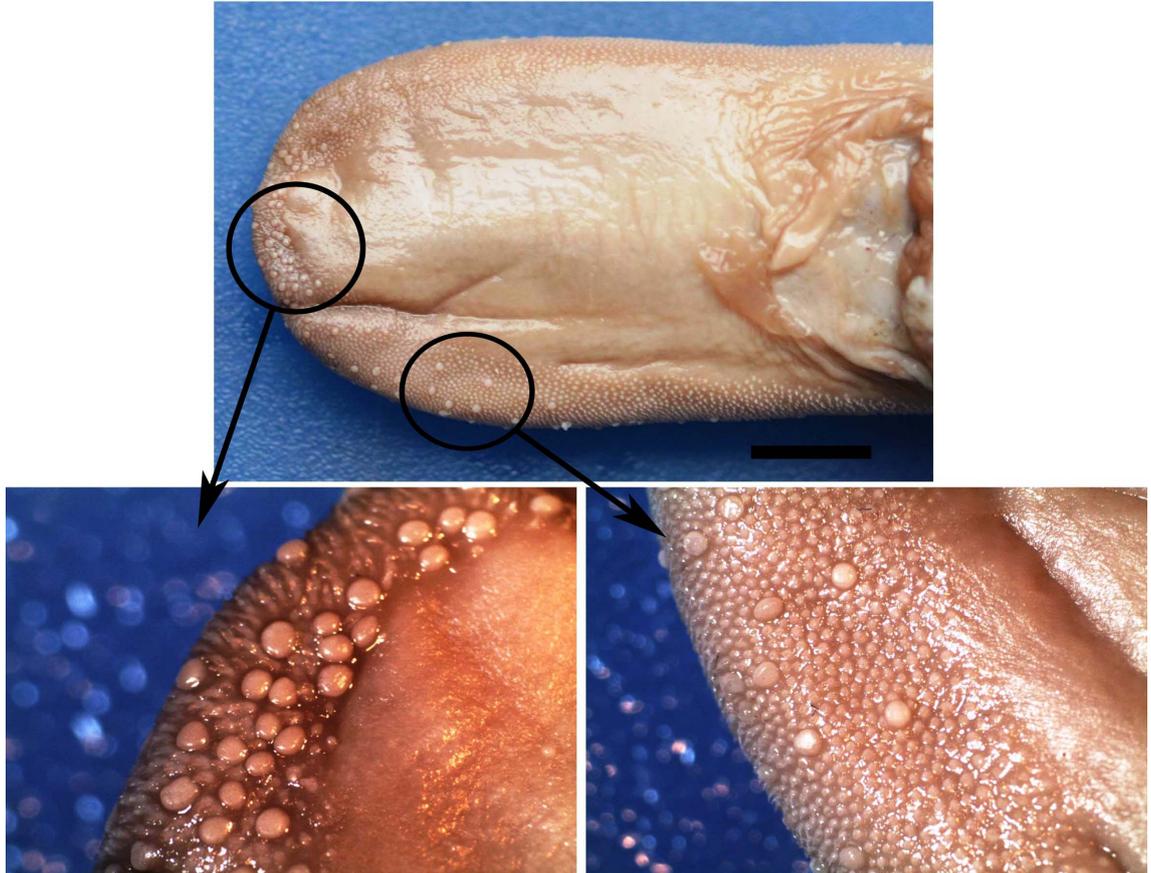


Figura 13. Papilas filiformes y fungiformes (en círculos) sobre la superficie ventral del ápex y borde lateral del cuerpo la lengua.

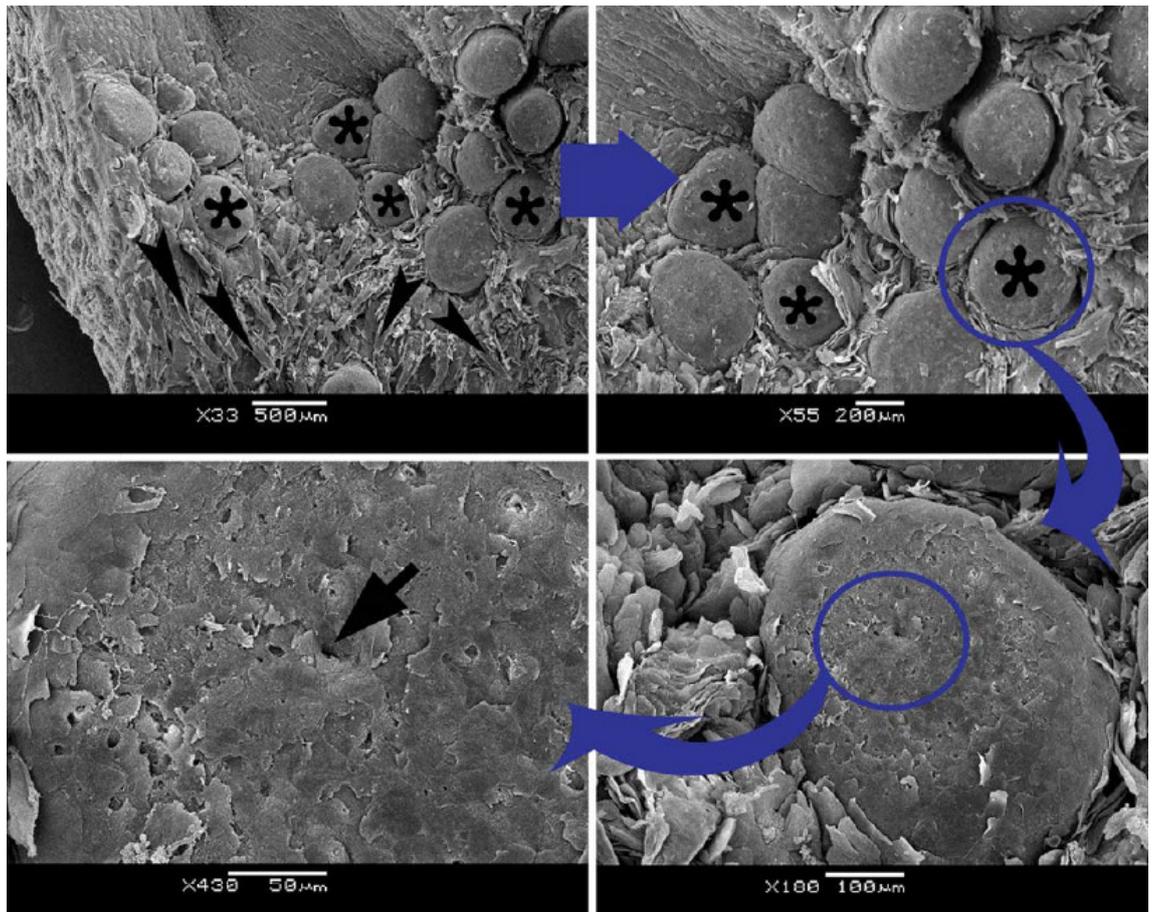


Figura 14. Micrografías electrónicas de barrido de la superficie ventral del ápex de la lengua del venado de campo. Cabezas de flecha: Papilas filiformes; Flecha: Poro gustativo sobre la superficie dorsal de la papila fungiforme; Asteriscos: Papilas fungiformes.

El **paladar duro** (Publicación I), 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.

El rodete dentario (*Pulvinus dentalis*) que reemplazaba 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.



Figura 15. 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.

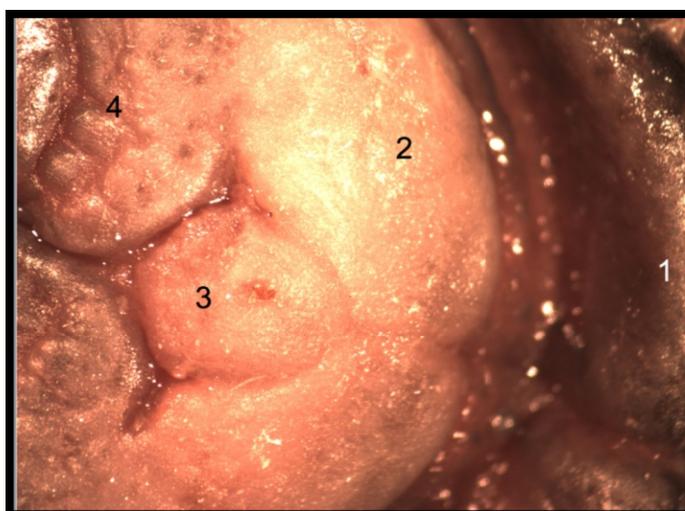


Figura 16. Vista ventral de la parte rostral del techo de la boca de una hembra joven de venado de campo. 1: Labio superior; 2: Almohadilla dentaria (*Pulvinus dentalis*); 3: Papila incisiva; 4: Primera rugosidad del paladar duro.

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 que en algunos animales eran poco salientes. Existían más papilas sobre las crestas rostrales que sobre las caudales. El número de rugosidades palatinas osciló 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 ± 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 **paladar blando** 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. 17).

Faringe (Publicación I)

La faringese extendía desde las coanas y el istmo de las fauces hasta el comienzo del esófago. Entre las coanas y el ostium intrafaríngeo, dorsalmente al paladar blando se extendía la nasofaringe.



Figura 17. Corte sagital de una cabeza de venado de campo donde se puede observar al paladar blando (PB) situado sobre la epiglotis (E).

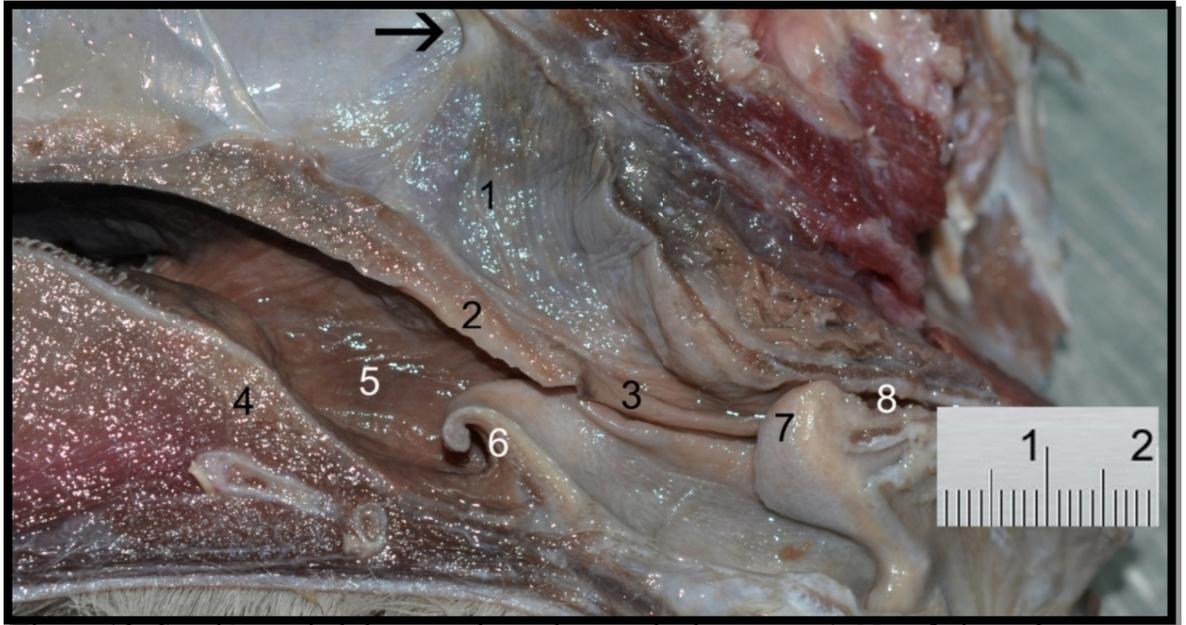


Figura 18. Sección sagital de una cabeza de venado de campo. 1: Nasofaringe; 2: Paladar blando; 3: Arco palatofaríngeo; 4: Lengua; 5: Orofaringe; 6: Epiglotis; 7: Proceso corniculado del cartílago aritenoides; 8: Esófago, Flecha: Orificio faríngeo de la Trompa auditiva.

