



**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE VETERINARIA**

**“ANATOMÍA GASTROINTESTINAL DEL CIERVO DAMA (*DAMA DAMA*,
LINNAEUS 1758)”**

Por:

Valeria Cristina AGUIRRE PINO

María Isabel CORREA CEDRÉS

Nadia Camila DOS SANTOS LÓPEZ

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

Doctor en Ciencias Veterinarias.
Orientación: Medicina Veterinaria

MODALIDAD: Ensayo experimental

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2019**

PÁGINA DE APROBACIÓN

Presidente de Mesa:

.....
Dra. Dellis Dos Santos

Segundo Miembro (Tutor):

.....
Dra. Noelia Vázquez

Tercer Miembro:

.....
Dr. William Pérez

Fecha:

28 de marzo de 2019

Autores:

.....
VALERIA AGUIRRE

.....
ISABEL CORREA

.....
CAMILA DOS SANTOS

AGRADECIMIENTOS

-Al personal del Parque Medina, Zoológico de San Carlos, Maldonado, por el material para realizar dicho estudio.

-A nuestra tutora Dra. Noelia Vázquez, y al Dr. William Pérez, por guiarnos en el proceso y ayudarnos a concretar este trabajo.

-A los docentes Dr. Pablo Malet y Dra. Grazziana Cigliuti por la motivación que nos brindaron y el aporte invaluable a nuestra carrera.

-A nuestros familiares y amigos por el apoyo durante todos estos años.

TABLA DE CONTENIDO

Página

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	2
AGRADECIMIENTOS.....	4
LISTA DE FIGURAS.....	6
RESUMEN.....	7
SUMMARY.....	8
1.INTRODUCCIÓN.....	9
1.1 Rumiantes y estudios del aparato digestivo de los rumiantes silvestres.....	9
1.2 Clasificación en grupos alimentarios y anatomía digestiva de los rumiantes.....	10
1.3 Características de la especie a estudiar y su situación.....	18
1.4 Importancia del conocimiento de la anatomía del aparato digestivo y estado actual del conocimiento anatómico en el ciervo Dama.....	20
2.OBJETIVOS.....	21
2.1 Objetivo general.....	21
2.2 Objetivos particulares.....	21
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
3.1 Animales a utilizar.....	22
3.2 Métodos de estudio.....	22
3.3 Nomenclatura.....	23
3.4 Estadística.....	23
3.5 Consideración de aspectos éticos.....	23
4.RESULTADOS.....	24
5.DISCUSIÓN.....	33
6. BIBLIOGRAFÍA.....	36

LISTA DE FIGURAS

Página

Fig.1: Rumen de un rumiante pastoreador (Addax).....	12
Fig.2: Testeo de la estratificación mediante la papilación ruminal.....	13
Fig.3: Rumen de un rumiante ramoneador (Corzo).....	13
Fig.4: Comparación de la mucosa reticular de un rumiante pastoreador y uno ramoneador.	14
Fig.5: Fotos de la mucosa reticular.....	15
Fig.6: Estómago de rumiantes de dos especies salvajes y dos domésticas.....	16
Fig.7: Ciervos Dama machos del zoológico de San Carlos, Maldonado.....	19
Fig.8: Ciervo Dama macho del zoológico de San Carlos, Maldonado.....	19
Fig.9: Ciervos Dama machos del zoológico de San Carlos, Maldonado.....	20
Fig.10 A: Vista lateral derecha del estómago del Dama dama.....	24
Fig.10 B: Vista lateral izquierda del estómago del Dama dama.....	25
Fig.11: Distintas vistas interiores del rumen.....	26
Fig.12: Papilas del saco ventral del rumen.....	27
Fig.13: Vista interior del retículo.....	28
Fig.14: Crestas reticulares.....	29
Fig.15: Surco reticular.....	30
Fig.16: Pliegue ileocecal.....	31
Fig.17: Intestino aislado.....	32

