

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE VETERINARIA**

**“ANATOMÍA DEL ESTÓMAGO DE LA ALPACA (*Vicugna pacos*, Linnaeus
1758)”**

Por:

**Marco Federico BARONI CASAS
Heber Gonzalo SUÁREZ DÍAZ**

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

Doctor en Ciencias Veterinarias.
Orientación: Producción Animal

MODALIDAD: Ensayo experimental

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2017**

PÁGINA DE APROBACIÓN

Presidente de Mesa:

.....

Dra. Noelia Vázquez

Segundo Miembro (Tutor):

.....

Dr. William Pérez

Tercer Miembro:

.....

Dr. Martín Lima

Fecha:

.....28/04/2017.....

Autores:

.....

Marco Baroni

.....

Gonzalo Suárez

AGRADECIMIENTOS

-Al personal de la Estancia siglo XX por proporcionarnos el material para realizar dicho estudio.

-Al Profesor William Pérez por guiarme en calidad de tutor.

- A los docentes del Área de Anatomía.

-A mi familia y amigos por el apoyo incondicional a lo largo de mi carrera.

TABLA DE CONTENIDO

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	2
AGRADECIMIENTOS.....	3
LISTA DE FIGURAS.....	5
SUMMARY.....	6
RESUMEN.....	7
1. INTRODUCCIÓN.....	8
1.1 GENERALIDADES.....	8
1.2 HÁBITOS ALIMENTICIOS	8
1.3 CAS EN AMÉRICA DEL SUR.....	10
1.4 LA EXPORTACIÓN DE ALPACAS.....	12
1.5 ALPACAS EN URUGUAY Y ESTADO ACTUAL DE SU CONOCIMIENTO ANATÓMICO.....	12
2. OBJETIVOS.....	17
2.1 OBJETIVO GENERAL.....	17
2.2 OBJETIVOS PARTICULARES.....	17
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
4. RESULTADOS.....	19
5. DISCUSIÓN.....	28
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	30

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Clasificación de los Camélidos y de los verdaderos Rumiantes (de Fowler, 1988 y Hoffman, 2006).....	10
Figura 2: Distribución de los CAS en Sudamérica (de Hoffman, 2006).....	11
Figura 3: Alpacas adultas en un establecimiento de Maldonado.....	13
Figura 4: Alpaca adulta en Estancia siglo XX.....	14
Figura 5: Sacos glandulares del C1 caudal.....	19
Figura 6: Vista aislada del tracto gastrointestinal de la alpaca.....	20
Figura 7: Vista aislada del tracto gastrointestinal de la alpaca que muestra la posición externa de los orificios de C2 y pliegues peritoneales que delimitó C2.....	21
Figura 8: Vista dorsal del estómago aislado de la alpaca.....	23
Figura 9: Vista craneal interna del estómago de la alpaca.....	24
Figura 10: Vista interna de la parte craneal de C1 y C2.....	25
Figura 11: Vista interior de C1 caudal (C1 Cd), C2 y C3 A.....	26
Figura 12: Vista interior de C2.....	26
Figura 13: Interior de la parte distal de C3 B y la ampolla duodenal (DA) mostrando el torus pilórico (flechas) de una alpaca.....	27

SUMMARY

Although camelids and taxonomic ruminants share fundamental convergent properties, such as microbial fermentation and a sorting mechanism in the forestomach with a resulting high degree of digested particle size reduction, there are important differences in the capacity to process high amounts of food. We describe qualitative and quantitative characteristics of the gastrointestinal anatomy of alpacas (*Vicugna pacos*), supplemented with observations in dromedaries (*Camelus dromedarius*). An important difference from taxonomic ruminants is the position of the second forestomach compartment (C2 vs. reticulum), which is not in line with the major forestomach axis in camelids, and the size of the corresponding orifice (C1-C2 vs. *Ostium rumino-reticulare*), which is distinctively smaller in camelids. The opening between the second and third forestomach compartment (C2-C3 vs. *Ostium reticulo-omasale*) is of similar magnitude in camelids and ruminants, but is opposite to the C1-C2 opening in camelids in a dorsal position. The generally smaller opening might represent a reason for the generally lower food processing capacity in camelids, and together with the arrangement of the openings might result in conditions during contractions of the C2 that are more favourable to (a low proportion of) larger particle escape into the C3. In contrast, the different arrangement of the openings and the larger connection to the preceding chamber might make such an escape of (a low proportion of) large particles from the reticulum to the omasum less likely in ruminants, giving their sorting mechanism a clear-cut anatomical threshold in the *Ostium reticulo-omasale*.

RESUMEN

Aunque los camélidos y los rumiantes taxonómicos comparten propiedades convergentes fundamentales, como lo son la fermentación microbiana y un mecanismo en los preestómagos que resulta en una gran reducción del tamaño de las partículas digeridas; hay importantes diferencias en cuanto a la capacidad de procesar grandes cantidades de alimento. Nosotros describimos cualitativa y cuantitativamente la anatomía gastrointestinal de la alpaca, complementado con observaciones en dromedarios. Una diferencia importante con los rumiantes taxonómicos es la posición del segundo preestómago (C2 vs retículo), el que no está en línea con el eje del preestómago mayor en camélidos, y también en estos últimos el tamaño del orificio correspondiente (C1-C2 vs ostium rumino-reticular) es distintivamente más chico. La apertura entre el segundo y tercer compartimiento (C2-C3 vs ostium retículo-omasal) es de similar magnitud en camélidos y rumiantes, pero en camélidos está opuesta a la apertura entre C1 y C2 y en una posición dorsal. La abertura más pequeña podría representar una razón para una capacidad de procesamiento de alimentos generalmente más baja en los camélidos y, junto con la disposición de las aberturas, podría dar lugar a condiciones durante las contracciones del C2 que son más favorables para un menor pasaje de partículas pequeñas hacia C3. En contraste, la diferente disposición de las aberturas y la conexión más grande a la cámara precedente podrían hacer que tal escape (de una baja proporción) de partículas grandes desde el retículo hacia el omaso sea menos probable en los rumiantes, dándole a su mecanismo de clasificación un claro límite en el ostium retículo-omasal.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Generalidades

La alpaca es principalmente un animal productor de fibra de lana de la región del Altiplano de los Andes en América del Sur (Fowler, 1998). En América del Sur se utilizan también para la producción de carne, cuero y crías. Las pieles se utilizan para la fabricación de cuerdas, alfombras y tapices (Fowler, 1998). La cría de alpaca es la principal fuente de ingresos para los habitantes de la meseta andina (López y col., 1998).

Las especies de camélidos suelen dividirse en camélidos sudamericanos (CAS) y camélidos del Viejo Mundo (CVM). El grupo CVM se compone del camello bactriano (*Camelus bactrianus*) y del dromedario (*Camelus dromedarius*) (Wheeler, 1995; Fowler, 1998).

CAS se refieren a dos especies no domésticas, el guanaco (*Lama guanicoe*) y la vicuña (*Vicugna vicugna*) y las domésticas como la llama (*Lama glama*) y la alpaca (*Vicugna pacos*). CAS también se conocen como camélidos del Nuevo Mundo (Fowler, 1998).

El análisis del genotipo de los CAS ha concluido que los cruces entre llamas y alpacas se han producido en el pasado. El guanaco se piensa generalmente que es el ancestro de la llama. La vicuña y el guanaco se derivan de un antepasado común (dos-tres millones de años atrás) (Stanley y col., 1994). La alpaca se ha conocido como *Lama pacos* durante los últimos dos siglos (Hoffman, 2006). Alta similitud genética se encontró entre el guanaco y la llama, así como entre la vicuña y la alpaca. La vicuña fue caracterizada como el progenitor silvestre de la alpaca, y la última se clasificó como *Vicugna pacos* (Kaldwell y col., 2001).

1.2 Hábitos alimenticios de alpacas

Los CSA están bien adaptados a áreas donde la cantidad de forraje está limitada y los nutrientes se hallan altamente diluidos por carbohidratos estructurales que son difíciles de digerir. Estas características son propias del hábitat donde se originaron

(Altiplano), en él hay largos períodos de sequía durante el año (normalmente en el año hay 4 meses secos) y son frecuentes ciclos de años secos. Bajo estas condiciones y debido a las características selectivas, reducido consumo, mayor tiempo de retención de la digesta en su tracto digestivo, además de estar fisiológicamente adaptadas para sobrevivir en zonas de gran altitud, los CSA son las especies mejor adaptadas para aprovechar la escasa y fibrosa vegetación de los ecosistemas de montaña.

En cuanto a la conducta de pastoreo, estos animales se comportan diferente a las demás especies, al realizar la prehensión de los pastos no lo hacen jalando o arrancando la vegetación como los ovinos, bovinos y caprinos, sino que llevan a cabo un corte que conserva mejor el estrato herbáceo. Estudios experimentales han indicado que el consumo de pastos, comparativamente con el ovino, es menor para mantener y hacer posible la producción de una determinada unidad de cuerpo. También se ha observado que al ser pastoreados en pastos frescos y cultivados, no presentan timpanismo, fenómeno generalizado en otras especies rumiantes.