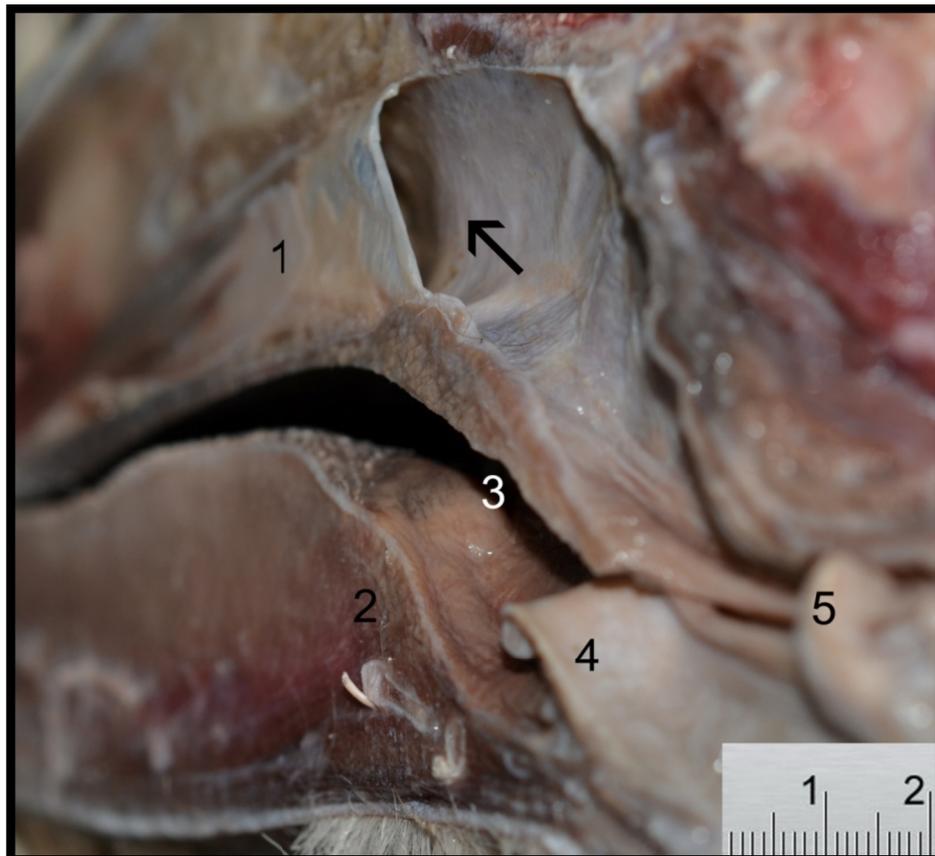


Figura 19. Vista caudal de un corte sagital de la cabeza de venado de campo. 1: Septum nasal; 2: Lengua; 3: Orofaringe; 4: Epiglotis; 5: Proceso corniculado del cartílago aritenoides. \sphericalangle : Coana.

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 salpingo-faríngeo. 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.

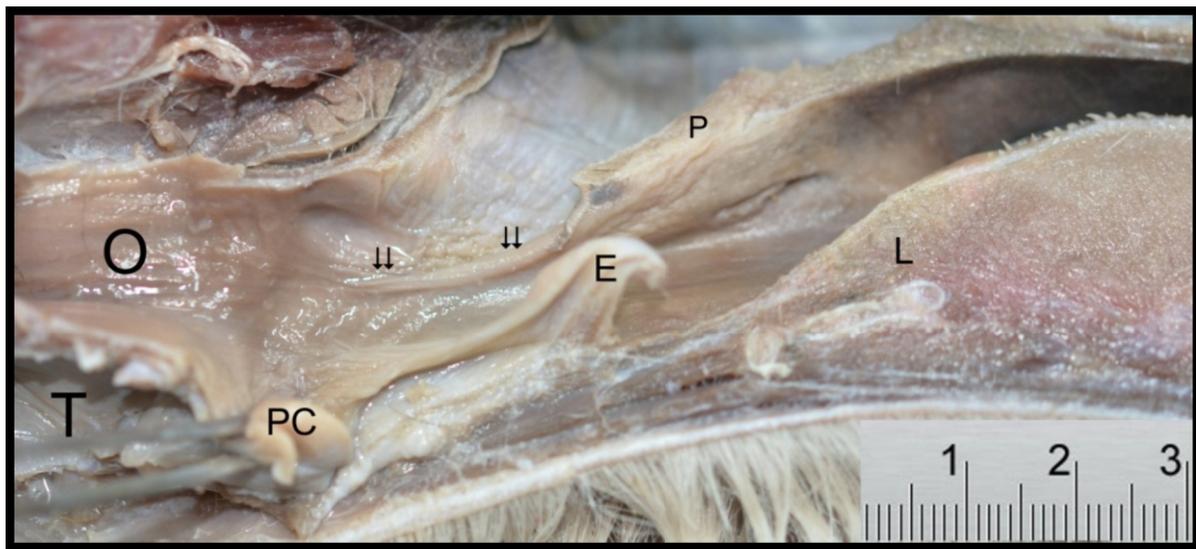


Figura 20. Corte sagital de la cabeza y cuello del venado de campo a nivel de la faringe. O: Esófago; T: Tráquea; PC: Proceso corniculado; P: Paladar blando; E: Epiglotis; L: Lengua; ↯: Arco palatofaríngeo.

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).

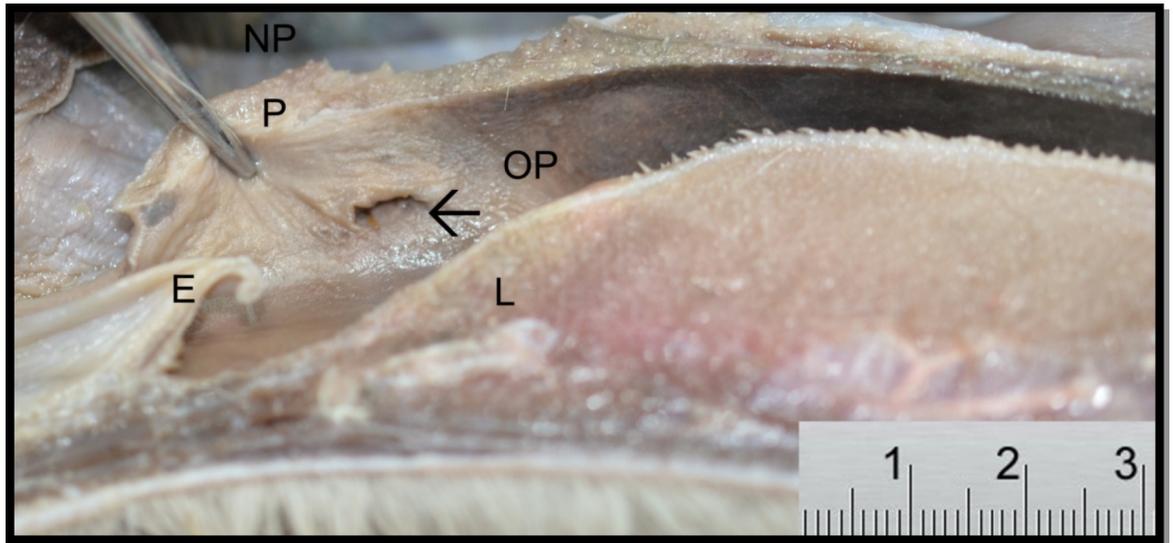


Figura 21. Corte sagital de la parte caudal de la cabeza del venado de campo. NP: Nasofaringe; P: Paladar blando; OP: Orofaringe; Flecha: Tonsila palatina; E: Epiglotis; L: Lengua.

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. 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*).

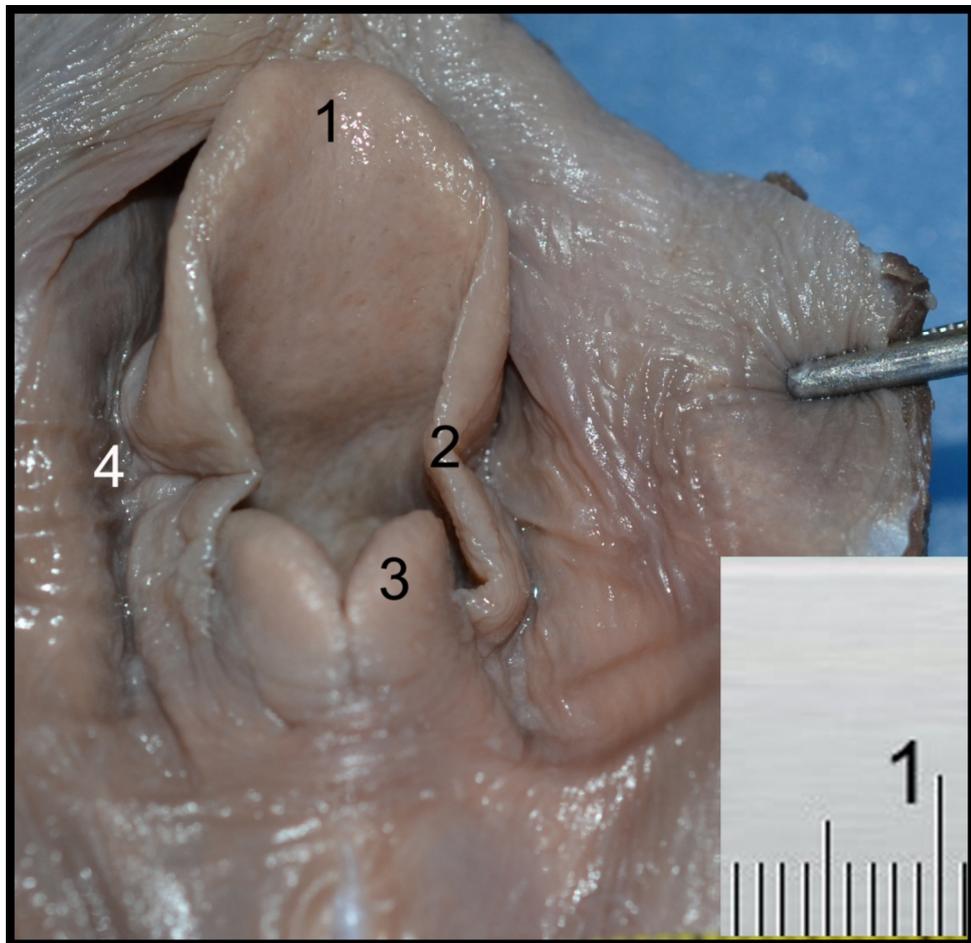


Figura 22. Vista dorsal de la entrada de la laringe del venado de campo. 1: Epiglotis; 2: Pliegue ariepiglótico; 3: Proceso corniculado del cartílago aritenoides; 4: receso piriforme.



Figura 23. Corte sagital de la cabeza del venado de campo. T: Tonsilas faríngeas; Flecha negra: Orificio faríngeo de la trompa auditiva; Flecha blanca: Tonsila palatina.



Figura 24. Vista aumentada de una parte del corte sagital de la figura anterior. TF: Tonsilas faríngeas; Flecha superior: Orificio faríngeo de la 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.

Esófago

El esófago fue estudiado en los mismos animales que se estudió la boca. El mismo topográficamente se subdividía en tres regiones: cervical, torácica y abdominal. La longitud de cada porción era de $17,2 \pm 3,1$, $15,4 \pm 2,6$ y $2,2 \pm 0,6$ cm, respectivamente. El esófago se originaba dorsalmente al cartílago cricoides de la laringe y se ubicaba dorsalmente a la tráquea y ventralmente a los músculos que cubrían la cara ventral de las vértebras en todo su trayecto cervical. En la mitad caudal del cuello no se desviaba a la izquierda y continuaba dorsalmente a la tráquea. Luego de atravesar la abertura craneal del tórax el esófago se relacionaba a los grandes vasos y en el mediastino caudal se colocaba a la derecha de la aorta, pasaba por el hiato esofágico del diafragma y luego de un breve trayecto se unía al estómago donde se abría por el orificio del cardias.

Glándulas salivales (Publicación I)

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 (ns). La masa combinada de ambas glándulas parótidas representaba el 0,08 % del peso corporal.



Figura 25. Vista lateral derecha de la cabeza de un venado de campo 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 ($P=0,05$). La masa combinada de ambas glándulas mandibulares representaba el 0,1 % del peso corporal.

La **glándula sublingual** estaba dividida en dos porciones: polistomática y monostomática. La glándula sublingual monostomática (Fig. 26) 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.

El peso de todas las glándulas salivales izquierdas fue mayor que las derechas ($P=0,02$).