RESUMEN

La anatomía macroscópica del estómago e intestino del *Dama dama* adulto, una especie de ciervo considerada de alimentación intermedia, fue observada y registrada. Diez ciervos dama adultos de ambos sexos, fueron usados y estudiados mediante disección simple. Las papilas ruminales estaban distribuidas de forma desigual en la superficie general del rumen y eran más largas y abundantes en el atrio. Los pilares ruminales no tenían papilas. No se encontraron pilares dorsales y los pilares coronarios ventrales estaban conectados. El retículo fue el tercer compartimento en tamaño y la altura máxima de las crestas reticulares fue de 1.0mm. Las *celdillas reticulares* no estaban divididas y raramente contenían crestas secundarias, no había *papila unguiculiformes*. El omaso fue el compartimento gástrico más pequeño. El abomaso tenía alrededor de doce pliegues espirales y presentaba un pequeño *torus pilórico*. La papilación intraruminal fue similar a la de aquellas especies que incluyen una mayor proporción de pasturas en su dieta natural. El hallazgo de crestas reticulares pequeñas es típico de los rumiantes ramoneadores y coincidió con información recabada en otros ciervos. En términos de medidas de longitud, la relación entre intestino delgado e intestino grueso fue 1.69; colocándose por debajo del “rango del ramoneador”. Concluimos que el tracto gastrointestinal del ciervo dama reflejó similares características de ambos tipos de rumiantes: ramoneadores y pastoreadores, por lo tanto, lo podemos clasificar dentro del nicho alimentario “intermedio”.

SUMMARY

The macroscopic anatomy of the stomach and intestines of adult fallow deer (*Dama dama*), a cervid species considered intermediate/mixed feeder, was observed and recorded. Nine adult wild axis deers of both sexes were used and studied by simple dissection. The ruminal papillae were distributed unevenly in the overall area of the inner surface of rumen, and primarily were more large and abundant within the atrium. The ruminal pillars had no papillae. No dorsal coronary pillars were found and the ventral coronary pillars are connected. The reticulum was the third compartment in size and the maximum height of the reticular crests were 1.0 mm. The *Cellulae reticuli* were not divided and rarely contained secondary crests. There were no *Papillae unguiculiformes*. The omasum was the smallest gastric compartment. The abomasum had about twelve *spiral plicae*, and a small *pyloric torus* was present. The intraruminal papillation was similar to those species that are characterized by a higher proportion of grass in their natural diet. The finding of the small reticular crests is typical for browser ruminants and was coincident with data reported for other deer. The comparative ratio of the small intestine to the large intestine was 1.69, in terms of length measurements in axis deer and appears below of the 'browser range'. We concluded that the gastrointestinal system of axis deer reflected similar morphological characteristics of the both types of ruminants: browser and grazer and we consider it as an intermediate feeder.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Rumiantes y estudios del aparato digestivo de los rumiantes silvestres

El suborden Ruminantia incluye 6 familias: Antilocapridae, Bovidae, Cervidae, Giraffidae, Moschidae y Tragulidae. 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 cerca 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. Los rumiantes se encuentran en desiertos, en regiones cubiertas de nieve profunda durante el invierno, y en densos y exuberantes bosques tropicales; toleran los extremos climáticos y las variaciones estacionales del clima, pudiendo sobrevivir a períodos de escasez de forraje y agua. Las diversas especies de rumiantes han desarrollado una amplia gama de estrategias anatómicas, fisiológicas, y de comportamiento entre otras para adaptarse a su hábitat.

El conocimiento científico actual del complejo sistema digestivo de los rumiantes se basa principalmente en las especies ganaderas que se han estudiado. Este conocimiento 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 por los rumiantes. En comparación, la información sobre la anatomía y fisiología del aparato digestivo de los rumiantes silvestres es limitada, y para muchas especies, ni siquiera las mediciones más simples, como la longitud intestinal, están disponibles.

La diversidad ecológica y del recurso vegetal sumada a la larga historia evolutiva de los rumiantes ha determinado diferencias anatómicas en el aparato digestivo que se corresponden con diferencias en la dieta natural y que se han descrito desde hace mucho tiempo (Garrod, 1877; Neuville y Derscheid, 1929; Hofmann, 1973). 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).

1.2 Clasificación en grupos alimentarios y anatomía digestiva en los rumiantes

Las diferencias en la anatomía del aparato digestivo entre las especies de rumiantes fueron sistemáticamente investigadas en la segunda mitad del siglo XX 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 en detalle muchas especies de rumiantes de cuatro continentes, mayormente de África y Europa. Este autor a partir de análisis en conjunto con fisiólogos y nutricionistas observó diferencias morfológicas entre tres tipos de rumiantes e hipotétizó consecuentes diferencias fisiológicas las cuales están englobadas en una hipótesis morfofisiológica que clasifica a los rumiantes dentro de un sistema flexible y superponible de tres categorías o nichos alimentarios: los “pastoreadores”, los “ramoneadores” y los “intermedios”, este último grupo con características de los dos primeros.