El consumo promedio de materia seca en alpacas es de 1,8 y 2% del peso vivo. En general el consumo diario de los CSA es menor que el del ovino. Bajo condiciones de pastoreo, llamas y alpacas tienen el mismo nivel de consumo, siendo este inferior al de los ovinos en 36% bajo pasturas cultivadas y en 26% en pasturas nativas.

El menor consumo observado en los CSA, con respecto a los ovinos es el resultado de factores asociados tales como, el mayor tamaño corporal y el relativo menor requerimiento de energía en los CSA. Estos factores conllevarían a los CSA a ser menos selectivos con respecto a partes de plantas que los ovinos y tener un menor potencial de consumo. Esta relativa menor capacidad selectiva de los CSA se refleja en la mayor selección de tallos, en comparación al ovino. Los tallos, a diferencia de las hojas, son retenidos por un mayor tiempo en el estómago que las hojas causando una reducción en el consumo.

El menor volumen de los dos primeros compartimentos del estómago de los CSA en comparación con el retículo-rumen del ovino, por unidades de peso metabólico, y el mayor tiempo de retención de la digesta en el tracto digestivo de los CSA, son

también factores que por estar altamente y negativamente relacionados con el consumo determinan que este sea menor en los CSA comparado con el ovino.

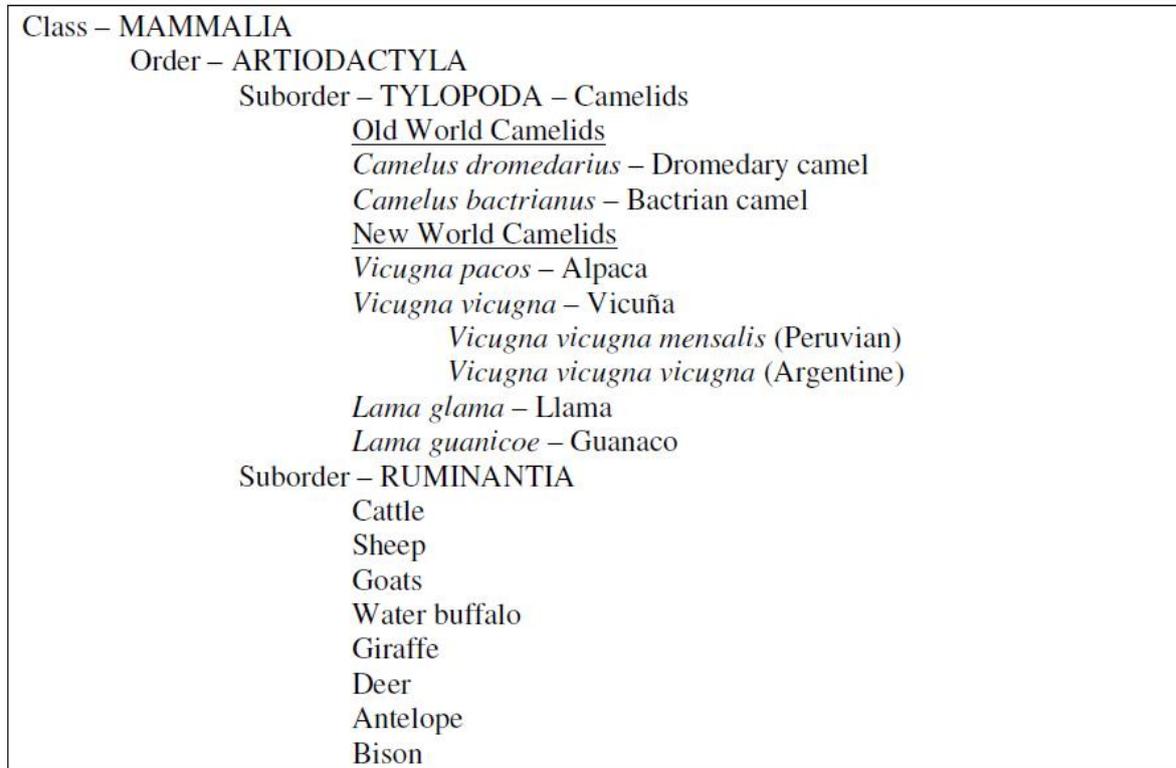


Figura 1: Clasificación de los Camélidos y de los verdaderos Rumiantes (de Fowler, 1988 y Hoffman, 2006).

1.3 CAS en América del Sur

El hábitat natural principal para las alpacas en Sudamérica se encuentra en el altiplano alrededor de 4400 metros sobre el nivel del mar (Parraguez y col., 2003), donde hay alrededor de 2,5 millones de alpacas (Hoffman, 2006). Alpacas y llamas se distribuyen principalmente en las fronteras de Perú, Bolivia, Chile y Argentina, pero también en Ecuador y Colombia. Vicuñas y guanacos se distribuyen principalmente en Argentina y Chile, pero también Perú y Bolivia (Fig. 2) (Hoffman, 2006). La llama se utiliza tradicionalmente como un animal de carga. El guanaco que no es doméstico se utiliza mayormente para producción de carne y se exporta a la

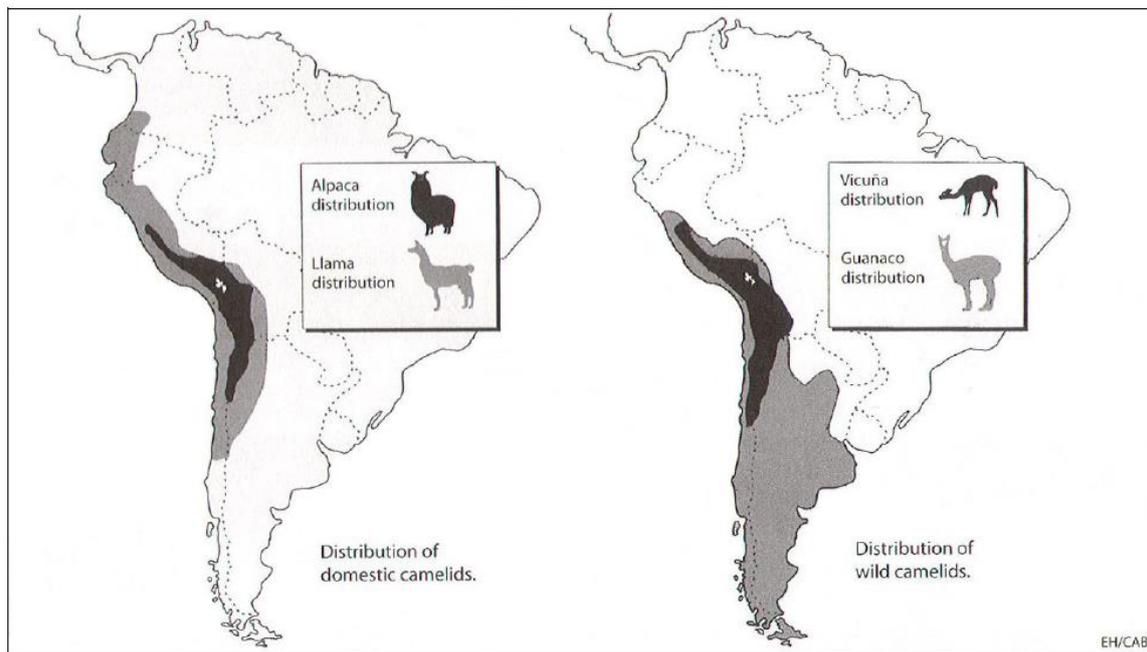


Figura 2: Distribución de los CAS en Sudamérica (de Hoffman, 2006).

En los países que existe explotación de CSA, ella depende casi exclusivamente de la alimentación con pastos naturales, cortos, duros y existentes en las zonas de gran altura, estas praderas se caracterizan por tener crecimiento y producción estacionaria, además de ser pobres en proteínas, esto repercute en los niveles productivos de los CSA, que en comparación con otras especies domésticas son bajas, tanto en producción de carne como en sus parámetros reproductivos y producción de fibra.

Resultados obtenidos por, demuestran que, al someter a la alpaca a planos nutritivos de mejor calidad mediante la alimentación con alfalfa, se obtiene diferencias significativas de peso de hembras y tuis (crías), con diferencias hasta de 20 kg en estos últimos a la edad de 3 años. Esto demuestra que la alpaca posee un potencial genético que se expresa cuando se le provee de una mejor alimentación. Esta respuesta también se observó en la producción de lana, la que se incrementó en longitud de mecha (2 cm adicionales), diámetro de la fibra (6,6 micras en promedio) y peso del vellón (0,6 kg adicionales por esquila en promedio). Estos datos demuestran que el vellón de alpaca puede mejorarse en su producción, al proveer a los animales de una buena alimentación.

Adicionalmente se observó que animales sometidos a alimentación con alfalfa no sufrieron timpanismo, esto marca una diferencia importante en relación al bovino y ovino que sufren timpanismo cuando consumen altos niveles de estos tipos de forraje.