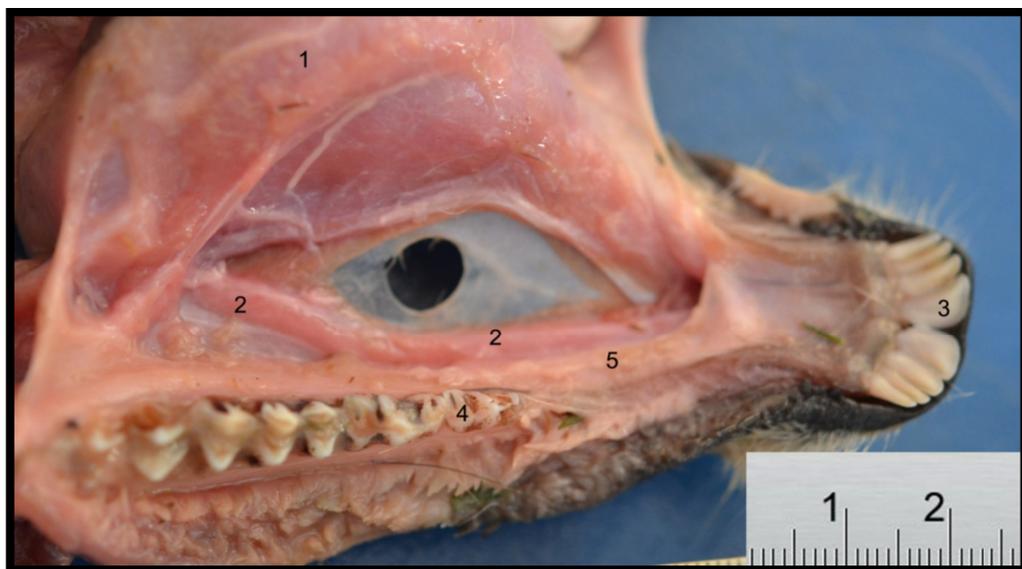


Figura 26. Vista dorsal derecha del piso de la boca de un venado de campo luego de la remoción de la lengua y la disección del pliegue sublingual. 1: Lengua; 2: Glándula sublingual; 3: Diente incisivo I; 4: Diente premolar II; 5: Pliegue sublingual.

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.

Dientes (Publicación I)

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).



Figura 27. Vista dorsal de los dientes incisivos y canino inferiores del venado de campo. 1: Diente incisivo 1; 2: Diente incisivo 2; 3: Diente incisivo 3; 4: Diente canino.

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.



Figura 28. Vista lateral derecha de la cabeza ósea del venado de campo.

Los dientes premolares y molares se diferenciaban bien entre sí y aumentaban de tamaño en el sentido rostro-caudal (Figs. 28, 29, 30, 31: se observó 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. 29, muestra la convexidad de la arcada dentaria en una vista ventro - dorsal).



Figura 29. Radiografía ventrodorsal de una hembra adulta de *Ototoceros bezoarticus*. 1: Incisivo I; 2: Premolar superior II; 3: Molar superior II.



Figura 30. Radiografía lateral izquierda de una hembra adulta de venado de campo. 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. 31, 32).



Figura 31. Cara lingual de los dientes premolares y molares superiores del lado izquierdo del venado de campo. Premolar 2 a la izquierda, molar 3 a la derecha.



Figura 32. Cara vestibular de los dientes premolares y molares superiores del lado izquierdo del venado de campo. Premolar 2 a la izquierda, molar 3 a la derecha.

Estómago (Publicaciones III y V)

El estómago del venado de campo fue estudiado en 14 animales de ambos sexos y estaba compuesto por los cuatro compartimientos clásicos de los rumiantes. No hubo efecto del sexo en el tamaño relativo o absoluto de los diferentes compartimientos.

El peso del estómago lleno fue de 2068 ± 739 g. La masa del retículo – rumen lleno fue de 1936 ± 722 g. Las longitudes de los sacos dorsal y ventral fueron de $27,5 \pm 3,7$ cm y $23,3 \pm 4,9$ cm, respectivamente. La altura del rumen fue de $29,2 \pm 4,2$ cm. El saco ciego caudoventral se extendía 2,5 cm más caudalmente que el saco ciego caudodorsal. El saco dorsal comunicaba con el saco ventral por el orificio intrarruminal, cuyos bordes estaban formados por los pilares ruminales. El espesor de los pilares ruminales fue de $6,2 \pm 1,3$ mm y $6,7 \pm 1,8$ mm, para los pilares cranial y caudal, respectivamente.

Las papilas ruminales fueron más abundantes dentro del atrio (Fig. 33), del saco ventral y en los sacos ciegos que en otras partes del rumen. Las papilas estaban casi ausentes en el saco dorsal (Fig. 34). Los pilares ruminales no tenían papilas (Figs. 33, 35).

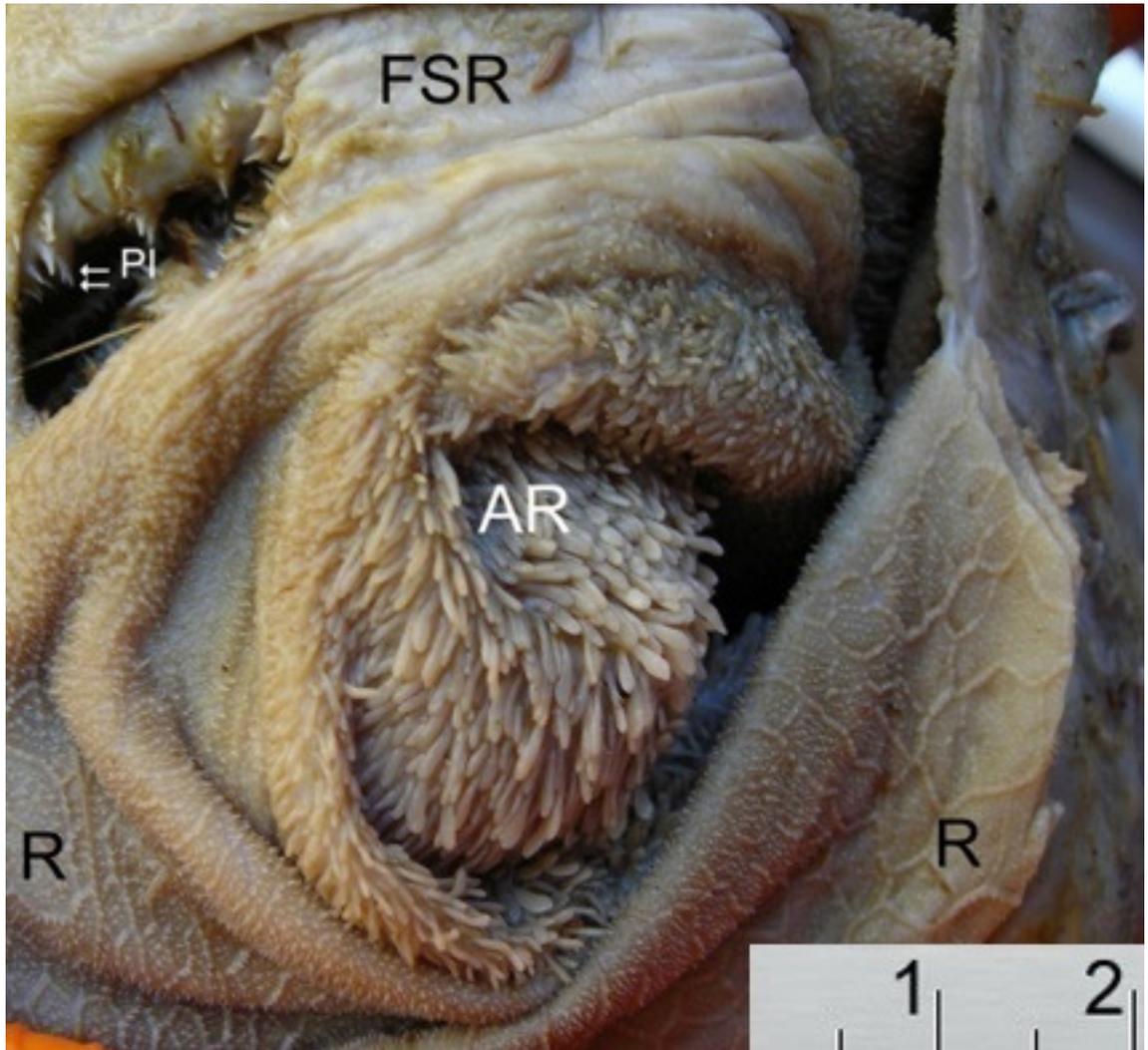


Figura 33. Vista interior del rumen y retículo del venado de campo, note las grandes papilas del atrio del rumen. AR: Atrio del rumen; FSR: Fondo del surco reticular, PI: Papilas unguiculiformes; R: Retículo.

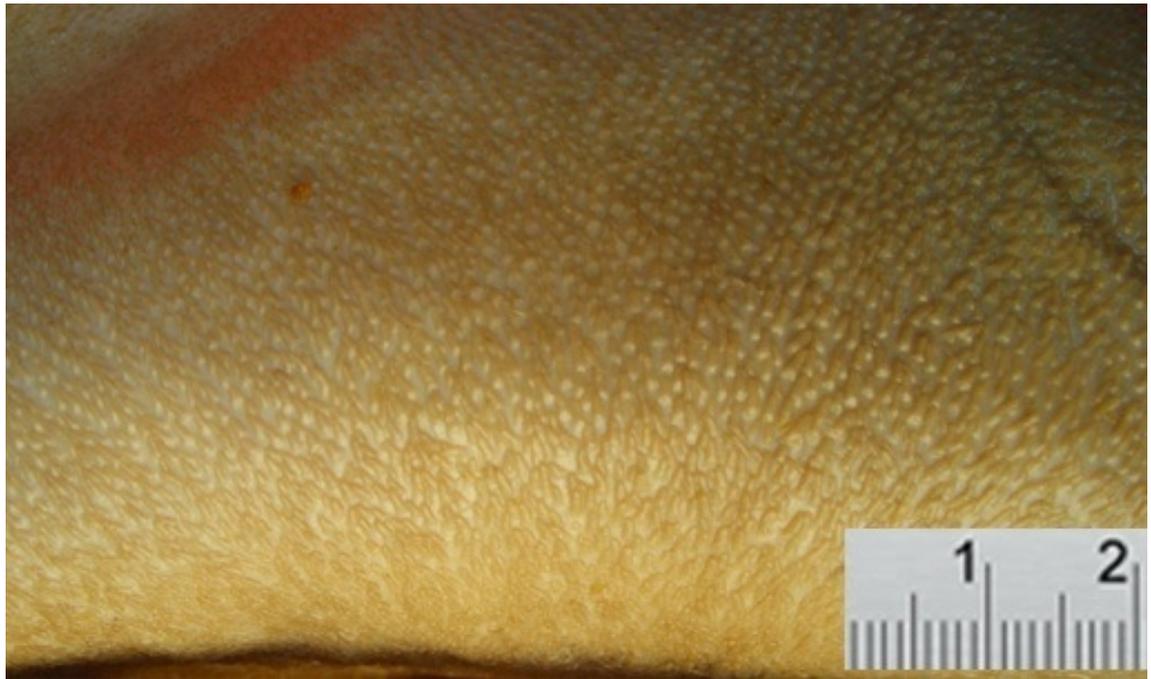


Figura 34. Techo del saco dorsal del rumen del venado de campo, donde se observa el escaso desarrollo papilar.

El retículo (Fig. 33) fue el tercer compartimiento en tamaño y sus dimensiones externas fueron $9,8 \pm 2,6$ cm of altura, y $8,4 \pm 1,9$ cm en longitud craneocaudal. La altura máxima de las crestas reticulares fue de 0,6 mm. Las celdillas del retículo no estaban divididas y pocas veces contenían crestas secundarias. Las celdillas fueron más anchas y profundas cerca del fondo, siendo cada vez más pequeñas hacia la curvatura menor. Todas las crestas tenían papilas cónicas en su borde libre, así como el fondo de las celdillas. El fondo del surco reticular estaba bordeado por dos gruesos pilares desprovistos de papilas (Fig. 33). Cerca del orificio retículo-omasal, las papilasunguiculiformes tenían una longitud de alrededor de 1,0 mm (Fig. 33). El orificio retículo-omasal tenía un diámetro de $21,2 \pm 7,2$ mm.