De aproximadamente 150 especies de rumiantes relevadas por Hofmann (directa o indirectamente estudiadas por su grupo), 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 de rumiantes son morfofisiológicamente intermedias (IM) entre los dos grupos extremos; practican un marcado grado de selectividad del forraje. Estas especies eligen una mezcla en la dieta, pero evitando el alimento fibroso tanto como sea posible, en forma oportunista según las fluctuaciones estacionales de la calidad del forraje. La cabra doméstica y el ciervo rojo pertenecen a este grupo.

Esta clasificación de los rumiantes en nichos alimentarios ha sido usada mundialmente por los científicos (revisado en Clauss y col, 2008 a) e incluida en los libros de texto (Van Soest, 1994; Karasov y Martínez del Río, 2007; Robbins, 2012). No obstante, hay muchas limitaciones a la clasificación de Hofmann por lo que el concepto ha sido criticado. En la mayoría de los trabajos no registró el peso corporal dando promedios obtenidos de la literatura. Las descripciones anatómicas que realizó son superficiales, en su mayoría con material fotográfico de baja

calidad, con pocos datos de mediciones, y ninguna evaluación estadística, lo que hace difícil la evaluación por potenciales seguidores (Clauss y col., 2003). La mayoría de sus hipótesis fisiológicas permanecen sin testar (Gordon y Illius, 1994; Robbins y col., 1995; Pérez-Barbería y col., 2001). El hecho de que los rumiantes ramoneadores alojados en zoológicos padezcan diversas patologías digestivas y metabólicas cuando son alimentados como si fueran pastoreadores (por ejemplo, jirafas alimentadas como vacas exclusivamente con alfalfa y ración) soporta el concepto de que existen grandes diferencias en la estrategia digestiva de los ramoneadores y pastoreadores (Clauss y col., 2010). También, un gran número de las observaciones originales e hipótesis de Hofmann han sido corroboradas en estudios recientes, llevando a un concepto más refinado de la fisiología digestiva comparada de los rumiantes (Clauss y col., 2010).

Las dietas de los rumiantes salvajes incluyen pastos, ramas (hojas y ramas de plantas leñosas) y frutos salvajes. El componente fibroso de los pastos contiene altos porcentajes de hemicelulosa y celulosa. Las ramas y hojas tienen un alto contenido de lignina, pero también contienen fibra rápidamente fermentable como las pectinas. Como resultado el pasto tiene diferentes características de fermentación que las ramas (Hummel y col., 2006), con una tasa de fermentación lenta, pero con una potencialmente alta digestibilidad, por lo cual es retenido más tiempo en las cámaras de fermentación.

Hay muchas especializaciones y adaptaciones traducidas en la diferente anatomía digestiva entre pastoreadores y ramoneadores, que permitirían la mejor extracción de nutrientes de los alimentos que utilizan o a los que pueden acceder. Las adaptaciones morfológicas deben ser relacionadas a la dieta natural para testar si las primeras representan adaptaciones a la última. A su vez, el estudio de las diferencias anatómicas (plasticidad o adaptabilidad de los órganos), o eventuales alteraciones fisiológicas entre animales de la misma especie en vida libre y en cautiverio con otro tipo de dietas, permite establecer si el manejo es adecuado.

Debido a que los pastos fermentan más lentamente que el forraje de los ramoneadores, los pastoreadores probablemente tienen largos tiempos de retención del alimento en el aparato digestivo (Hummel y col., 2006 a; Clauss y col., 2007 b), pero 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 (Figuras 1 y 2), lo que limitaría su capacidad absorbente. La papilación del rumen ha sido sugerida como 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).



Figura 1. Rumen de un rumiante pastoreador (Addax) con estratificación de los contenidos ruminales, diferencias entre los contenidos del saco dorsal y ventral y papilación desigual con áreas casi desprovistas de papilas. Tomada de Clauss y col., 2009 a.