1.4 La exportación de alpacas

Las primeras exportaciones en gran escala de alpacas de América del Sur a América del Norte se llevaron a cabo en 1983 y 1984. Desde entonces, ha habido grandes exportaciones desde América del Sur a Canadá, Australia, Reino Unido, Suiza, Nueva Zelanda, Polonia, los Países Bajos, Alemania, Francia, Italia, Suecia, Israel y Sudáfrica. Australia ha sido el principal país productor de alta calidad de lana fuera de América del Sur (Hoffman,2006). La población de alpacas en estos países está creciendo continuamente y, sigue creciendo en la medida que más personas se interesen en las alpacas.

1.5 Alpacas en Uruguay y estado actual de su conocimiento anatómico

Las alpacas solo existían en zoológicos en nuestro país, recientemente se han importado alpacas desde Chile a dos establecimientos agropecuarios situados en Migueles (Canelones). Otro establecimiento de tipo turístico se ubica en el departamento de Maldonado y sus alpacas proceden del sur de Argentina (Figura 3). Una descripción de las alpacas y llamas presentes en Uruguay se realizó recientemente (Pérez y König, 2016). Estos establecimientos y sus veterinarios se enfrentan a todas las dificultades que implican el manejo reproductivo, nutricional y sanitario de estos animales, siendo la necropsia todo un misterio para el veterinario, pues la anatomía de estos animales es escasamente conocida.



Figura 3: Alpacas adultas en un establecimiento de Maldonado.

Los camélidos no pueden ser entendidos si la única fuente de información y generalización deductiva son los Rumiantes domésticos. Por lo tanto, la extrapolación de los conocimientos de la vaca, oveja y la cabra resultarían inútiles para los CAS. En contraste los CVM y en especial el dromedario han sido estudiados en países africanos y árabes (Smuts y Bezuidenhout, 1987). En los CAS la información se encuentra mayormente restringida a la llama.



Figura 4: Alpaca adulta en Estancia siglo XX.

Las familias de Ruminantia y Camelidae tienen un gran y compartimentado estómago con extensa fermentación microbiana. Los rumiantes funcionales – los rumiantes filogenéticos así como los camélidos – combinan la fermentación pre intestinal con mecanismos peculiares de clasificación que aseguran que las partículas grandes de la digesta sean regurgitadas y rumiadas (Lechner-Doll y col., 1991, Dittmann y col., 2015). Este proceso de rumiación es una característica fisiológica obligatoria que facilita una reducción del tamaño de la partícula más eficiente y mayores eficiencias digestivas (Foose, 1982, Fritz y col., 2009, Clauss y col., 2015). En los rumiantes taxonómicos, esto también posibilita un alto ingreso voluntario de alimentos en comparación a los fermentadores preintestinales no rumiantes (Clauss y col., 2010). Sin embargo, en los camélidos, el ingreso de alimentos es generalmente más bajo que en los rumiantes taxonómicos lo cual también coincide con que tengan tasas metabólicas más bajas (Dittmann y col., 2014). Se ha especulado que una posible razón para la diferencia en la capacidad del procesamiento de los alimentos, podría estar basada en la diferencia morfofisiológica en el mecanismo de clasificación de las partículas del estómago

(Dittmann y col., 2015). En los rumiantes taxonómicos, existe una clara diferencia entre las regiones que contienen partículas grandes (el rumen y el retículo) y las que contienen sólo partículas pequeñas (desde el omaso en adelante), con el Ostium reticulo-omasal representando un umbral conciso (Clauss y col., 2009, Clauss y col., 2016). Por el contrario, la transición de las partículas mezcladas a sólo pequeñas parece ser más gradual en los camélidos, que se produce a lo largo de un determinado compartimiento del estómago tubular (el llamado C3)(Lechner-Doll y von Engelhardt, 1989).

La morfología del estómago de los camélidos es diferente de la de los rumiantes verdaderos. Los problemas con la definición y homologación de los compartimientos del estómago en camélidos con los rumiantes verdaderos han sido discutidos previamente(Vallenas y col., 1971, Langer, 1988). En camélidos, el estómago está compuesto por solo tres compartimientos(Vallenas y col., 1971, Langer, 1988, Clayton y col., 1996; Wang y col., 2000). Los primeros dos compartimientos son llamados C1 y C2. El C1 es la parte más grande y se conecta al pequeño Segundo compartimiento (C2). En contraste a los rumiantes taxonómicos, el C1 de los camélidos no está papilado, pero ambos C1 y C2 contienen áreas saculadas que no tienen contraparte directa en el retículorumen de los rumiantes taxonómicos (Vallenas et al., 1971). En términos de función, el C1 –como la mayor cámara de fermentación–ha sido comparado al rumen, mientras el C2 ha sido comparado al retículo(Vallenas y col., 1971, Langer, 1988).

Camelidae tienen un surco ventricular (en C2) que aparentemente tiene la misma función que el surco reticular de los rumiantes avanzados (Vallenas y col., 1971, Langer, 1988). El surco ventricular termina en un pasaje tubular al tercer compartimiento (C3), un compartimiento alargado y ligeramente dilatado en su parte proximal. La parte proximal de C3 ha sido vista como el equivalente del omaso, y la parte distal como el equivalente del abomaso de los rumiantes verdaderos(Vallenas y col., 1971, Wang y col., 2000), pero ambas partes de C3 forman un tubo común.

Los nombres de C1, C2 y C3 han sido usados por la mayoría de los autores(e.j. Cummings y col., 1972, von Engelhardt y Sallmann, 1972, Luciano y col., 1979, Yarbrough y col., 1995, Clayton y col., 1996; Van Hoogmoed y col., 1998, Wang y col., 2000).Galotta y col. (1994) usaron los términos proximal, intermedio y distal para C1, C2 y C3, y esta nomenclatura fue adoptada en un libro de texto de

Anatomía(Barone, 1997), pero los camélidos nunca fueron agregados a la Nomina Anatomica Veterinaria (2012).

Smuts y Bezuidenhout (1987) describieron la anatomía del estómago del dromedario (*Camelus dromedarius*), y Wang y col. (2000) el del camello bactriano (*Camelus bactrianus*). Vallenas y col. (1971) describieron la anatomía del estómago de dos llamas (*Lama glama*) y de un guanaco (*Lama guanicoe*), y Alzola y col. (2004) describieron la topografía y la morfología del estómago de la llama (*Lama glama*), pero a nuestro conocimiento, no hay artículos de las alpacas (*Vicugna pacos*) y vicuñas (*Vicugna vicugna*). En adición, no hay una descripción clara acerca de las conexiones y orificios de comunicación entre las diferentes partes del estómago de los Camelidae. Por lo tanto, la idea de este estudio es describir la anatomía del estómago de las alpacas.

2. OBJETIVOS

Objetivo General:

Generar conocimiento y describir la anatomía macroscópica del estómago de la alpaca (*Vicugna pacos*).

Objetivos Particulares:

- Realizar una descripción del estómago, incluyendo las comunicaciones entre las diferentes secciones.
- Realizar mediciones macroscópicas de peso y longitud de las diferentes partes del órgano, así como de sus orificios internos.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

Diez alpacas adultas, cinco de cada sexo, se obtuvieron de una población de alpacas de vida libre, que se encuentra en la "Estancia Siglo XX", Punta del Este, Uruguay (34.4°S 55.0°W). Basado en la apariencia externa de los cadáveres y rigor mortis, la muerte se había producido antes de 24 h al momento de la recogida de los animales. La causa de la muerte de los animales no fue determinada, pero no parece estar relacionada con el tracto digestivo. Los animales fueron congelados inmediatamente después de haber sido encontrados para realizar la disección posterior.

El peso corporal era de $43,1 \pm 7,3$ kg en los machos, $45,8 \pm 3,3$ kg en las hembras y $44,4 \pm 5,5$ kg para todos los animales. Para la disección, se incidió la pared abdominal ventral de cada animal, y se retiró el estómago después de seccionar el esófago justo antes del cardias, y el píloro justo antes del duodeno. El contenido del estómago se midió pesando el órgano sin abrir y se volvió a pesar después de haber sido abierto y vaciado de su contenido, enjuagado con agua y secado con toallas de papel; esto se realizó para todo el complejo del estómago, y para cada compartimiento individual. Se tomarán mediciones anatómicas siguiendo los procedimientos estándar para rumiantes (por ejemplo, Hofmann y col., 1995; Pérez y col., 2015; Sauer y col., 2016). Brevemente, el C1 se colocará en su lado izquierdo, y la altura y la longitud de C1 y C2, y la longitud de la curvatura de C3A y curvaturas de C3B se medirán con cinta de medición flexible. Para las mediciones precisas de las estructuras curvas, se utilizará en primer lugar un hilo flexible y luego el hilo se medirá mediante calibres.