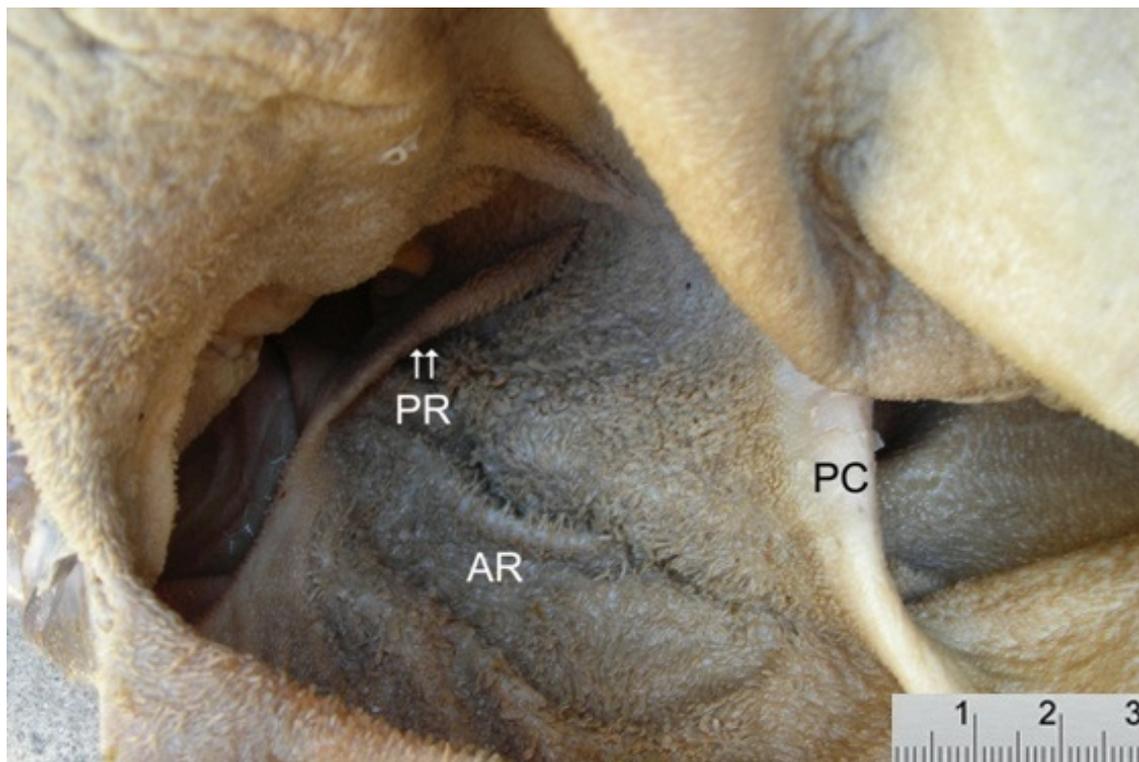


Figura 35. Vista interior del rumen del venado de campo. AR: Atrio del rumen; PC: Pilar craneal; PR: Pliegue ruminoreticular.

El omaso fue el compartimiento gástrico de menor tamaño. La curvatura del omaso medía $11,2 \pm 3,1$ cm. Había 10 láminas omasales primarias, 16 láminas secundarias, y pequeñas láminas terciarias representadas por pequeñas elevaciones lineales. Las caras de las láminas omasales presentaban papilas omasales, ligeramente más desarrolladas que las papilas del retículo.

El abomaso tenía 12 pliegues espirales abomasales y un pequeño *Torus pyloricus*.

Hígado y páncreas

El hígado del venado de campo pesaba $240,3 \pm 30,1$ g. Este órgano se ubicaba totalmente a la derecha en la región del hipocondrio contra el diafragma. La única fisura notoria era la del ligamento redondo que separaba el lóbulo izquierdo ventral de los lóbulos derecho y cuadrado que se ubicaban más dorsalmente. Debido a la ausencia de vesícula biliar, no era posible delimitar el lóbulo caudado. En la cara visceral se ubicaba el hilio del órgano donde ingresaban la vena porta, la arteria hepática y emergía el conducto biliar o colédoco. La característica más notable de las vías biliares del venado de campo era la ausencia de vesícula biliar y por lo tanto de conducto cístico.

El páncreas también se ubicaba totalmente a la derecha del plano mediano y tenía un peso de $25,2 \pm 3,1$ g. Este órgano estaba formado por un lóbulo derecho colocado en el mesoduodeno, un cuerpo que rodeaba a la vena porta en su pasaje y un pequeño lóbulo izquierdo ubicado bajo la vena cava caudal, cerca del pilar izquierdo del diafragma.

Intestino (Publicaciones IV y V)

El intestino fue descrito en 5 animales adultos y su irrigación arterial en 20 animales adultos. La longitud total del intestino fue de 495 ± 37 cm, la longitud del ciego y colon fue 237 ± 24 cm, por lo que la relación intestino delgado:ceco-colon fue $1,9 \pm 0,1$. El tracto intestinal estaba mayormente situado sobre el lado derecho (dentro del receso supraomental) y en la parte caudal izquierda de la cavidad abdominal.

La parte craneal del duodeno presentaba una flexura sigmoidea que se continuaba con la porción descendente situada en la parte dorsal del flanco derecho. El lóbulo derecho del páncreas, que estaba localizado en el mesoduodeno, corría en forma paralela al duodeno descendente. La papila duodenal mayor era ligeramente saliente y se encontraba en la parte inicial del duodeno descendente. El conducto colédoco recibió al conducto pancreático justo antes de su terminación, formándose un conducto único que desembocaba en la papila duodenal mayor. No se encontró conducto pancreático accesorio en ningún animal. Luego de la flexura caudal, la parte ascendente del duodeno corría en paralelo a la parte descendente y estaba acompañada por la primera porción del colon descendente. La movilidad del yeyuno estaba limitada por la adherencia de la parte espiral del colon ascendente a la hoja izquierda del mesenterio.

El ciego era un saco cilíndrico, liso y sin haustras. Internamente en el límite entre el ciego y el asa proximal del colon ascendente, la papila ileal destacaba con unas medidas de 7 ± 1 mm de altura y 15 ± 1 mm de longitud.

El colon era liso externamente, sin haustras. El asa proximal del colon ascendente tenía forma de S, se dirigía primero cranealmente, giraba sobre sí misma caudalmente, adhiriendo a la parte craneal del ciego, y finalmente giraba adhiriéndose a la hoja izquierda del mesenterio, siguiendo como asa espiral. El asa espiral era larga e incluía $2 \frac{1}{2}$ giros centrípetos, una flexura central y 2 giros centrífugos situados en la concavidad de los centrípetos. El asa distal del colon ascendente se ubicaba en la concavidad del asa proximal.

5. DISCUSIÓN GENERAL

De acuerdo a nuestro conocimiento esta es la primera descripción anatómica del aparato digestivo del venado de campo, con datos que permiten categorizarlo dentro de la clasificación de los rumiantes en nichos alimentarios planteada por Hofmann y Stewart (1972). Ya hace muchos años se planteó la existencia de variabilidad anatómica en el aparato digestivo de los rumiantes (Garrod, 1877; Neuville y Derscheid, 1929). El conocimiento de esas diferencias y sus eventuales implicancias fisiológicas, que son consecuencia de adaptaciones evolutivas, pueden tener impacto en el manejo de los rumiantes salvajes en cautiverio, muchos de los que no deberían ser alimentados como rumiantes domésticos. De la misma forma ese conocimiento es útil para realizar un manejo adecuado y sustentable cuando el venado de campo convive con otros rumiantes en las explotaciones agropecuarias.

5.1 Ubicación del venado de campo en la clasificación de nichos alimentarios acorde a su Anatomía digestiva

Desde el punto de vista anatómico, en general los resultados obtenidos en esta investigación permiten ubicar al venado dentro de los rumiantes intermedios, lo que coincide con las conclusiones de Cosse y col., (2009) y con nuestra hipótesis. Los resultados obtenidos más relevantes a estos efectos son los datos obtenidos en la anatomía de la boca, así como la anatomía del estómago e intestino. La masa del músculo masetero y de la glándula salival parótida del venado de campo están dentro de los rangos establecidos para los rumiantes intermedios. Para el estómago y el intestino se encontró papilación intrarruminal desigual, un espesor reducido de los pilares ruminales, una baja altura de las crestas reticulares, un tamaño reducido del omaso, junto a la relación de longitud entre intestino delgado e intestino grueso de 1,9. Todo esto permite categorizarlo como rumiante de tipo intermedio al presentar características de ambos extremos de la clasificación de nichos alimentarios.

Los músculos maseteros en conjunto representaban un 0.27% del peso corporal, lo que de acuerdo a Hofmann (1989) también clasificaría al venado como rumiante intermedio. 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 y col; 2008b) representa el único parámetro de tejido blando para el que se ha demostrado una correlación positiva con la cantidad de hierba ingerida.

La masa de las glándulas salivales, específicamente la de la glándula parótida, reafirma su ubicación entre los rumiantes intermedios. De acuerdo a la literatura (Kay y col., 1980; Kay, 1987; Hofmann, 1973, 1988, 1989; Robbins y col., 1995; Jiang y Takatsuki, 1999) las especies que ingieren más pasto en su dieta natural (pastoreadores) tienen glándulas salivales más pequeñas que los ramoneadores. Se utilizó como referencia solamente el tamaño de la glándula parótida, ya que este fue el indicador utilizado en los trabajos de referencia, careciéndose de datos de referencias para las restantes glándulas salivales. También debe considerarse que posiblemente en *Ozotoceros* puedan existir diferencias relacionadas a la dieta, a la estación y al cautiverio en relación al animal en su hábitat natural.

En síntesis, desde el punto de vista anatómico la información es consistente para ubicar a la especie, o al menos a los animales de la población analizada, como intermedios. Anteriormente, en la región del Pantanal (Brasil), el venado de campo fue clasificado como rumiante ramoneador en la estación seca (abril a setiembre), pero como intermedio en la estación lluviosa (octubre a marzo) (Desbiez y col., 2010),

sugiriendo que tiene suficiente plasticidad para adaptarse a los cambios de alimentos disponibles en las diferentes estaciones. Los resultados presentados por Cosse y col. (2009) en estudios realizados en la población que habita en Rocha (Uruguay) muestran una conducta alimentaria correspondiente a un rumiante intermedio. En efecto, el 36% de las plantas registradas en las heces colectadas en otoño y el 66% de las colectadas en verano eran dicotiledóneas. La dieta del venado de campo también fue estudiada en otras poblaciones en Argentina (Jackson y Giulietti 1988) y Brasil (Rodrigues y Leite de Araujo, 1999). Las poblaciones argentinas consumen mayormente pasto, por lo que se lo ha descrito como pastoreador selectivo (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 estos autores que han estudiado la dieta del venado de campo, el mismo 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 dotado 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. En síntesis, estos estudios reafirman que el venado de campo es una especie categorizable dentro de los rumiantes de tipo de alimentación intermedio, pero altamente plástico, pudiendo adaptarse fácilmente a los alimentos disponibles en cada región, pudiendo por tanto consumir dietas tanto de ramoneador como de pastoreador ante la necesidad de ello.

5.2 Anatomía de la boca y faringe del venado de campo

En cuanto a la anatomía de la boca, hubo diferencias y similitudes respecto a lo previamente estudiado en los principales 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 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, el plano nasolabial es muy ancho y grande, sus surcos son más profundos y reciben las desembocaduras de las glándulas nasolabiales (Barone, 2009). La presencia de un plano nasolabial ancho es característico de los rumiantes pastoreadores (Pérez – Barbería y Gordon, 2011).