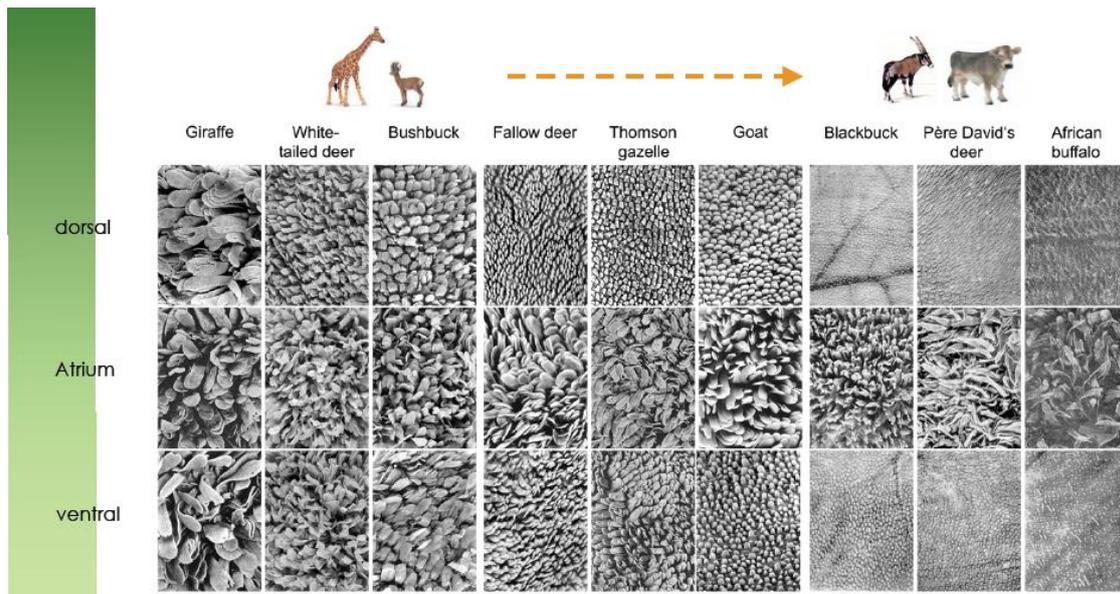


Figura 2: Testeo de la estratificación mediante la papilación ruminal. Muestras de mucosa del saco dorsal del rumen (fila superior), atrio del rumen (fila media) y saco ventral (fila inferior) de nueve especies de rumiantes. Se puede notar que el atrio del rumen es siempre papilado y que la papilación del saco dorsal y del ventral disminuye desde los ramoneadores de la izquierda, intermedios en la mitad y pastoreadores a la derecha. Tomada de Clauss y col. 2009 a.

El desarrollo y la presencia de los pilares del rumen también varían entre las especies de rumiantes (Clauss y col. 2009 b, Pérez y col., 2015). Los fuertes pilares ruminales se consideran una adaptación para la contracción (Clauss y col., 2003).



Figura 3. Rumen de un rumiante ramoneador (corzo) con ausencia de estratificación de los contenidos ruminales, falta de diferencias entre los contenidos del saco dorsal y ventral y papilación uniforme sin áreas desprovistas de papilas. Tomada de Clauss y col., 2009 a.

El segundo compartimiento del estómago de los rumiantes, el retículo, es el órgano de la clasificación, 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 (Figuras 4 y 5). 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. 5). Hofmann (1973, 1989) sugirió que los ramoneadores tienen el retículo más grande que el de los pastoreadores. Más recientemente Clauss y col. (2010) 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.

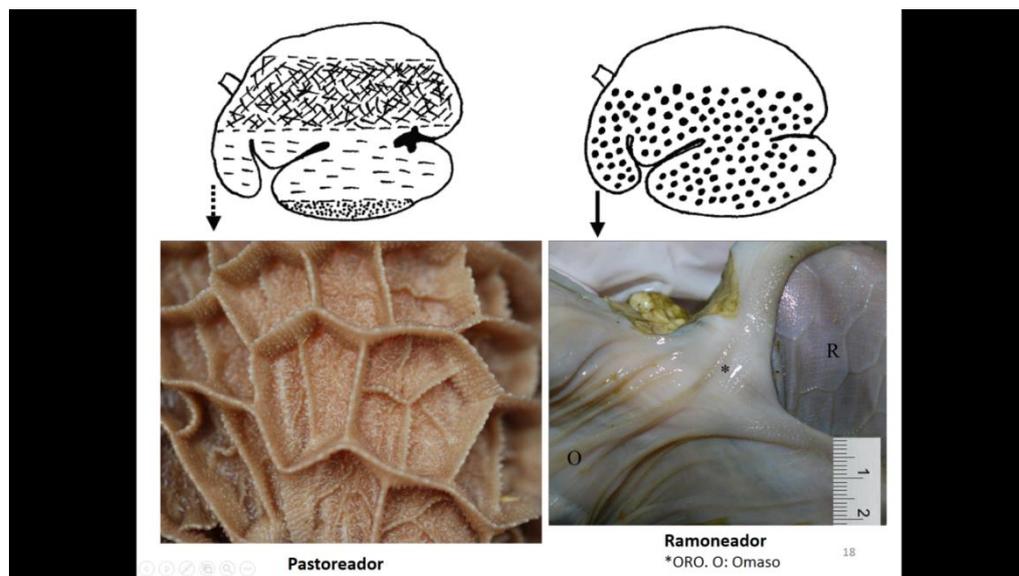


Figura 4. Comparaciones de la mucosa reticular de un rumiante pastoreador (izquierda) y uno ramoneador (derecha).