El tracto intestinal se separará después de seccionar el píloro justo antes del duodeno, y se removerán sus mesos de la pared abdominal dorsal. El colon descendente se ligará justo antes de la entrada de la cavidad pélvica. Después de la eliminación de todos los mesos y otras serosas de conexión, las longitudes de las diferentes secciones del tracto intestinal en el lado anti-mesentérico se realizarán con una cinta de medición estándar. También se registrarán los pesos llenos y vacíos de las secciones intestinales. Se tomarán fotos con una cámara digital (Nikon D7100, Nikon Corporation, Tokio, Japón).

4. RESULTADOS

Estómago

El estómago estaba compuesto por los tres compartimientos clásicos de los Camelidae (Figs. 1, 2). El peso del complejo estómago lleno fue de $5,0 \pm 1,9$ kg. El C1 era el compartimiento más grande y pesaba $4,0 \pm 1,6$ kg lleno, y $0,8 \pm 0,2$ kg vacío. Éste tenía forma saculada y estaba compuesto por dos partes, partes craneal y caudal de C1. Su superficie parietal estaba en contacto con la pared abdominal izquierda y su superficie visceral estaba situada a la derecha en contacto con las otras vísceras. El C1 no mostraba surcos externos, y la característica más conspicua de la conformación exterior era la presencia de los sacos glandulares (Fig.). La mayor área de sacos glandulares estaba situada sobre la superficie visceral del saco caudal (Fig. 1).

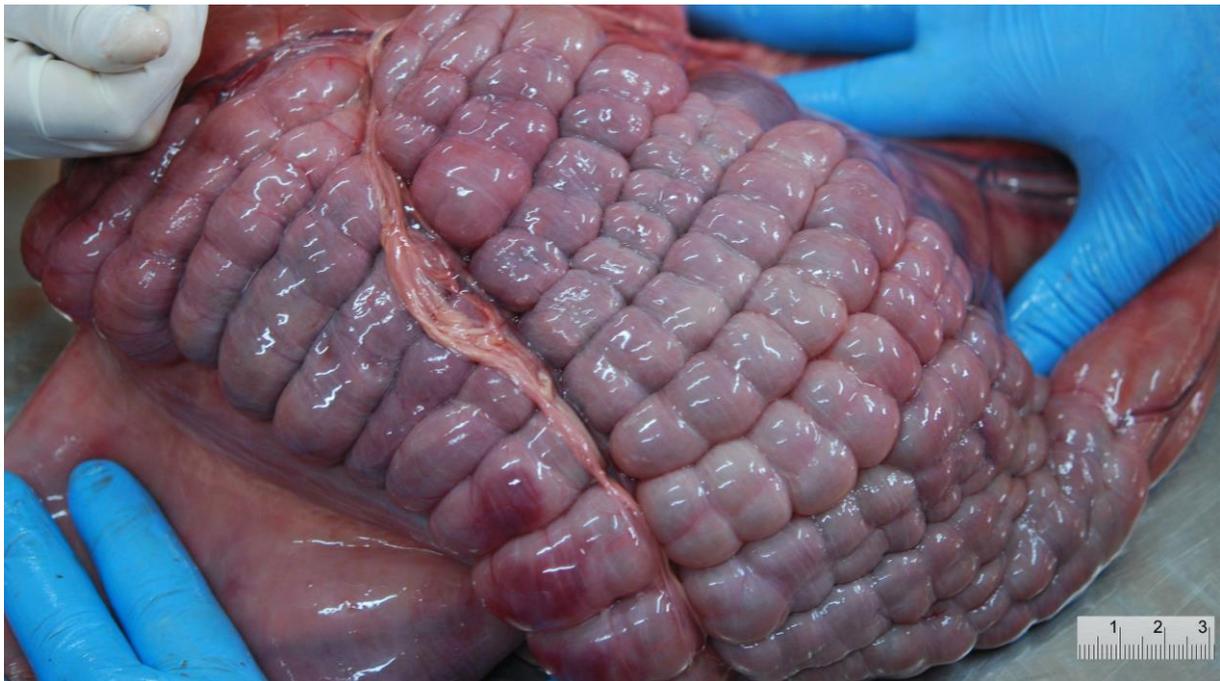


Figura 5: Sacos glandulares del C1 caudal

Las longitudes de los sacos craneal y caudal de C1 fueron $34,2 \pm 6,7$ cm y $35,1 \pm 4,3$ cm, respectivamente. La altura del C1 fue de $35,1 \pm 5,9$ cm. La distancia entre el cardias y el fin del saco caudal de C1 era de $37,5 \pm 6,5$ cm. El cardias se abría en la parte craneal derecha del C1 caudal, cerca del orificio que conducía al C2.

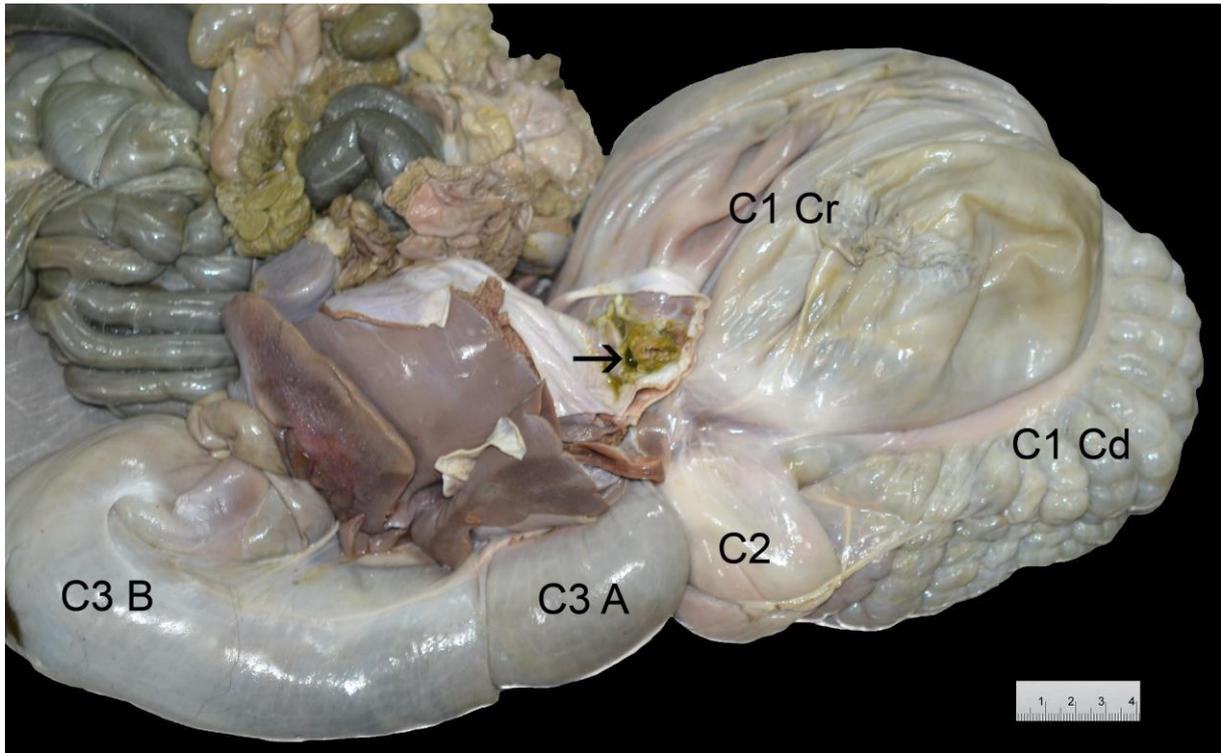


Figura 6: Vista aislada del tracto gastrointestinal de la alpaca. C1 D: Primer compartimiento gástrico C1 dorsal; C1 V: Primer compartimiento gástrico C1 ventral; C2: Segundo compartimiento gástrico C2; C3A y C3B: Partes proximal y distal del tercer compartimiento gástrico C3.