La lengua es otro órgano de la cavidad oral que puede tener mucha importancia en las características selectivas atribuidas a este cérvido en cuanto a su dieta. Uno de los elementos que más contribuye a la morfología, la distribución y el tipo de papilas linguales es la dieta (Pastor y col., 2011). Las diferencias morfológicas y variaciones que aparecen en la lengua están directamente asociados con especialidades dietéticas y tipos de alimentos, así como adaptaciones a diferentes condiciones ambientales (Iwasaki y col., 2002). El venado de campo así como otros cérvidos de tipo intermedio se alimentan principalmente de las partes blandas, jugosas, de plantas que son fáciles de digerir, como las nuevas hojas, brotes y flores (Rodrigues y Monteiro-Filho, 1999). El estudio de la lengua determinó la presencia de papilas fungiformes y filiformes en la superficie ventral del ápice de la lengua, además de su superficie dorsal, del ápex y cuerpo y torus lingual, junto a muchas papilas caliciformes. Toda esta riqueza de papilas gustativas, junto al rol de la lengua como órgano táctil y su función en la prehensión del alimento y la presencia de papilas fungiformes en la cara ventral del ápex lleva a proponer que la lengua juega un papel importante en la detección y selección de los alimentos con mayor cantidad de nutrientes. Las papilas filiformes en el venado de campo se distribuyeron densamente sobre toda la superficie dorsal de la lengua a excepción de la raíz y del torus lingual, y aumentaron de tamaño desde el ápex al cuerpo lingual. Del mismo modo, un gran número de papilas filiformes están presentes sobre todo en la mitad rostral de la superficie dorsal lingual en la cabra (Kumar et al., 1998; Kurtul y Atalgin, 2008), gacela persa (Kocak Harem et al., 2011) sitatunga (Emura et al., 2011b) y muntíaco (Adnyane et al., 2011). Las papilas fungiformes del venado de campo eran grandes eminencias en forma de cúpula con un cuerpo casi esférico, una base redondeada y una superficie superior convexa. Esta forma morfológica redondeada o convexa de las papilas fungiformes se presenta en los rumiantes salvajes (Atoji et al., 1998; Emura et al., 2011a; Kocak Harem et al., 2011; Kokubun et al., 2012) y los rumiantes domésticos (Kumar et al., 1998; Emura et al., 2000; Kurtul y Atalgin, 2008). En el venado de campo había numerosas papilas fungiformes en la superficie ventral de la lengua. Del mismo modo, las papilas fungiformes se distribuyeron también en gran densidad en la superficie ventral y la punta de la lengua en el serau de Formosa (Atoji et al., 1998), serau japones (Funato et al., 1985) y en el antílope ruano (Emura et al., 2011a). En la gacela persa dos tipos de papilas fungiformes se distinguieron en función de su localización (Kocak Harem et al., 2011). El primer tipo incluye pequeñas papilas fungiformes redondeadas las cuales se distribuían en el ápex y cuerpo lingual. El segundo tipo de papilas fungiformes se distribuyó a lo largo de la cara lateral del torus lingual. De manera similar a la gacela persa dos tipos de papilas fungiformes se identifican en el muntíaco (Adnyane et al., 2011) y serau de Formosa (Atoji et al.,

1998). En el venado de campo las papilas fungiformes también se encuentra en el toro de la lengua y eran más grandes que las situados en el ápex y el cuerpo. En especies de *Mazama* se encontró papilas fungiformes en la región central del torus lingual (Kokubun et al., 2012). En general, morfoestructura y la distribución topográfica de las papilas fungiformes observada en este estudio eran más similares a los reportados en la gacela (Kocak Harem et al., 2011), serau de Formosa (Atoji et al., 1998) y las especies de *Mazama* (Kokubun et al., 2012). Nosotros pensamos que la rica distribución de las papilas gustativas fungiformes en la superficie ventral y dorsal de la lengua, es capaz de ayudar o jugar un papel importante para la selección de alimentos más nutritivos. En este estudio, había alrededor de 10-18 papilas caliciformes caudolateralmente a la superficie dorsal del torus lingual, estando dispuestas en fila y rodeadas por un surco profundo. El número de las papilas caliciformes varía entre los rumiantes. Fueron descritas un total de 26 en la cabra Saanen (Kurtul y Atalgin, 2008) y la gacela persa (Kocak Harem et al., 2011), 10-13 en el muntíaco (Adnyane et al., 2011), 2-5 en ciervos ratón (Agungpriyono et al., 1995), 23 en el serau de Formosa (Atoji et al., 1998) y 20 en sel serau japonés (Funato et al., 1985), 22-28 en el yak (Shao et al., 2010), 22-32 en el bovino (Shao et al., 2010) y 9-12 en el camello dromedario (Qayyum et al., 1988). En el venado de campo no se observaron las papilas folidas que se han descrito en otros rumiantes y en los ciervos ratón (Agungpriyono et al., 1995).

Respecto al paladar, la lámina horizontal del hueso palatino ocupaba casi la mitad de la extensión del paladar duro. En los pequeños rumiantes domésticos éste está restringido a la quinta o a la sexta parte del paladar duro y en la vaca ocupa más de un cuarto (Barone, 2009). Por lo tanto, la contribución de este hueso es proporcionalmente mayor en el venado de campo. Los relieves del paladar duro tenían una 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 el venado, la cantidad osciló entre 11 y 16, con una variación mínima entre los lados derecho e izquierdo. Por lo tanto, los rumiantes parecen tener un número similar de rugosidades palatinas, con escasa variación entre los rumiantes de diferentes nichos alimentarios.

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

En los animales estudiados se observó que las glándulas salivales ubicadas del lado izquierdo pesaban más que las del lado derecho. 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 esta misma especie tanto en machos como en hembras (Pérez y col., 2013 a, b). Es difícil encontrar explicaciones fisiológicas y/o evolutivas para esta lateralidad sostenida y consistente entre individuos.

En relación a la faringe, se observaron algunas características diferentes a las descritas en los rumiantes domésticos. Entre éstas, 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, pues lo mismo fue observado en animales de las especies *Mazama* y *Axis* (datos no publicados). Esto, sin embargo, contrasta con la situación de los rumiantes domésticos donde la epiglotis está ubicada dorsalmente al paladar blando (Getty, 1975; Barone, 2009; König y Liebich, 2015). 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 fue la terminación de los arcos palatofaríngeos en el interior del esófago y no en la pared caudal de la faringe, como ocurre en los animales domésticos. En el ciervo *Axis* es notorio que los arcos palatofaríngeos terminan en la pared caudal de la faringe (datos no publicados), por lo que su continuación hacia el esófago no sería igual en otras especies de cérvidos, siendo típico de esta especie.

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 (Barone, 2009; Cocquyt y col., 2005; Casteleyn y col., 2011) pero las mismas no existían en el venado de campo. La tonsila tubaria, que es visible macroscópicamente solo en bovinos, también lo era en esta especie.

El esófago del venado de campo tenía dos características llamativas que lo diferenciaban de los rumiantes domésticos (Barone, 2009; König y Liebich, 2015) que eran la ausencia de desviación hacia la izquierda en la mitad caudal del cuello y que la longitud de la parte cervical fue superior a la de la parte torácica, situación que es inversa en los rumiantes domésticos. No encontramos descripciones del esófago en cérvidos. La ausencia de desviación hacia la izquierda en la mitad caudal del cuello es de interés quirúrgico pues ese lugar es vía de acceso quirúrgico en los rumiantes domésticos (König y Liebich, 2015).

En cuanto a los dientes, la fórmula dentaria del venado de campo adulto es igual a la de los rumiantes domésticos (König y 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*), tanto en la dentición decidua como en la definitiva (Brown, 1991). Cabrera (1941) recordó que previamente algunos autores describieron la existencia de 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*) (datos no publicados). La existencia del canino superior deciduo y su ausencia en la dentición definitiva diferencia más al venado de campo, en el sentido que parece ser un diente que se encuentra en regresión en este cérvido. El desarrollo y desgaste de los dientes 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 este caso). En este trabajo se reporta la dentición como braquidonte (corona baja). Estos autores reportaron que los dientes caninos superiores desaparecen a los 12 – 18 meses, y a los 20 a 24 meses (2 años) todos los dientes eran definitivos. Los animales pastoreadores son hipsodontes y los rumiantes de tipo intermedio con preferencia al pastoreo generalmente no son braquidontes. Muchos cérvidos exhiben estrategias típicas de rumiantes intermedios, y hasta pastoreadores, siendo más braquidontes que los ungulados pastoreadores.

Es importante destacar que el desgaste dentario de los animales de la ECFA, utilizados para este estudio, está fuertemente influenciado por su vida en cautiverio, ya que si bien acceden a árboles nativos donde pueden ramonear, la dieta está compuesta mayormente por pasto y ración para vacas lecheras, lo que puede implicar un desgaste dentario diferente al que ocurriría en la vida salvaje. Kaiser y col. (2009) compararon el desgaste dentario en 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. 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.

5.3 Anatomía del estómago del venado de campo

Si bien el estómago del venado de campo estaba formado por los cuatro compartimientos de todos los rumiantes, presentaba algunos detalles que eran interesantes para su clasificación dentro de los nichos alimentarios. Una limitación importante de este estudio es el hecho de que los animales no vivían en libertad, y su dieta se complementaba con ración para vacas lecheras, lo que posiblemente disminuyó el consumo de forraje. Por lo tanto, las mediciones realizadas en este estudio deben ser consideradas con precaución. En particular, el llenado del rumen y el desarrollo del omaso podrían haber sido influenciados por la alta proporción de fibra presente en su alimentación si fueran animales de vida libre con alta cantidad de pasto en su dieta natural (Fluharty y col., 1999; McClure y col., 2000; McLeod y Baldwin, 2000; Clauss y col., 2006b). No obstante, es conveniente aclarar que la suplementación de la dieta del venado de campo en la ECFA con alimento concentrado es *ad libitum* y eso reduce la cantidad de fibra ingerida. Las dimensiones del omaso en el venado de campo son muy reducidas, lo que puede deberse al reducido peso corporal, a la población en si misma, o incluso presentar variaciones estacionales. En forma similar, el antílope negro (*Antilope cervicapra*), especie que consume un 80% de pasto en su dieta natural, presentaba características de rumen y retículo típicas de los pastoreadores y un omaso muy pequeño típico de lo establecido para los ramoneadores (Sauer y col., 2015). Igual que los venados de campo utilizados en este estudio, los antílopes utilizados estaban en semicautiverio. El peso corporal es un factor muy influyente que explica en parte las diferencias del tamaño del omaso. Langer (1988) encontró un aumento significativo en el número total de láminas omasales a medida que aumentaba el peso corporal en 42 especies de rumiantes. El tipo de alimentación, la que se puede representar por el porcentaje de pasto en la dieta natural, es también un factor significativo que influye en la morfología omasal de los rumiantes, ya que según Hofmann (1968, 1969, 1973, 1988, 1989) y Langer (1988) los rumiantes con una mayor proporción de pasto en su dieta natural tienen mayor tamaño del omaso. Por último Mathiesen y col. (2000), observaron una reducción estacional en el tamaño del omaso cuando los animales ingerían dietas de plantas forrajeras de alta digestibilidad como líquenes, pero ninguna reducción en el tamaño del omaso en las estaciones cuya dieta consistió en alimento fibroso de mala calidad. Se necesitan realizar estudios más controlados y con estricto control de la dieta para estudiar más en detalle las posibles variaciones que puedan existir en el omaso del venado de campo o en otras especies de rumiantes.

A pesar de que deben considerarse con cautela debido al bajo número de animales, los datos sobre el peso del estómago en los individuos medidos en este estudio

coinciden con la percepción de que el venado de campo es un ramoneador o un alimentador intermedio. El espesor de los pilares ruminales, la altura de las crestas reticulares y la curvatura del omaso están dentro del rango observado en los ramoneadores o alimentadores intermedios. Teniendo en cuenta que debido a la alimentación con ración y un eventual menor consumo de la hierba que incrementa el llenado del estómago y que el tamaño del omaso sea probablemente inferior a la de especímenes silvestres, estos datos, sin embargo, podrían reafirmar su pertenencia al grupo intermedio. Sin embargo, los informes sobre la dieta natural de la especie (Rodrigues y Monteiro-Filho, 1999; Cosse y col., 2009), los bajos valores para el espesor de los pilares ruminales, la altura de las crestas reticulares y la curvatura del omaso son un tanto sorprendentes para una especie intermedia. La discrepancia indica que tales medidas anatómicas por sí solas no pueden considerarse suficientes para una clasificación de una especie de rumiantes en un tipo de alimentación; se requieren observaciones directas y sostenidas sobre el comportamiento alimentario en la naturaleza y en diferentes hábitats.