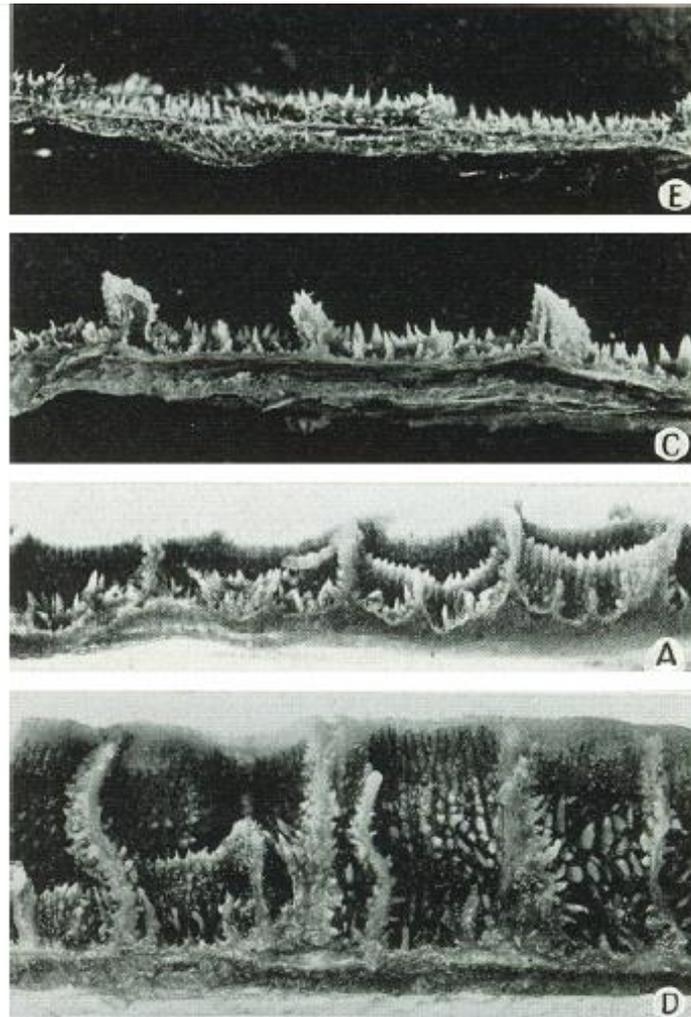


Figura 5. Fotos de la mucosa reticular con ejemplos de diferencias en la altura de las crestas reticulares. De arriba a abajo: *Tragelaphus scriptus*, *Connochaetes taurinus*, *Alcelaphus buselaphus*, *Bos primigenius indicus*. Tomado de Hofmann (1969).

Los pastoreadores tienden a tener un orificio retículoomasal más pequeño que los ramoneadores, lo que permitiría un tránsito más lento retardando el paso de la digesta, dando más tiempo para la fermentación de la celulosa. 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).

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 hay 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.

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 y Hauffe, 1975; Holtenius y Björnhag, 1989). De acuerdo a Hofmann (1969, 1973, 1988, 1989), este órgano es distintivamente más grande en los pastoreadores que en los rumiantes ramoneadores. Esto puede verse en la figura 6.

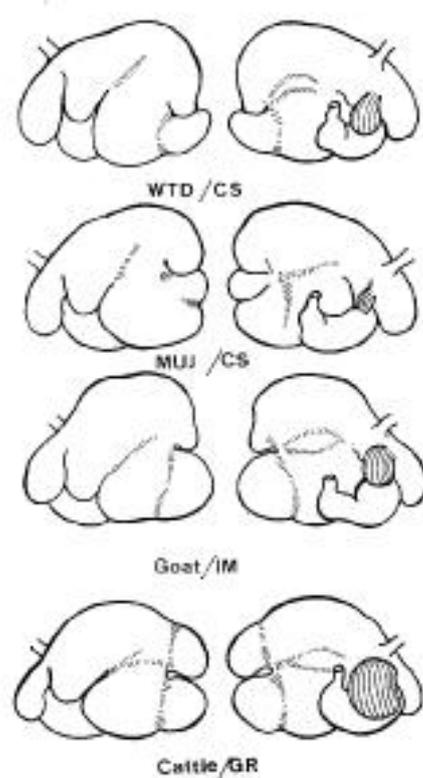


Figura 6. Estómagos de rumiantes de dos especies salvajes (WTD y MUJ) arriba y dos especies domésticas (cabra y vacas) abajo. CS: ramoneador, GR: pastoreador, IM: intermedio. Notar las diferencias de tamaño relativo del omaso. Tomada de Hofmann (1989).