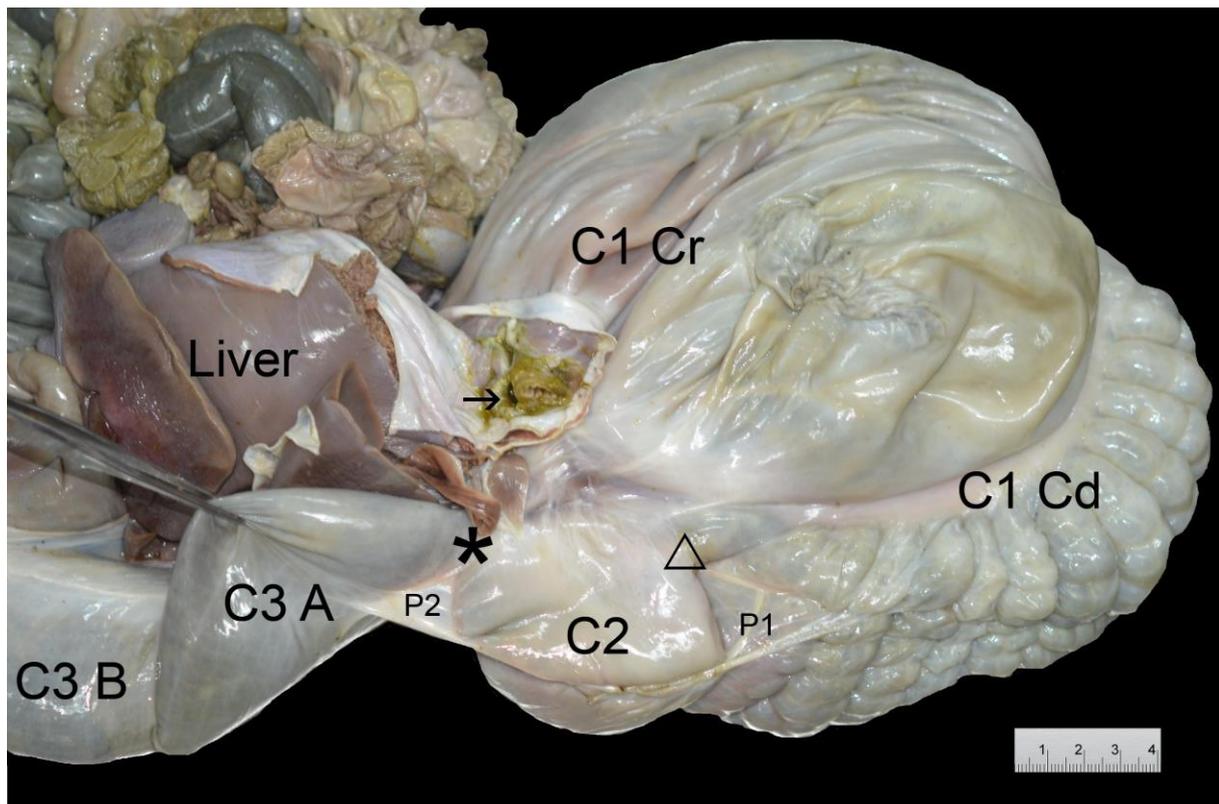


Figura 7: Vista aislada del tracto gastrointestinal de la alpaca que muestra la posición externa de los orificios de C2 y pliegues peritoneales que delimitó C2. C1 D: Primer compartimiento gástrico C1 dorsal; C1 V: Primer compartimiento gástrico C1 ventral; C2: Segundo compartimiento gástrico C2; C3A y C3B: Partes proximal y distal del tercer compartimiento gástrico C3; Triángulo: Posición del orificio entre C1V y C2; * Posición del orificio entre C2 y C3A; P1: pliegue peritoneal entre C1V y C2; P2: pliegue peritoneal entre C2 y C3A.

El C2 era el más pequeño de los tres compartimientos del estómago (Figs. 1, 2). Los pesos lleno y vacío de C2 fueron 147 ± 38 g y 73 ± 40 g, respectivamente. La altura y la longitud craneocaudal de C2 fueron $10,4 \pm 2,3$ cm y $12,4 \pm 3,5$ cm, respectivamente. Mientras la transición de C2 a C3 fue evidente en el aspecto exterior del estómago, la transición de C1 a C2 fue menos evidente (Figs. 6, 7). Externamente, C2 estaba en contacto con el saco glandular del C1 caudal, y ambas partes estaban unidas por un pequeño pliegue seroso (Fig. 7, P1). En adición, el C2

estaba unido a la parte proximal de C3 (C3a) por otro pliegue seroso similar (Fig. 7, P2).

La parte tubular del estómago (C3) estaba compuesta de dos partes (proximal y distal). La parte proximal era la parte inicial dilatada y la parte distal era la subsecuente parte elongada (Fig. 6). La parte proximal de C3 era el compartimiento gástrico más pequeño. Su altura era de 8.7 ± 1.6 cm, y su longitud craneocaudal de $13,1 \pm 2,7$ cm. La curvatura de la parte proximal de C3 medía $22,1 \pm 5,1$ cm. Para la parte distal de C3 las longitudes de las curvaturas mayor y menor fueron $52,5 \pm 10,3$ cm y $24,6 \pm 4,0$ cm, respectivamente. Los pesos lleno y vacío de la totalidad del C3 fueron 843 ± 279 g y 210 ± 59 g, respectivamente.

Internamente, C1 estaba estructurado por pilares y las áreas de los sacos glandulares (Fig. 9); el C2 estaba también caracterizado por la presencia de una densa red de trabéculas que formaban áreas de sacos glandulares (Figs. 10, 11, 12).

El orificio entre C1 y C2 era comparativamente pequeño, y medía $3,2 \pm 0,3$ cm de ancho y $4,2 \pm 0,3$ cm de altura (Figs. 9, 11). Sin embargo, esta abertura aún aparecía grande cuando se comparaba al pequeño canal que unía el C2 al C3 con un diámetro de aproximadamente $2,2 \pm 0,7$ cm. Ambos orificios estaban posicionados sobre lados opuestos en la parte dorsal del C2 (Figs. 8, 9, 11). En C2 había también una estructura como labio muscular (surco gástrico) extendido a través del C2 y originándose en el cardias del C1 y que terminaba en el orificio entre C2 a C3 (Fig. 10). En la parte proximal del C3, los remanentes de este labio muscular del surco gástrico aún eran visibles (Fig. 8). Finalmente, en la parte distal del C3 había un torus pilórico (Fig.13).

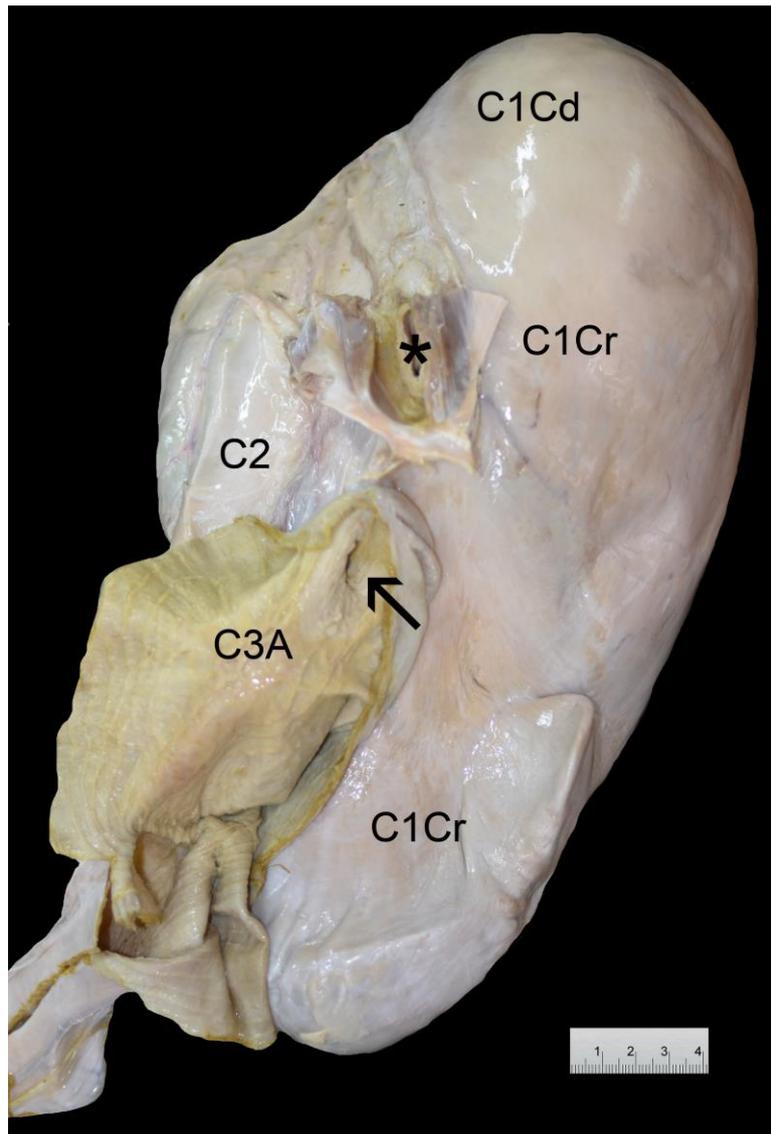


Figura 8: Vista dorsal del estómago aislado de la alpaca. C1 Cr: C1 craneal; C1 Cd: C1 caudal; *: Cardias; Flecha: Orificio entre C2 y C3.