La reducida altura de las crestas reticulares, con celdillas muy poco notorias dando un aspecto más bien liso al retículo, es una de las características más llamativas en el venado de campo. Las celdillas reticulares de muchos rumiantes pastoreadores son particularmente pronunciadas y profundas (Hofmann 1988). Muchos rumiantes tienen crestas reticulares muy bajas y celdillas poco profundas (Clauss y col., 2006), y su función es desconocida. Por lo tanto, las crestas bajas de corzos, alces, y la jirafa siguen siendo un reto para descifrar su función, lo que también puede ser considerado un atavismo. Podría esperarse que una alimentación suplementada constante condujera a un patrón de papilación bastante homogénea. El hecho de que se observen diferencias evidentes en la papilación entre el rumen dorsal y el atrio del rumen indica que la fisiología rúmimo-reticular del venado de campo no es similar a la de los rumiantes ramoneadores con una papilación intrarruminal homogénea (Clauss y col., 2009b) y con contenidos rúmimo-reticulares homogéneos sin estratificar (Clauss y col., 2010b). Así, el patrón de papilación del retículo-rumen es el único correlato real del estudio anatómico del estómago que se ajusta a la descripción de una adaptación a una alta proporción de monocotiledóneas en la dieta natural del venado de campo. Algunos estudios (Clauss y col., 2009b; Codron y Clauss, 2010) recomiendan el patrón de papilación intrarruminal como el indicador anatómico comparativo más importante entre los tipos de alimentación de rumiantes.

La anatomía del estómago del venado de campo no está totalmente de acuerdo con los informes sobre sus hábitos de alimentación natural. Del mismo modo, Clauss y col., (2009c) enumeraron varios ejemplos de rumiantes con morfología típica de pastoreador que ingieren más dieta de ramoneador en su dieta natural de lo esperado para su anatomía. En particular, el tamaño del omaso se puede sospechar que sea mayor en individuos de vida libre. Las discrepancias entre la dieta natural y las características anatómicas que se esperan del estómago enfatizan la flexibilidad evolutiva del sistema digestivo de los rumiantes.

5.4 Anatomía del hígado, páncreas y peritoneo del venado de campo

La anatomía del hígado y páncreas del venado de campo fue similar a la de los pequeños rumiantes domésticos, excepto por la ausencia de vesícula biliar, lo que es característico de los cérvidos (Clauss., 2014).

Los omentos y pliegues peritoneales del venado de campo eran similares a lo que se observa en los bovinos, ovinos y caprinos (Barone, 2010). Sin embargo, se observó la existencia de tres pliegues adicionales que no fueron observados previamente en bovinos, ovinos, caprinos (Barone, 2010; Nomina Anatómica Veterinaria, 2012), y en otras especies de ciervos (Westerling, 1975): el pliegue cecocólico, el pliegue cólico-cólico y el pliegue duodenocólico accesorio. En relación a otros rumiantes, la presencia de estos pliegues puede imponer una restricción adicional a la movilidad de las secciones intestinales. Queda por determinar si estos pliegues representan una particularidad de los cérvidos, o de ciertos subgrupos. Entre las diferentes familias de rumiantes se han descrito otras diferencias fundamentales en los parámetros de tejidos blandos, tales como la presencia o ausencia de la vesícula biliar (Janis y Scott, 1987), y por lo tanto, las diferencias en los pliegues del peritoneo no serían sorprendentes.

5.5 Anatomía del intestino del venado de campo

La relación comparativa del intestino delgado al intestino grueso ha sido utilizada como referencia para clasificar el nicho alimentario de los rumiantes. Hofmann (1989) sugirió que esta relación era de 1,9 a 2,7 en los ramoneadores y 4.0 a 4.5 en los rumiantes pastoreadores. La relación encontrada para el venado de campo de 1,9 parece permanecer relativamente constante, y dentro de la gama de los ramoneadores según lo sugerido por Hofmann (1989), independientemente de un alto porcentaje de hierba en la dieta natural. Posiblemente, al menos dentro de los cérvidos, esta relación no está directamente relacionada con la alimentación. Del mismo modo, Clauss y col., (2005) encontraron en el tar del Himalaya (*Hemitragus jemlahicus*), una especie con una alta proporción de pasto en su dieta natural, tiene una relación intestino delgado: intestino grueso dentro del rango postulado por Hofmann (1989) para los ramoneadores. En realidad, Hofmann (2000) ya había dicho que su predicción con respecto a esta relación no se pudo confirmar en todas las especies investigadas. Posiblemente, al menos dentro de los cérvidos, esta relación no está directamente relacionada al nicho alimentario. Uno de los factores determinantes de esta relación - la longitud del intestino grueso - está particularmente relacionada con el metabolismo del agua de la especie. En efecto, Woodall y Skinner (1993) demostraron en rumiantes africanos que aquellas especies con pérdidas particularmente bajas de agua fecales tenían un intestino grueso muy largo. De acuerdo a su hábitat, los rumiantes difieren en la cantidad de agua que pierden en sus heces (Clauss et al., 2004). Al comparar las proporciones de longitud del intestino delgado vs intestino grueso en la jirafa y el okapi a la del ganado doméstico (Pérez et al., 2009), la observación de Hofmann (1989) de que los rumiantes de diferentes tipos de alimentación tienen diferentes relaciones de longitud intestinal parece estar sustentada. La relación de la jirafa y el okapi de 1,3 y 2,0 respectivamente está en su mayoría incluso por debajo del rango de 1,9 a 2,7 dada para las especies ramoneadoras típicas. Por el contrario, el ganado doméstico - como un representante típico de las especies pastoreadoras - alcanza proporciones de 4,0-5,5, que es incluso mayor que el rango de 4.0-5.0 dado por Hofmann (1989) para los pastoreadores típicos (Pérez et al., 2009). Esta alta proporción se debe tanto a un particularmente largo intestino delgado y a un intestino grueso particularmente corto, incluyendo un breve ciego (Pérez et al., 2009). Se ha sabido durante mucho tiempo que el bovino tiene, por su tamaño corporal, el intestino grueso corto (Hecker y Grovum 1975). Las razones de esta diferencia entre el ganado vacuno y las jirafas se pueden basar en que el bovino tiene significativamente menor retención de líquidos que las jirafas (Clauss et al. 2006b; Pérez et al., 2009). La mayor longitud de intestino delgado que presenta el bovino también podría permitir un mayor aprovecha-

miento de la proteína microbiana que procede del rumen (Hummel et al. 2008b). Como esta proteína no se digiere tan fácilmente como la proteína de origen vegetal (Van Soest, 1994), el largo intestino delgado del bovino podría representar una adaptación a esta presuntiva alta afluencia de microbios. El intestino grueso corto, por otro lado, podría ser una consecuencia de la competencia por el espacio intra-abdominal entre órganos. Mortolaa y Lanthier (2005) especularon que la frecuencia de la respiración inusualmente alta observada en los bovinos, podría deberse al hecho de que el rumen particularmente voluminoso de estos animales reduce el espacio disponible para el pulmón, y necesitan de altas frecuencias respiratorias compensatorias. Del mismo modo, Clauss et al. (2003a) se había especulado que el alto contenido de agua en las heces de los bovinos, vista en la forma de defecación cuando se compara a las especies que defecan en forma granulada como las jirafas (Clauss et al., 2004) podría también ser causada por el hecho de que el voluminoso rumen reduce el espacio disponible para los puntos de absorción de agua (intestino grueso). Estas especulaciones apoyarían el concepto de Hofmann (1989) de que, en particular los bovinos y otros pastoreadores, tengan altas relaciones de intestino delgado vs intestino grueso. Sin embargo, intestino grueso largo y bajo contenido de humedad fecales también se han observado en varias especies de rumiantes salvajes que pastan (Woodall y Skinner 1993; Hofmann, 1999; Clauss et al., 2004, 2005; Pérez et al., 2008). Por lo tanto, en lugar de caracterizar la diferencia entre los tipos de alimentación, las diferencias observadas en las proporciones intestinales son más probablemente fáciles de explicar en el bovino que en otras especies de rumiantes, como los cérvidos o los rumiantes ramoneadores.

Otra observación interesante es referente al bypass reticular de los rumiantes ramoneadores y eventualmente de los rumiantes intermedios dependiendo de su dieta, lo que evitando la fermentación ruminal para los contenidos celulares rápidamente fermentables, pueda ser una ventaja nutricional (Ørskov, 1986), pero esto contrasta con la presencia de un intestino delgado corto en esos grupos de rumiantes, para lo cual no tenemos explicación. Tampoco es claro el rol del intestino grueso en todas las especies de rumiantes y su relación a la fisiología del rumen, en lo que respecta al aporte final de nutrientes al animal. Tradicionalmente, la investigación en los rumiantes se ha centrado en el complicado estómago. Van Soest (1982) dijo que, si bien el intestino grueso es relativamente simple, parece que es más importante de lo que se piensa habitualmente. La porción final del sistema digestivo de los rumiantes, está mejor adaptada a la función fermentativa en los ramoneadores e intermedios que en los pastoreadores. En los rumiantes domésticos (pastoreadores), el volumen de los contenidos del intestino grueso, que varía con la ingesta, puede ser equivalente a 20% del volumen de los contenidos en el rumen, lo que implica una capacidad considerable para la fermentación, lo que puede implicar tanto como el 27% de la celulosa y el 40% de la hemicelulosa digerida diariamente (Hoover, 1978). La producción de ácidos grasos volátiles resultante puede dar cuenta del 8 al 17% del total producido a diario (Hoover, 1978). En un sentido evolutivo los rumiantes ramoneadores e intermedios aún no han descartado la fermentación del intestino grueso, la cual para estos grupos puede ser más importante que para los pastoreadores (Van Soest, 1982; Hofmann, 1989), pero se necesita más investigación al respecto para saber exactamente que aporta a los requerimientos nutritivos del animal.

Desde el punto de vista anatómico, el colon ascendente del venado de campo tenía tres ansas (proximal, espiral y distal), similar a lo ya descrito en bovinos, ovinos y caprinos (Smith, 1955a; 1955 b; Smith y Meadows, 1956; Smith, 1959; Barone, 2009; Nomina Anatómica Veterinaria, 2012) y otros ciervos (Westerling, 1975). También y coincidiendo

do con las descripciones de otras especies de rumiantes, el ansa espiral estaba constituida por giros centrípetos, una flexura central y giros centrífugos. La disposición y el número de giros fue constante en los animales estudiados, en contraste con lo que se ha reportado en los rumiantes domésticos y otras especies de ciervos, donde pueden ocurrir irregularidades (Smith, 1955a; Smith y Meadows, 1956; Westerling, 1975). Esto puede ser consecuencia del reducido número de animales estudiados.

6. CONCLUSIONES GENERALES

De acuerdo a la anatomía digestiva, el venado de campo se encuentra en el grupo intermedio de la clasificación de los rumiantes en nichos alimentarios. El mismo posee características de ambos extremos de los rumiantes de la clasificación de nichos alimentarios. Para la clasificación en este grupo intermedio el venado de campo presentaba una serie de características anatómicas como la masa de la glándula salival parótida, de los músculos maseteros, y en la morfología del estómago e intestino típicas de ese grupo o ubicadas entre los grupos extremos de la clasificación (pastoreadores y ramoneadores). La masa del músculo masetero y de la glándula salival parótida del venado de campo estaba dentro de los rangos establecidos para los rumiantes intermedios. Los músculos maseteros en conjunto representaban un 0.27% del peso corporal, lo que de acuerdo a Hofmann (1989) también clasificaría al venado como rumiante intermedio.

La anatomía macroscópica de la boca y faringe del venado de campo presentaba diferencias notorias con la descrita para otros rumiantes, especialmente los domésticos, fundamentalmente por la presencia de un plano nasolabial estrecho, su mandíbula contaba con dientes salientes rostralmente, sus dientes eran braquidontes, encontrándose más expuestos al desgaste. La fórmula dentaria del venado de campo adulto era igual a la de los rumiantes domésticos. A su vez, presentaba diente canino superior en los animales juveniles estudiados. La lengua presentaba papilas gustativas en la cara ventral del ápex; la faringe se caracterizaba por la ubicación de la epiglotis ventralmente al paladar blando, la terminación de los arcos palatofaríngeos en el esófago y la ausencia de tonsilas paraepiglóticas.

Para el estómago e intestino se encontró papilación intrarruminal desigual, un espesor reducido de los pilares ruminales, una baja altura de las crestas reticulares, un tamaño reducido del omaso, junto a la relación de longitud entre intestino delgado e intestino grueso de 1,9; características que son una combinación de las encontradas en ambos extremos de los nichos alimentarios (ramoneador y pastoreador), lo que lo define como un rumiante de tipo intermedio.