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). Independiente de la función predominante del omaso, 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).

No se han realizado estudios exhaustivos del abomaso para encontrar diferencias morfológicas con correlación funcional entre los diferentes tipos de rumiantes acorde al criterio de Hofmann. Observaciones hechas por este autor (1988) sugieren que la pared del abomaso es más gruesa

en los ramoneadores que en los pastoreadores y que contienen más células secretoras de ácido por unidad de área superficial. Esto se ha especulado que se debe a la necesidad de un mayor volumen de HCl para disolver complejos de tanino-proteína en las especies ramoneadoras (Hofmann, 1989).

Hofmann (1988; 1989) postuló que el intestino grueso de los herbívoros es relativamente más corto que en los ramoneadores, que comprenden generalmente del 18 al 20% de la longitud intestinal total en pastoreadores en comparación con 27-30% en los ramoneadores. Sin embargo, la evidencia de esta afirmación ha sido equívoca (Clauss y col, 2005, Pérez y col., 2008, 2009, 2017). Woodall y Skinner (1993) encontraron que el contenido más reducido de humedad fecal se correlaciona con la longitud del intestino grueso, independientemente del tipo de alimentación los que excretan heces más secas tienen intestinos gruesos más largos. Por lo tanto, el intestino grueso más largo este probablemente determinado por el hábitat, y no por la preferencia dietética.

En relación a la anatomía intestinal de los rumiantes, 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). Las mayores variaciones se dan en el número de giros del asa espiral que pueden ir de 1,5 a 4 y en las especies que la presentan 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 de intestino delgado versus intestino grueso (sobre la base de medidas de longitud, con relaciones de 1,9 – 2,7 siendo típicas de los ramoneadores y 4,0 – 5,5 típicas de los rumiantes pastoreadores).

A pesar del vasto conocimiento acumulado la mayoría de las especies de Sudamérica junto a muchas de África y Asia permanecen sin ser descritas.

1.3: Características de la especie a estudiar y su situación

El ciervo Dama forma parte de la familia Cervidae que pertenece al Orden Artiodactyla, incluida en el Infraorden Pecora del Suborden Ruminantia.

El ciervo Dama también llamado gamo es un ciervo de tamaño mediano, siendo sus características más llamativas las astas en forma de pala y la piel con manchas (Figuras 7, 8 y 9). Originalmente, la ocurrencia de estos animales probablemente se limitaba a Asia occidental, incluyendo Asia Menor (Nowak, 1999; Wilson y Reeder, 2005, Masseti y Mertzanidou, 2008). Pero él fue introducido por los romanos en otras regiones, ya que se introdujo como un ciervo para cacería. El gamo ahora también está disponible fuera de Eurasia y juega un papel importante en el mantenimiento de animales silvestres para la producción de carne. Si bien era originario de Turquía, el mismo ha desaparecido en vida salvaje de ese país (Erdoğan, S., comunicación personal).

En Uruguay dos cérvidos exóticos, el gamo y el ciervo axis (*Axis axis*), fueron incorporados por sus cualidades cinegéticas por Aaron de Anchorena (Navas, 1987). Mientras que el primero aún mantiene poblaciones reducidas en el Departamento de Florida (Achaval y col., 2007; Pereira-Garbero y col., 2013) y en algunos cotos de caza o estancias de otros Departamentos como Lavalleja, el segundo, desde que fue liberado en 1930 en el Parque Anchorena del Departamento de Colonia (Navas, 1987) ha encontrado en el Uruguay condiciones muy ventajosas para su supervivencia, por lo que ya ha dominado los Departamentos del litoral del río Uruguay y otras partes. No solamente en vida libre existe el ciervo Dama en Uruguay, la mayoría de los zoológicos lo poseen y hay una gran cantidad disponible (alrededor de 80) en el zoológico Parque Medina de San Carlos, lugar donde tenemos un convenio y un freezer instalado para la preservación de los cadáveres.

El ciervo Dama es considerablemente mayor que el venado de campo (*Ozotoceros bezoarticus*), similar al ciervo axis (*Axis axis*) pero más pequeño y sobre todo más ligero que un ciervo rojo (*Cervus elaphus*). Tiene una longitud cabeza-cola de 120 a 140 centímetros, y una altura a la cruz de 80 a 100 centímetros. El peso varía en función de los machos por lo general 53 a 90 kg, los machos muy pesados llegar en casos excepcionales, un peso de 110 kilogramos. Las hembras pesan entre 35 y 55 kilogramos (Wilson y Reeder, 2005; Masseti y Mertzanidou, 2008). Los ciervos dama prefieren bosques ralos con amplias praderas, pero en general son muy adaptables.