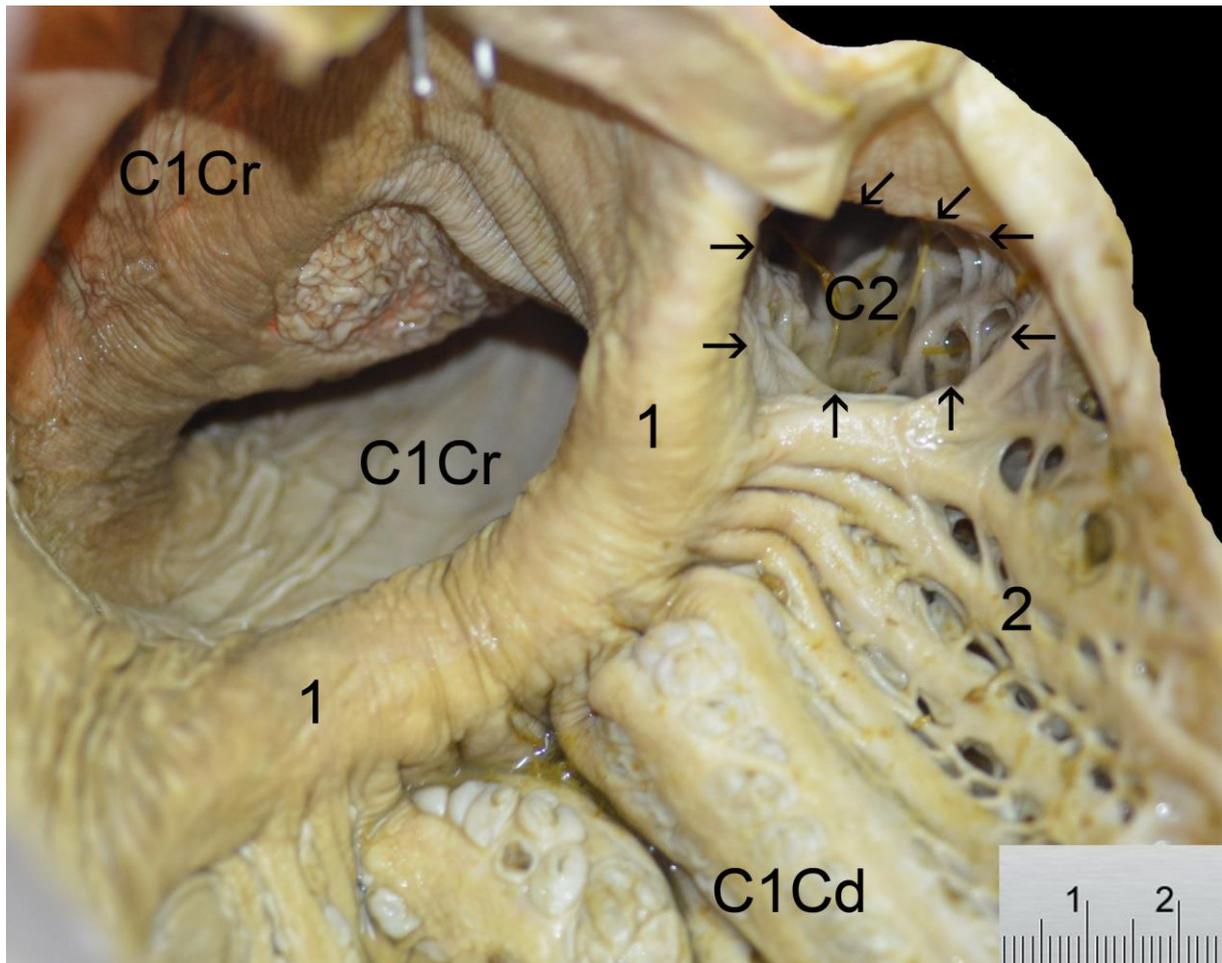


Figura 9: Vista craneal interna del estómago de la alpaca. 1: Pilar entre C1 craneal y C1 caudal; 2: Sacos glandulares de C1 caudal; Flechas: Borde del orificio entre C1 y C2.

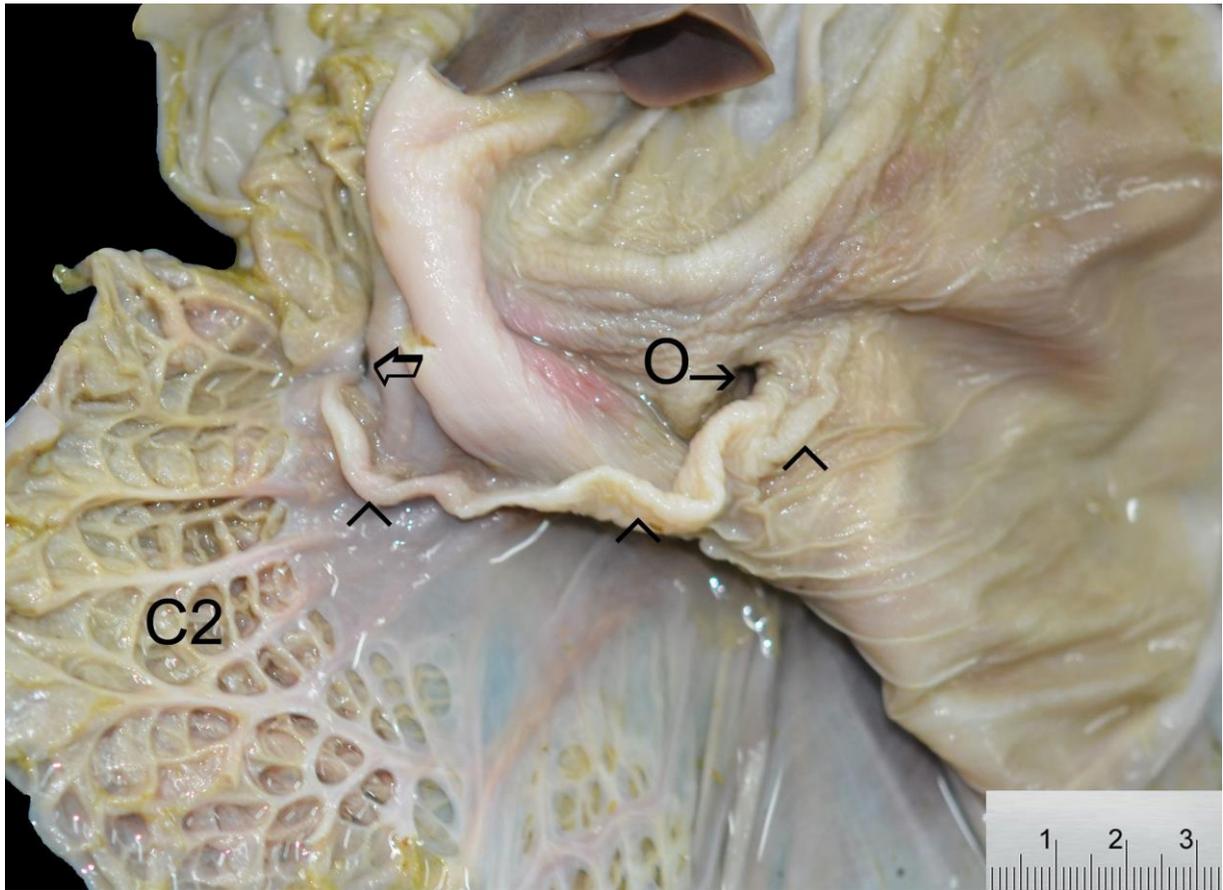


Figure 10: Vista interna de la parte craneal de C1 y C2. C1 V: Primer compartimento gastrico C1 ventral; C2: Segundo compartimento gastrico C2; Flecha: Orificio entre C2 yC3A (reticulo-omasal);

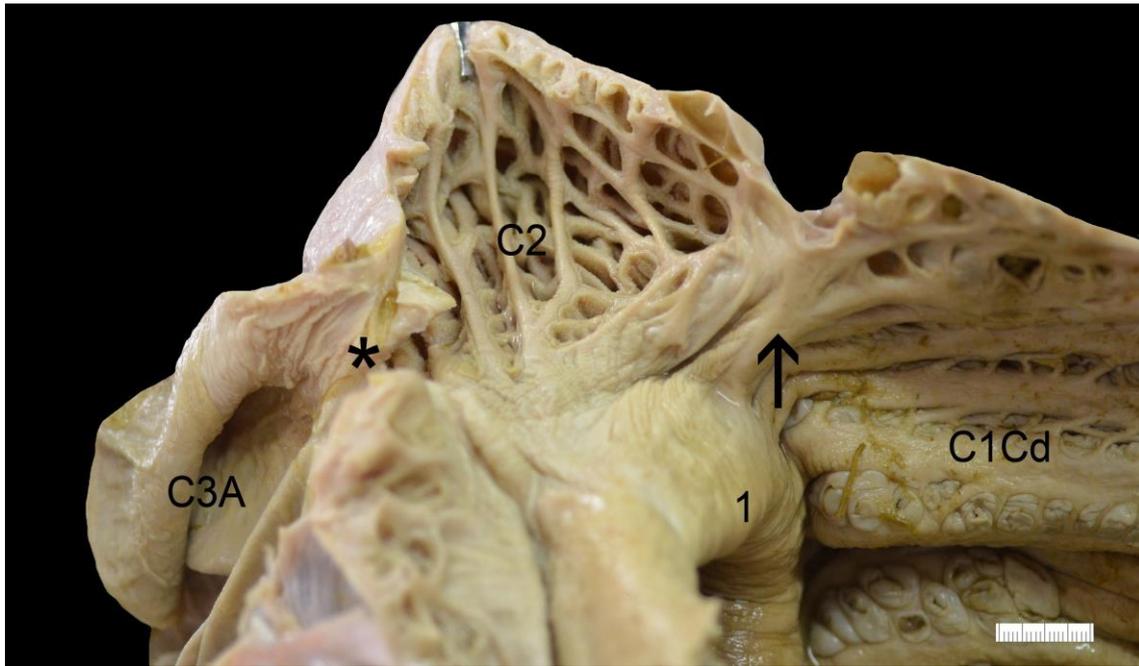


Figura 11: Vista interior de C1 caudal (C1 Cd), C2 y C3 A. 1: Pilar de C1; Flecha: Orificio entre C1 y C2; *: Orificio entre C2 y C3.