El venado de campo como rumiante de tipo intermedio, tiene gran plasticidad para pasar al pastoreo o al ramoneo de acuerdo con la vegetación disponible. Esta versatilidad facilita mucho su alimentación en condiciones de cautiverio, o incluso en vida libre si su hábitat es compartido con otros rumiantes.

1. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Adnyane, I. K. M., Zuki, A. B., Noordin, M. M., Agungpriyono, S. 2011: Morphological study of the lingual papillae in the Barking deer, *Muntiacus muntjak*. *Anatomia Histologia Embryologia*, 40, 73-77.
2. Agungpriyono, S., Yamada, J., Kitamura, N., Nisa, C., Sigit, K., Yamamoto, Y. 1995: Morphology of the dorsal lingual papillae in the lesser mouse deer, *Tragulus javanicus*. *Journal of Anatomy*, 187, 635 - 640.
3. Anderson, S. 1985: Lista preliminar de mamíferos bolivianos. Cuadernos Academia Nacional de Ciencias de Bolivia, 65, 5-16.
4. Anderson, S. 1993: Los mamíferos bolivianos: notas de distribución y claves de identificación. Publicación especial del Instituto de Ecología- Colección Boliviana de Fauna, La Paz, Bolivia.
5. Atoji, Y., Yamamoto, Y., Suzuki, Y. 1998: Morphology of the tongue of a male Formosan serow (*Cupricornis crispus swinhoei*). *Anatomia Histologia Embryologia*, 27, 17-19.
6. Barone, R. 2009: Anatomie comparée des mammifères domestiques. Splanchnologie I. Appareil digestif, Appareil respiratoire. Paris, Vigot Frères.
7. Barone., R. 2010: Anatomie comparée des mammifères domestiques. Splanchnologie II. Appareil uro-génital. Fœtus et ses annexes. Péritoine et topographie abdominale. Vigot Frères, Paris, France.
8. 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), Sección C, 48, 27-40.
9. Braga, F. G., González, S., Maldonado, J. E. 2005: Characterization of the genetic variability of pampas deer in the state of Paraná. *Deer Specialist Group News*, Uruguay, 20, 2-4.
10. 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.
11. Cabrera, A. 1941: Cranial and dental characters of some South American Cervidae. *Field Museum of Natural History, Zoological series*, 27, 125-135.
12. Cabrera, A. 1943: Sobre la sistemática del venado y su variación individual y geográfica. *Revista del Museo de la Plata (NS)*, Tomo III, Zoología, 18, 5-41.
13. 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.
14. Chamorro, C.A., de Paz, P., Sandoval, J., Fernández, J. G. 1986: Comparative scanning electron-microscopic study of the lingual papillae in two species of domestic mammals (*Equus caballus* and *Bos taurus*) I. Gustatory Papillae. *Acta Anat*, 125, 83-87.
15. 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.
16. Clauss, M., Hummel, J., Vercammen, F., Streich, W. J. 2005: Observations on the macroscopic digestive anatomy of the Himalayan Tahr (*Hemitragus jemlahicus*). *Anatomia Histologia Embryologia*, 34, 276-278.

17. Clauss, M., Hofmann, R. R., Hummel, J., Adamczewski, J., Nygren, K., Pitra, C., Reese, S. 2006: The macroscopic anatomy of the omasum of free-ranging moose (*Alces alces*) and muskoxen (*Ovibos moschatus*) and a comparison of the omasal laminal surface area in 34 ruminant species. *Journal of Zoology*, 270, 346 - 358.
18. 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.
19. Clauss, M., Hofmann, R. R., Streich, W. J., Fickel, J., Hummel, J. 2008 b: Higher masseter muscle mass in grazing than in browsing ruminants. *Oecologia*, 157, 377-385.
20. Clauss, M., Hofmann, R. R., Fickel, J., Streich, W. J., Hummel, J., Foundation, G. W. 2009 a: The intraruminal papillation gradient in wild ruminants of different feeding types: Implications for rumen physiology. *Journal of Morphology*, 270, 929-942.
21. Clauss, M., Reese, S., Eulenberger, K. 2009 b: Macroscopic digestive anatomy of a captive lowland anoa (*Bubalus depressicornis*). In: Clauss, M., A. L. Fidgett, A. L., Hatt, J. M., Huisman, T., Hummel, J., Janssen, G., Nijboer, J., Plowman, A. (eds) *Zoo animal nutrition Vol. IV.* Fürth, Filander Verlag, 255-263.
22. Clauss, M., Adamczewski, J., Hofmann, R. R. 2009c: Surface enlargement in the rumen of free-ranging muskoxen (*Ovibos moschatus*). *European Journal of Wildlife Research*, 56, 181-185.
23. Clauss, M., Hofmann, R. R., Streich, W. J., Fickel, J., Hummel, J. 2010a: Convergence in the macroscopic anatomy of the reticulum in wild ruminant species of different feeding types and a new resulting hypothesis on reticular function. *Journal of Zoology*, 281, 26 - 38.
24. Clauss, M., Hume, I. D., Hummel, J. 2010b: Evolutionary adaptations of ruminants and their potential relevance for modern production systems. *Animal*, 4, 979-992.
25. Clauss, M. 2014: Soft tissue characteristics for the reconstruction of ruminant phylogeny. *Zitteliana*, 33-46.
26. 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.
27. Codron, D., Brink, J. S., Rossouw, L., Clauss, M. 2008: The evolution of ecological specialization in southern African ungulates: competition-or physical environmental turnover?. *Oikos*, 117, 344-353.
28. Codron, D., Clauss, M. 2010: Rumen physiology constrains diet niche: linking digestive physiology and food selection across wild ruminant species. *Canadian Journal of Zoology*, 88, 1129-1138.
29. Cosse, M.; González, S.; Gimenez-Dixon, M. 2009: Feeding ecology of *Ozotoceros bezoarticus*: conservation implications in Uruguay. *Iheringia, Sér. Zoologia*, 99, 158-164.
30. De Miguel, D., Fortelius, M., Azanza, B., Morales, J. 2008: Ancestral feeding state of ruminants reconsidered: earliest grazing adaptation claims a mixed condition for Cervidae. *BMC Evolutionary Biology*, 8, 13.
31. de Paz Cabello, P., Chamorro, C.A., Sandoval, J., Fernandez, M. 1988: Comparative scanning electron-microscopic study of the lingual papillae in two species of domestic mammals (*Equus caballus* and *Bos taurus*). II. Mechanical papillae. *Acta Anatomica*, 132, 120-123.
32. Desbiez, A. L. J., Santos, S. A., Alvarez, J. M., Tomas, W. M. 2011: Forage use in domestic cattle (*Bos indicus*), capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) and pampas

- deer (*Ozotoceros bezoarticus*) in a seasonal Neotropical wetland. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 76, 351-357.
33. Ditchkoff, S. S. 2000: A decade since "diversification of ruminants": has our knowledge improved?. *Oecologia*, 125, 82-84.
 34. Emura, S., Okumura, T., Chen, H. 2011a: Morphology of the lingual papillae in the roan antelope. *Okajimas Folia Anatomica Japonica*, 88, 127-131.
 35. Emura, S., Okumura, T., Chen, H. 2011b: Morphology of the lingual papillae in the Sitatunga. *Okajimas Folia Anatomica Japonica*, 88, 23-27.
 36. Emura, S., Tamada, A., Hayakawa, D., Chen, H., Shoumura, S. 2000: Morphology of the dorsal lingual papillae in the Barbary sheep, *Ammotragus lervia*. *Okajimas Folia Anatomica*, 77, 39-45.
 37. Erdoğan, S., Pérez, W. 2014: Anatomical and scanning electron microscopic studies of the tongue and lingual papillae in the chital deer (*Axis axis*, Erxleben 1777). *Acta Zoologica*, 95, 484-492.
 38. Fluharty, F. L., McClure, K. E., Solomon, M. B., Clevenger, D. D., Lowe, G. D. 1999: Energy source and ionophore supplementation effects on lamb growth, carcass characteristics, visceral organ mass, diet digestibility, and nitrogen metabolism. *Journal of Animal Science*, 77, 816-823.
 39. Funato, H., Atoji, Y., Suzuki, Y., Sugimura, M. 1985: Morphological studies on the tongue of wild Japanese serows, *Capricornis crispus*. *Research Bulletin Faculty Agriculture Gifu University*, 50, 205-219.
 40. Garrod, A. H. 1877. Notes on the visceral anatomy and osteology of Ruminants. *Proceedings of the Zoological Society of London* (p. 2).
 41. Getty, R. 1975: Sisson and Grossman's. *The anatomy of the domestic animals*. Quinta edición, WB Saunders Co., Philadelphia.
 42. Gordon, I. J., Illius, A. W. 1994: The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants. *Oecologia*, 98, 167-175.
 43. González, S., Merino, M., Gimenez Dixon, M., Ellis, S., Seal, U. S. 1994: Population and habitat viability assessment for the Pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). Workshop Report Captive Breeding Specialist Group. Apple Valley, Minnesota, USA.
 44. González, S.; Álvarez-Valin, F., Maldonado, J. 2002: Morphometric differentiation of endangered pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*), with description of new subspecies from Uruguay. *Journal of Mammalogy*, 83, 1127-1140.
 45. González, S., Maldonado, J. E., Leonard, J. A., Vilà, C., Barbanti Duarte, J. M., Merino, M., Brum-Zorrilla, N., Wayne, R. K. 1998: Conservation genetics of the endangered Pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). *Molecular Ecology* 7, 47-56.
 46. González, S., Alvarez, F., Maldonado, J. E. 2002: Morphometric Differentiation of the Endangered Pampas Deer (*Ozotoceros bezoarticus* L. 1758). *Journal of Mammalogy*, 83, 1127-1140.
 47. González, S. 2004: *Biología y conservación de Cérvidos Neotropicales del Uruguay*. 57 pp.
 48. González, S., Merino, M. L. 2008: *Ozotoceros bezoarticus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>. Accedido el 2 de noviembre de 2015.
 49. 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.

50. Hofmann, R. R. 1968: Comparison of the rumen and omasum structure in East African game ruminants in relation to their feeding habits. Symposium of the Zoological Society of London, 21,179-194.
51. Hofmann, R. R., Stewart, D. R. M. 1972: Grazer or browser: a classification based on the stomach structure and feeding habit of East African ruminants. *Mammalia*, 36, 226-240.
52. Hofmann, R. R. 1973: *The Ruminant Stomach*. Nairobi: East African Literature Bureau.
53. Hofmann, R.R. 1985: Digestive physiology of the deer their morphophysiological specialisation and adaptation. *Royal Society of New Zealand Bulletin*, 22, 393-407.
54. Hofmann, R.R., Matern, B. 1988: Changes in gastrointestinal morphology related to nutrition in giraffes (*Giraffa camelopardalis*): A comparison of wild and zoo specimens. *International Zoo Yearbook*, 27, 168-176.
55. Hofmann, R. R. 1989: Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78, 443-457.
56. Hofmann, R. R., Nygren, K. 1992: Ruminal mucosa as indicator of nutritional status in wild and captive moose. *Alces Supplement*, 1,77-83.
57. Hofmann, R. R., 2000: Functional and comparative digestive system anatomy of Arctic ungulates. *Rangifer*, 20, 71–81.
58. Hofmann, R. R., Streich, W. J., Fickel, J., Hummel, J., Clauss, M. 2008: Convergent evolution in feeding types: salivary gland mass differences in wild ruminant species. *Journal of Morphology*, 269, 240-257.
59. Hoover, W. H. 1978: Digestion and absorption in the hindgut of ruminants. *Journal of Animal Science*, 46, 1789-1799.
60. 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.
61. IUCN, 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. *Ozotoceros bezoarticus*. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T15803A5183264.en>
62. Iwasaki, S. I. 2002: Evolution of the structure and function of the vertebrate tongue. *Journal of Anatomy*, 201, 1-13.
63. Jackson, J. E. 1987. *Ozotoceros bezoarticus*. *Mammalian Species*, 295: 1-5.
64. Jackson, J., Langguth, A. 1987: Ecology and status of pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) in the Argentinian pampas and Uruguay. Pp. 402-409, *Biology and management of the Cervidae*, Ed. C. Wemmer, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
65. Jiang, Z., and S. Takatsuki, 1999: Constraints on feeding type in ruminants: a case for morphology over phylogeny. *Mammal Study*, 24, 79–89.
66. Josefsen, T. D., Aagnes, T. H., Mathiesen, S. D. 1996: Influence of diet on the morphology of the ruminal papillae in reindeer calves (*Rangifer tarandus*). *Rangifer*, 16,119-128.
67. 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. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 74, 425-437.
68. Karasov, W. H., del Rio, C. M. 2007: *Physiological ecology: how animals process energy, nutrients, and toxins*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
69. Kay, R. N. B., Engelhardt, W. V., White, R. G. 1980: The digestive physiology of wild ruminants. In: Ruckebush, Y., Thivend, P., editors. *Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants*. Lancaster: MTP Press. pp 743–761.