Figura 7: Ciervos Dama machos del Zoológico de San Carlos, Maldonado.



Figura 8: Ciervo dama macho del Zoológico de San Carlos, Maldonado.

1.4: Importancia del conocimiento de la anatomía del aparato digestivo y estado actual del conocimiento anatómico en el ciervo Dama

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

De acuerdo a nuestro conocimiento, no hay datos que describan la anatomía digestiva del ciervo dama, excepto Peter Langer (1974) quien comparó la mucosa ruminal del corzo y del ciervo dama en un trabajo solo descriptivo y una tesis donde se estudió el intestino comparado de varias especies de ciervos (von Trott zu Solz, 1983). Kamler (2001) realizó un estudio muy similar al de Langer (1974) donde incluyó mucosa ruminal del ciervo Dama. Para el caso de los dientes se estudió la erupción y desgaste de los incisivos en ciervos dama macho cautivos y libres, comparando con el desarrollo de las astas (Chaplin y White, 1969).



Figura 9: Ciervos Dama machos del Zoológico de San Carlos, Maldonado.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo General:

Describir la anatomía gastrointestinal del ciervo Dama y categorizarlo en la clasificación de nichos alimentarios de Hoffman.

2.2 Objetivos particulares:

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 del estómago e intestinos, así como su peso y contenidos, y relacionarlo con el peso de los animales.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Animales a utilizar

El estudio se realizó con 10 animales muertos por causas naturales y libres de patologías del aparato digestivo procedentes del Zoológico Villa de San Carlos (Parque Medina), Maldonado. Es de destacar que estos animales eran adultos y su estilo de vida no tuvo modificaciones desde el nacimiento. Los animales nacieron en ese medio y su dieta nunca fue natural siendo suplementada *ad libitum* con ración peleteada u otros alimentos concentrados.

Los animales muertos en estos lugares 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.

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

3.2 Métodos de estudio

El método de estudio de los animales fue la disección simple o con el uso de microscopio estereoscópico binocular.

Luego de estudios topográficos y del peritoneo, los órganos digestivos abdominales fueron retirados por completo de la cavidad corporal y seguidamente se procedió a su lavado con agua e inmersión en solución de formol para su conservación, fijación y posterior disección. Se tomaron las medidas correspondientes a los caracteres físicos de longitud, ancho, espesor, y peso de cada órgano.

La disección y los protocolos de muestreo usados para realizar las investigaciones sobre la anatomía del estómago e intestinos se han utilizado previamente para caracterizar el sistema digestivo de otros rumiantes (Ej., Pérez y Vazquez, 2012; Pérez y Lima, 2006; Clauss, 2006c col; 2009b; 2009c; Hofmann y col., 2008; Hummel y col., 2009; Pérez y col., 2008, 2009, 2015, 2016; Jerbi y col., 2016). El protocolo de disección para las mediciones anatómicas fue adaptado del libro de Hofmann (Hofmann, 1973) y diseñado por Marcus Clauss (<http://www.zooklinik.uzh.ch/en/team/mclauss.html>), quien es experto en la temática y que más ha publicado sobre anatomía y fisiología digestiva de los rumiantes.

Las medidas anatómicas que se tomaron fueron: retículorumen, el cual se coloca sobre su lado derecho, la altura y largo del rumen y retículo se midieron en varias partes; la longitud de la curvatura del omaso y de las curvaturas del abomaso también fueron medidas. Luego de la incisión y vaciado se midieron con calibre los orificios intrarruminal, ruminoreticular y retículoomasal, así como el espesor de los pilares del rumen (luego de sección transversal). El tracto intestinal se separó a nivel de píloro y se removieron todos los mesos hasta el tejido conectivo que rodeaba el canal anal. Luego se tomaron las longitudes de las diferentes secciones intestinales sobre el borde antimesentérico con una cinta métrica estándar. Luego se procedió a vaciar cada sección y se obtuvieron los pesos lleno y vacío y del contenido intestinal.

A medida que se avanzó en las disecciones se tomaron fotografías con cámara digital Nikon reflex modelo D 7100 y objetivo Macro Micro Nikkor 60 mm, para su documentación, estudio y discusión. Cada fotografía estará acompañada de un fotograma o esquema donde se indicarán exactamente las estructuras fotografiadas. Luego de descargadas en la computadora se archivaron en carpetas individuales para cada animal.