Figura 12: Vista interior de C2.

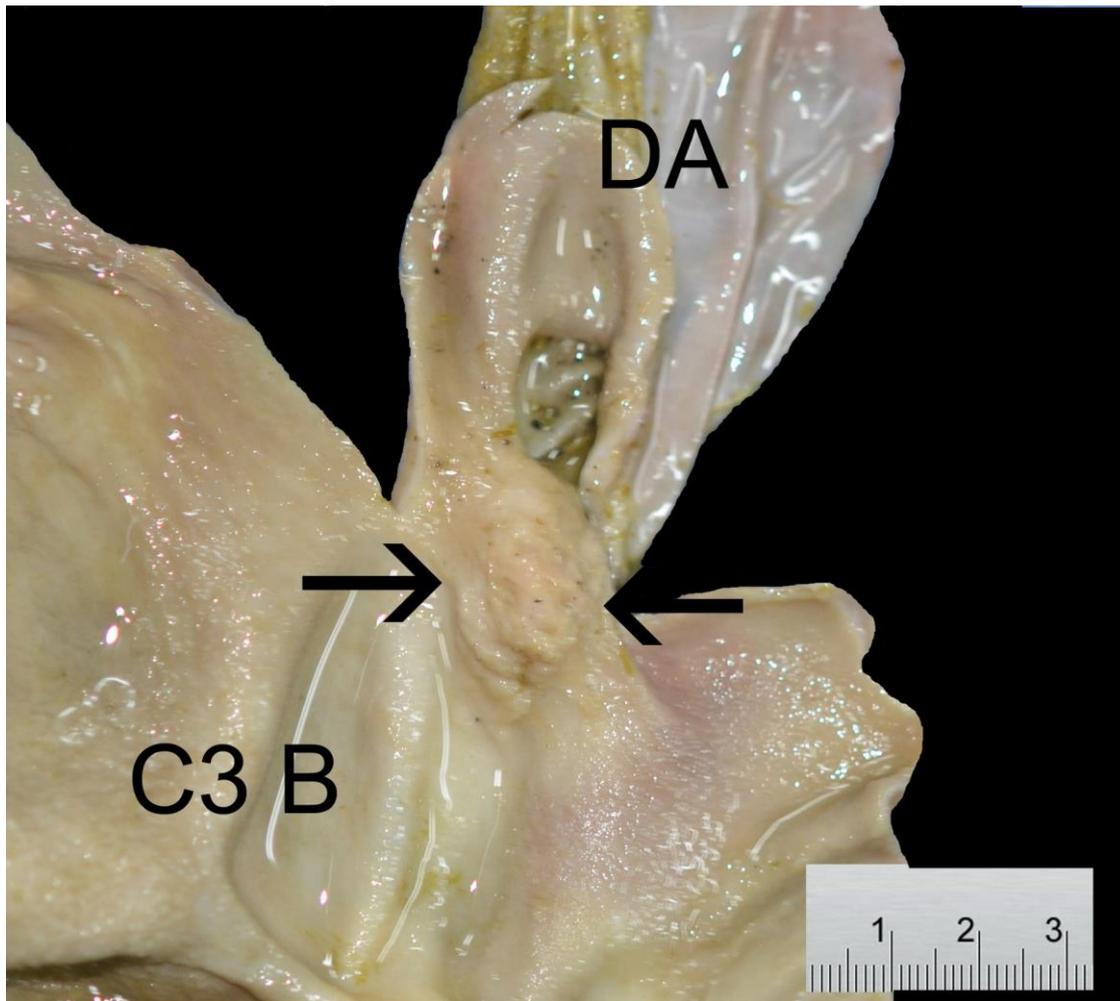


Figura 13: Interior de la parte distal de C3 B y la ampolla duodenal (DA) mostrando el torus pilórico (flechas) de una alpaca.

5. DISCUSIÓN

En el mejor de nuestros conocimientos, esta es la primera descripción anatómica del estómago de la alpaca, y nosotros agregamos medidas originales para futuras evaluaciones comparativas. En particular, nuestros hallazgos pueden ser ligados a la observación de que los camélidos no alcanzan los mismos niveles de ingreso alimenticio que los rumiantes taxonómicos (Dittmann y col., 2014).

En amplios términos, los tres compartimientos del estómago de los camélidos pueden ser funcionalmente comparados al rumen, retículo y omaso - abomaso de los rumiantes taxonómicos (Clauss y Hofmann, 2014). Similar al rumen, el C1 es la mayor localización de la digestión fermentativa, con la típica estratificación de los contenidos ruminales (Clauss y col., 2009, Hummel y col., 2009) que también ha sido descrita cualitativamente en camélidos (Vallenas y col., 1971), incluyendo su visualización por tomografía computada (Stieger-Vanegas y Cebra, 2013). Aunque las contracciones del estómago muestran diferencias cualitativas entre los rumiantes y camélidos que corresponden a las diferencias anatómicas (Lechner-Doll y col., 1995), no hay indicación de que las diferencias en la motilidad pueden ser ligadas a una baja capacidad de procesamiento alimenticio en los camélidos.

El C2 ha sido considerado ser similar al retículo, como la localización de la separación de partículas, de acuerdo a su flotabilidad; Vallenas y col. (1971) estableció que es similar al retículo, este compartimiento siempre contiene contenidos relativamente líquidos (Clauss y col., 2009, Hummel y col., 2009). Finalmente, similar al omaso, la parte proximal del C3 ha mostrado reabsorber una gran cantidad de fluido (von Engelhardt y col., 1979). Sin embargo, la similitud en términos de distribución de fluidos y reabsorción de fluidos, considerada típicamente un requisito previo para el mecanismo de clasificación de partículas, no es aparentemente igual a los rumiantes taxonómicos (Lechner-Doll y von Engelhardt, 1989).

Potencialmente, una diferencia importante en la morfología general del proventrículo es la disposición de la segunda cámara cuando se compara a la primera. Mientras en los rumiantes taxonómicos, el retículo está localizado a lo largo y en línea con el eje mayor del rumen, cranealmente a él, el C2 no está alineado con el eje mayor del C1 en los camélidos. En los rumiantes, la abertura de conexión (el *Ostium rumino-*

reticulare) es claramente de mayor tamaño, con 9 x 5.5 cm en el antílope jeroglífico o bosbok (*Tragelaphus scriptus*) o 7 x 4 cm en el redunca (*Redunca redunca*) (comparables en masa corporal a las alpacas de este estudio, con una abertura entre C1 y C2 de 3 x 4 cm), y aproximadamente 22 x 8 cm en el búfalo africano (Hofmann, 1973). Actualmente, el tamaño de la abertura entre C1 y C2 en alpacas es de tamaño similar al Ostium rumino-reticulare en los dicdics (*Madoqua* spp.) o el suni (*Neotragus moschatus*) (Hofmann, 1973), algunas de las especies más pequeñas de rumiantes. Vallenas et al. (1971) ya observó que el C2 tiene una posición fuera de línea y que aparece relativamente separado del C1. Comparado al proventrículo de los rumiantes, el proventrículo de los camélidos contiene un cuello de botella entre C1 y C2, el cual puede ser una razón de por qué los camélidos no pueden procesar las altas cantidades de alimento que si pueden los rumiantes taxonómicos. La abertura entre el C2 y C3, con diámetros de 22-31 mm, es de dimensiones similares al *Ostium reticulo-omasale* de los rumiantes de tamaño corporal comparable, siendo de 20 mm en el impala (*Aepyceros melampus*) a 40 mm en el búfalo africano (Hofmann, 1973). Una hipótesis originada de la comparación de las aberturas en el presente estudio es que debido a la pequeña conexión entre el C2 y C1, y debido a que ambas, la abertura entre C2 y C1 y la abertura entre C2 y C3 están cercanas y en posición dorsal, las partículas grandes pueden más fácilmente y erróneamente pasar al C3 durante las contracciones del C2, mientras en los rumiantes similar situación es menos probable de ocurrir debido a la gran diferencia de tamaño y la diferente disposición del *Ostium rumino-reticulare* y el *Ostium reticulo-omasale*.