70. Kay, R. N. B. 1987: Weights of salivary glands in some ruminant animals. *Journal of Zoology*, 211:431–436.
71. Kobayashi, K., Jackowiak, H., Frackowiak, H., Yoshimura, K., Kumakura, M. 2005: Comparative morphological study on the tongue and lingual papillae of horses (*Perissodactyla*) and selected ruminantia (*Artiodactyla*). *Italian Journal of Anatomy and Embryology*, 110, 55-63.
72. Kocak Harem, M., Harem, I.S., Karadag Sari, E., Aydin, M.F. 2011: Light and scanning electron microscopic study of the dorsal lingual papillae of the goitered gazelle (*Gazelle subgutturosa*). *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 10, 1906-1913.
73. Kokubun, H.S., Zanatta Esper, G.V., Rezende Francioli, A.L., de Oliveira e Silva, F.M., Rici, R.E.G., Miglino, M.A. 2012: Estudo histológico e comparativo das papilas linguais dos cervídeos *Mazama americana* e *Mazama gouzoubira* por microscopia de luz e eletrônica de varredura. *Pesquisa Veterinaria Brasileira*, 32, 1061-1066.
74. König, H. E., Liebich, H. G. 2015: Anatomie der Haussäugetiere. Lehrbuch und Farbatlas für Studium und Praxis. 6 Auflage. Schattauer, Stuttgart, Germany.
75. Kumar, P., Kumar, S., Singh, Y. 1998: Tongue Papillae in goat: A scanning electron-microscopic study. *Anatomia Histologia Embryologia*, 27, 355-357.
76. Kurtul, I., Atalgın, S. H. 2008: Scanning electron microscopic study on the structure of the lingual papillae of the Saanen goat. *Small Ruminant Research*, 80, 52-56.
77. Langer, P. 1988: The mammalian herbivore stomach: comparative anatomy, function and evolution. Gustav Fischer, Stuttgart and New York.
78. Mathiesen, S. D., Raedergard, V. B., Vader, M. A., Haga, O. E., Norberg H. J., Sormo, 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.
79. Mathiesen, S. D., Sørmo, W., Haga, Ø.E., 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.
80. McClure, K. E., Solomont, M. B., Loerch, S. C. 2000: Body weight and tissue gain in lambs fed an all-concentrate diet and implanted with trenbolone acetate or grazed on alfalfa. *Journal of Animal Science*, 78, 1117-1124.
81. McLeod, K.R., Baldwin, R. L. 2000: Effects of diet forage: concentrate ratio and metabolizable energy intake on visceral organ growth and in vitro oxidative capacity of gut tissues in sheep. *Journal of Animal Science*, 78, 760-770.
82. Mazzolli, M., Benedet, R. C. 1999: Registro recente, redução de distribuição e atuais ameaças ao veado-campeiro *Ozotoceros bezoarticus* (Mammalia, Cervidae) no Estado de Santa Catarina, Brasil. *Biotemas*, 22, 137-142.
83. Merino, M. L., González, S., Leeuwenberg, F., Rodrigues, F. H. G., Pinder, L., Tomas, W. M. 1997: Veado-campeiro (*Ozotoceros bezoarticus*). *Biologia e conservação de cervídeos Sul-americanos: Blastocerus, Ozotoceros e Mazama*: 238 pp.
84. Merino, M. L., Becacceci, M. 1999: *Ozotoceros bezoarticus* (Artyodactyla, Cervidae) en Corrientes, Argentina: distribución, población y conservación. *Iheringia Série Zoologia*, 87, 87-92.
85. Merino, M. L. 2003: Dieta y uso del hábitat del venado de las Pampas, *Ozotoceros bezoarticus celer*, Cabrera 1943 (Mammalia-Cervidae) en la Bahía Samborombom, Buenos Aires, Argentina. Implicancias para su conservación. PhD thesis, Facultad de Ciencias Naturales y Museo Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

86. Neuville, M.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.
87. Nikander, S. 1990: On the anatomy and topography of the pancreas and the pancreatic duct in reindeer (*Rangifer tarandus tarandus* L.). Rangifer, 10, 25 - 29.
88. Nikander, S. 1991: Studies on the exocrine ducts of the pancreas and the liver in reindeer (*Rangifer tarandus tarandus* L.). PhD Thesis. Rangifer, Special Issue 6.
89. Nomina Anatomica Veterinaria, 2012: Revised 5th ed. International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature (I.C.V.G.A.N.) http://www.wavamav.org/Downloads/nav_2005.pdf
90. Ørskov, E. R. 1986: Starch digestion and utilization in ruminants. Journal of Animal Science, 63, 1624-1633.
91. Pautasso, A., Peña, M. 2002: Estado de conocimiento actual y registros de mortalidad de *Ozotoceros bezoarticus* en la Provincia de Santa Fé. Argentina. Deer Specialist Group News 17, 14-15.
92. Pautasso, A., Peña, M., Mastropaulo, J., Moggia, L. 2002: Distribución y conservación del Venado de las Pampas (*Ozotoceros bezoarticus leucogaster*) en el norte de Santa Fe, Argentina. Mastozoología Neotropical 9, 64-69.
93. Pastor JF, Barbosa M, De Paz FJ, García M, Ferrero E. 2011. Functional and comparative study of lingual papillae in four species of bear (Ursidae) by scanning electron microscopy. Microscopy Research Technique, 74, 910-919.
94. 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 B, 268, 1023-1032.
95. Pérez-Barbería, J., Gordon, I., Illius, A. W. 2001: Phylogenetic analysis of stomach adaptation in digestive strategies in African ruminants. Oecologia, 129, 498-508.
96. Pérez, W., Vazquez, N., Ungerfeld, R. 2013a: Gross anatomy of the female genital organs of the pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus 1758). Anatomia Histologia Embryologia, 42, 168-174.
97. Pérez, W., Vazquez, N., Ungerfeld, R. 2013: Gross anatomy of the male genital organs of the pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus 1758). Anatomical Science International, 88, 123-129.
98. Pérez, W., Lima, M., Clauss, M. 2009: Gross Anatomy of the Intestine in the Giraffe (*Giraffa camelopardalis*). Anatomia Histologia Embryologia, 38, 432-435.
99. Pinder, L. 1994: Status of Pampas deer in Brazil. In: S. González, M. Merino, M. Gimenez-Dixon and S. Ellis (eds), Seal Population and Habitat Viability Assessment for the Pampas Deer (*Ozotoceros bezoarticus*). Report CBSG/IUCN, Apple Valley, Minnesota, USA.
100. Qayyum, M. A., Fatani, J. A., Mohajir, A. M. 1988: Scanning electron microscopic study of the lingual papillae of the one humped camel, *Camelus dromedarius*. Journal of Anatomy, 160, 21-26.
101. Rahko, T., Nikander, S. 1990: Macroscopical and microscopical studies of the common bile duct in reindeer (*Rangifer tarandus tarandus* L.). Rangifer, 10, 3-8.
102. Robbins, C. T., Spalinger, D. E., van Hoven, W. 1995: Adaptation of ruminants to browse and grass diets: are anatomical-based browser-grazer interpretations valid?. Oecologia, 103, 208-213.
103. Robbins, C. 2012: Wildlife feeding and nutrition. Academic Press, New York, USA.
104. Robinson, P. F. 1966: Organ: Body Weight Relationships in the White-Tailed Deer, *Odocoileus virginianus*. Chesapeake Science, 7, 217-218.

105. Rodrigues, F. H. G., & Monteiro-Filho, E. L. A. 1999: Feeding behaviour of the pampas deer: a grazer or a browser. *Deer Specialist Group News*, 15, 12-13.
106. Saber, A. S., Hofmann, R. R. 1984: Comparative anatomical and topographic studies of the salivary glands of red deer, fallow deer and mouflon. *Gegenbaurs Morphol Jb*, 130, 273-286.
107. Sauer, C., Bertelsen, M. F., Hammer, S., Lund, P., Weisbjerg, M. R. Clauss, M. 2015: Macroscopic digestive tract anatomy of two small antelopes, the blackbuck (*Antilope cervicapra*) and the Arabian sand gazelle (*Gazella subgutturosa marica*). *Anatomia Histologia Embryologia*. doi: 10.1111/ahe.12214
108. Shao, B., Long, R., Ding, Y., Wang, J., Ding, L., Wang, H. 2010: Morphological adaptations of yak (*Bos grunniens*) tongue to the foraging environment of the Qinghai-Tibetan plateau. *Journal of Animal Science*, 88, 2594-2603.
109. Smith, R. N. 1955a: The arrangement of the ansa spiralis of the sheepcolon. *Journal of Anatomy*, 89, 246-249.
110. Smith, R. N. 1955b: Further observations on the colon primum of the sheep. *Journal of Anatomy*, 89, 579.
111. Smith, R. N. 1959: The arrangement of the ansa spiralis of the goatcolon. *Anatomischer Anzeiger*, 106, 101-103.
112. Smith, R. N., Meadows, G. W. 1956: The arrangement of the ansa spiralis of the ox colon. *Journal of Anatomy*, 90, 523-526.
113. Solounias, N., Dawson-Saunders, B. 1988: Dietary adaptations and palaeoecology of the late Miocene ruminants from Pikermi and Samos in Greece. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 65, 149-172.
114. Stafford, K. J., Stafford, Y. M. 1993: The anatomy of the omasum of some Zambian game species. *Anatomia Histologia Embryologia*, 22, 342-347.
115. Stafford, K. J. 1995: The stomach of the sambar deer (*Cervus unicolor unicolor*). *Anatomia Histologia Embryologia*, 24, 241-249.
116. Stöckmann, W. 1979: Differences in the shape of the mandibles of African bovidae in relation to food composition. *Zoologische Jahrbücher (Systematik)*, 106, 344-373.
117. Tadjalli, M., Pazhoomand, R. 2004: Tongue papillae in lambs: a scanning electron microscopic study. *Small Ruminant Research*, 54, 157-164.
118. Tavares, E., Cosse, M., Uhart, M., Garcia, R.J. & Dellafiore, C. 2002: *Ozotoceros bezoarticus*. In: IUCN 2007. 2007 IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>.
119. Tarifa, T. 1993: Situación de la especie en Bolivia. In: CBSG and IUCN (eds), *Pampas Deer Population and Habitat Viability Assessment. Workshop Briefing Book*, pp. 1-3. IUCN, Apple Valley, Minnesota, USA.
120. Thornback, J., Jenkins, M. 1982. *The IUCN Mammal Red Data Book*. Gland, Switzerland: IUCN.
121. 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.
122. 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.
123. Van Soest, P. J. 1982: Nutritional ecology of the ruminant. *Ruminant metabolism, nutritional strategies, the cellulolytic fermentation and the chemistry of forages and plant fibers*. O & B Books, Inc.

124. Van Soest, P. J. 1994: Nutritional ecology of the ruminant. Cornell University Press.
125. Van Wieren, S. E. 1996: Digestive strategies in ruminants and non ruminants. Landbouw universiteit Wageningen, p. 191.
126. Weber, M., González, S. 2003: Latin American deer diversity and conservation: a review of status and distribution. *Ecoscience*, 10, 443-454.
127. Wemmer, C. 1998. Deer: status survey and conservation action plan (IUCN/SSC Action plans for the conservation of biological diversity). World Conservation Union, Oxford, p. 112.
128. Westerling, B. 1974: A comparative study of the intestinal anatomy of deer. *Anatomischer Anzeiger*, 137, 178-186.
129. Zheng, J., Kobayashi, K. 2006: Comparative morphological study on the lingual papillae and their connective tissue cores (CTC) in reeves muntjac deer (*Muntiacus reevesi*). *Annals of Anatomy - Anatomischer Anzeiger*, 188, 555-564.