Para concluir, los resultados de este estudio dan evidencia desde la anatomía macroscópica sobre la capacidad potencial menor del Estómago para procesar altas cantidades de alimento con un apropiado mecanismo de separación de las partículas como en los rumiantes taxonómicos.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Alzola, R. H., Ghezzi, M. D., Gimeno, E. J., Lupidio, M. C., Castro, A. N., Rodriguez, J. A. (2004) Topography and morphology of the llama (*Lama glama*) stomach. *International Journal of Morphology*, 22: 155-164.
2. Barone, R. (1997) Anatomie comparée des mammifères domestiques. Splanchnologie I. Appareil digestif, appareil respiratoire. Paris: Vigot Frères. 32: 291-383
3. Clauss, M., Fritz, J., Bayer, D., Nygren, K., Hammer, S., Hatt, J.-M., Südekum, K.-H., Hummel, J. (2009) Physical characteristics of rumen contents in four large ruminants of different feeding type, the addax (*Addax nasomaculatus*), bison (*Bison bison*), red deer (*Cervus elaphus*) and moose (*Alces alces*). *Comparative Biochemistry and Physiology Series A*, 152: 398-406.
4. Clauss, M., Fritz, J., Tschuor, A., Braun, U., Hummel, J., Codron, D. (2016) Dry matter and digesta particle size gradients along the goat digestive tract on grass and browse diets. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 101 (1): 61-69.
5. Clauss, M., Hofmann, R. R. (2014) The digestive system of ruminants, and peculiarities of (wild) cattle. En: Melletti, M. , Burton , J. Ecology, evolution and behaviour of wild cattle: implications for conservation, Cambridge , Cambridge University. 3: 57-62
6. Clauss, M., Hume, I. D., and Hummel, J. (2010) Evolutionary adaptations of ruminants and their potential relevance for modern production systems. *Animal*, 4: 979-992.
7. Clauss, M., Steuer, P., Erlinghagen-Lückerath, K., Kaandorp, J., Fritz, J., Südekum, K.-H., Hummel, J. (2015) Faecal particle size: digestive physiology meets herbivore diversity. *Comparative Biochemistry and Physiology Series A*, 179: 182-191.
8. Clayton, H. M., Flood, P. F., Mandeville, D., Farrow, C. (1996) Color atlas of large animal applied anatomy. Saskatchewan, Saskatoon, Canada. Mosby-Wolfe. 152: 120-140.
9. Cummings, J. F., Munnell, J. F., Vallenas, A. (1972) The mucigenous glandular mucosa in the complex stomach of two New World camelids, the llama and guanaco. *Journal of Morphology*, 137: 71-109.
10. Dittmann, M. T., Hummel, J., Runge, U., Galeffi, C., Kreuzer, M., Clauss, M. (2014) Characterising an artiodactyl family inhabiting arid habitats by its metabolism: low

- metabolism and maintenance requirements in camelids. *Journal of Arid Environment*, 107: 41-48.
11. Dittmann, M. T., Runge, U., Ortmann, S., Lang, R. A., Moser, D., Galeffi, C., Schwarm, A., Kreuze R, M., Clauss, M. (2015) Digesta retention patterns of solutes and different-sized particles in camelids compared with ruminants and other foregut fermenters. *Journal of Comparative Physiology, series B*, 185: 559-573.
 12. Foose, T. J. (1982) Trophic strategies of ruminant versus nonruminant ungulates. PhD Thesis, University of Chicago, 337p.
 13. Fritz, J., Hummel, J., Kienzle, E., Arnold, C., Nunn, C., Clauss, M. (2009) Comparative chewing efficiency in mammalian herbivores. *Oikos*, 118: 1623-1632.
 14. Galotta, D. R., Galotta, J. M., Márquez, S. G. (1994) Proposiciones relativas a la nomenclatura de los compartimientos del estómago de los camélidos sudamericanos. *Revista de Ciencias Agrarias y Técnicas Alimentarias Universidad Católica Argentina*, 11: 10-17.
 15. Hofmann, R. R. (1973) The ruminant stomach. Stomach structure and feeding habits of East African game ruminants. Nairobi, East African Literature Bureau, 354p.
 16. Hofmann, R. R. (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78: 443-457.
 17. Hofmann, R. R., Knight, M. H., Skinner, J. D. (1995) On structural characteristics and morphophysiological adaptation of the springbok (*Antidorcas marsupialis*) digestive system. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 50: 125-142.
 18. Hummel, J., Südekum, K.-H., Bayer, D., Ortmann, S., Hatt, J.-M., Streich, W. J., Clauss, M. (2009) Physical characteristics of reticuloruminal contents of cattle in relation to forage type and time after feeding. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 93: 209-220.
 19. König, H. E., Liebich, H. G. (2015) *Anatomie der Haussäugetiere: Lehrbuch und Farbatlas für Studium und Praxis*. Stuttgart: Schattauer Verlag. 790p.
 20. Langer, P. (1988) The mammalian herbivore stomach. Stuttgart/New York: Gustav Fischer Verlag. 557: 507-552
 21. Lechner-Doll, M., Kaske, M., Von Engelhardt, W. (1991) Factors affecting the mean retention time of particles in the forestomach of ruminants and camelids. En: *Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants*. En: Tsuda, T. , Sasaki, Y. and Kawashima, R. San Diego CA, Academic Press. 503: 455-482

22. Lechner-Doll, M., Von Engelhardt, W. (1989) Particle size and passage from the forestomach in camels compared to cattle and sheep fed a similar diet. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 61: 120-128.
23. Lechner-Doll, M., Von Engelhardt, W., Abbas, H. M., Mousa, L., Luciano, L., Reale, E. (1995) Particularities in forestomach anatomy, physiology and biochemistry of camelids compared to ruminants. En: Tisserand, JL. *Elevage et alimentation du dromadaire—Camel production and nutrition. Options méditerranéennes, Serie B:Etudes et Recherches Nr 13*, ed. Paris, CIHEAM. 19-32
24. Luciano, L., Voss-Wermbter, G., Behnke, M., Von Engelhardt, W., Reale, E. (1979) The structure of the gastric mucosa of the llamas (*Lama guanicoe* and *Lama lamae*) forestomach. *Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch*, 125: 519-549.
25. Pérez, W., Clauss, M., Ungerfeld, R. (2008) Observations on the macroscopic anatomy of the intestinal tract and its mesenteric folds in the pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*). *Anatomia Histologia Embryologia*, 37: 317–321.
26. Pérez, W., Erdogan, S., Ungerfeld, R. (2015) Anatomical study of the gastrointestinal tract in free-living Axis deer (*Axis axis*). *Anatomia Histologia Embryologia*, 44: 43-49.
27. Rübsamen, K., Von Engelhardt, W., 1975: Water metabolism in the llama. *Comparative Biochemistry and Physiology Series A*, 52: 595-598.
28. San Martín, F. (1994) Avances y alternativas de alimentación para los camélidos sudamericanos. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 7(2). Disponible en: <http://www.sisbib.unmsm.edu.pe/BVRevistas/veterinaria/veterinaria.htm>. Fecha de consulta: 25/01/2017.
29. Sauer, C., Bertelsen, M. F., Lund, P., Weisbjerg, M. R., Clauss, M. (2016) Quantitative macroscopic anatomy of the giraffe (*Giraffa camelopardalis*) digestive tract. *Anatomia Histologia Embryologia* 45(5): 338-349.
30. Smuts, M. M. S., Bezuidenhout, A. J. (1987) *Anatomy of the dromedary*. Oxford: Oxford University Press. 244p
31. Stieger-Vanegas, S. M., Cebra, C. K. (2013) Contrast-enhanced computed tomography of the gastrointestinal tract in clinically normal alpacas and llamas. *Journal of American Veterinary Medical Association*, 242: 254-260.
32. Vallenás, A., Cummings, J. F., Munnell, J. F. (1971) A gross study of the compartmentalized stomach of two New-World camelids, the llama and guanaco. *Journal of Morphology*, 134: 399-424.

33. Van Hoogmoed, L., Roberts, G., Snyder, J. R., Yarbrough, T. B. (1998) Use of computed tomography to evaluate the intestinal tract of adult llamas. *Veterinary Radiologic and Ultrasound*, 39: 117-122.
34. Nomina anatomica Veterinaria (2012) Revised 5th edn. International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature (I.C.V.G.A.N.) Disponible en: http://www.wava-amav.org/Downloads/nav_2012.pdf.
35. Von Engelhardt, W., Ali, K. E., Wipper, E. (1979) Absorption and secretion in the tubiform forestomach (compartment 3) of the llama. *Journal of Comparative Physiology*, 132: 337-341 Fecha de consulta: 2/02/2017
36. Von Engelhardt, W., Sallmann, H. P. (1972) Resorption und Sekretion im Pansen des Guanako (*Lama guanacoe*). *Zentralblatt für Veterinärmedizin A*, 19: 117-132.
37. Wang, J. L., Lan, G., Wang, G. X., Li, H. Y., Xie, Z. M. (2000): Anatomical subdivisions of the stomach of the Bactrian camel (*Camelus bactrianus*). *Journal of Morphology*, 245: 161-167.
38. Woodall, P. F., Skinner, J. D. (1993) Dimensions of the intestine, diet and faecal water loss in some African antelope. *Journal of Zoology*, 229: 457-471.
39. Yarbrough, T. B., Snyder, J. R., Harmon, F. A. (1995) Laparoscopic anatomy of the llama abdomen. *Veterinary Surgery*, 24: 244-249.