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

3.3 Nomenclatura

Para la descripción se utilizará la nomenclatura de la versión online de la Nómina Anatómica Veterinaria (International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, 2017).

3.4 Estadística

Los datos se presentaron como la media \pm DE.

3.5 Consideración de aspectos éticos

Este proyecto se realizó con animales muertos, no incluye experimentación alguna con animales vivos.

4. RESULTADOS

El estómago del ciervo dama estaba compuesto por los cuatro compartimentos clásicos de los ruminantes (Fig.10). El peso de todo el estómago lleno fue $5,62 \pm 2,02$ kg. El reticulorumen lleno pesó $5,84 \pm 3,02$ kg, y vacío $1,04 \pm 0,11$ kg ($8,42 \pm 5,92\%$ y $1,25 \pm 0,34\%$ con respecto al peso corporal). La longitud del saco dorsal y ventral del rumen fue $42,4 \pm 3,58$ cm y $35 \pm 4,3$ cm, respectivamente. La altura del rumen fue de $38,2 \pm 8,41$ cm. El saco ciego caudoventral se extendió más caudalmente que el saco ciego caudodorsal (Fig.10 A). El saco dorsal se comunicaba con el ventral a través del Ostium intraruminal, cuyo límite estaba formado por los pilares ruminales y medía aproximadamente 20×21 y 22×20 cm. Los pilares ruminales craneal y caudal fueron los más evidentes y delgados de la mucosa ruminal y midieron 1 ± 0 cm y $1,9 \pm 0,14$ cm, respectivamente. El pilar longitudinal izquierdo era más corto y no alcanzaba al pilar caudal. El final derecho del pilar caudal estaba dividido en tres ramas: la continuación del pilar caudal hacia el longitudinal derecho, el pilar coronario ventral conectaba con el coronario ventral izquierdo y un pilar adicional. No se observaron pilares coronarios dorsales en ninguno de los lados del pilar caudal.

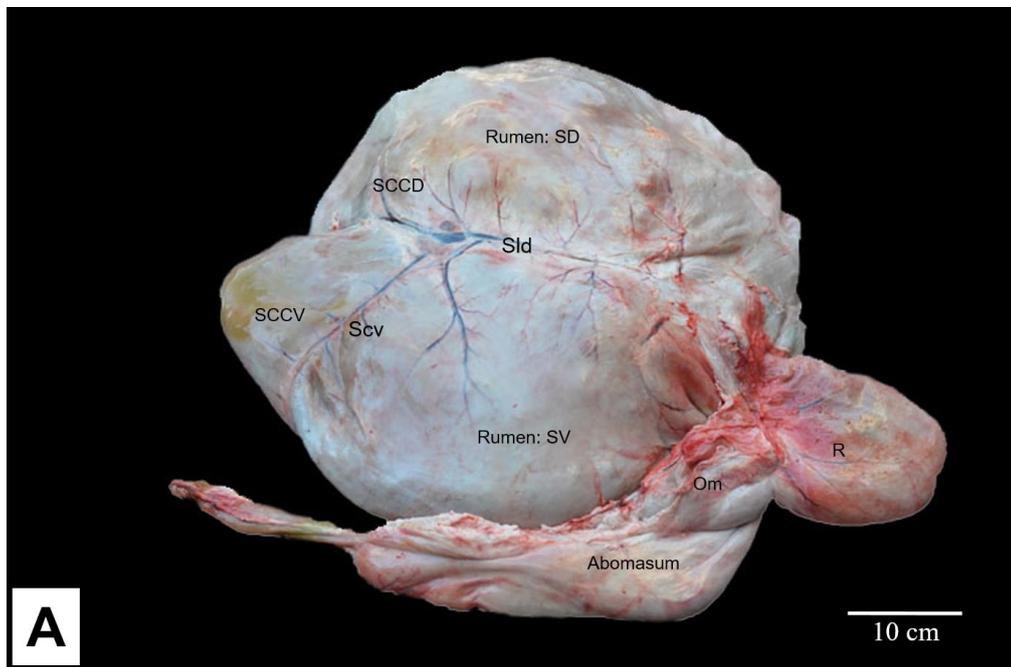


Fig. 10 A: Vista lateral derecha del estómago del *Dama dama*. (Om) *Omasum*, (R) *Reticulum*, (SCCD) *Saccus caecus caudodorsalis*, (SCCV) *Saccus caecus caudoventralis*, (SD) *Saccus dorsalis*, (Sld) *Sulcus longitudinalis dexter*, (SV) *Saccus ventralis*.

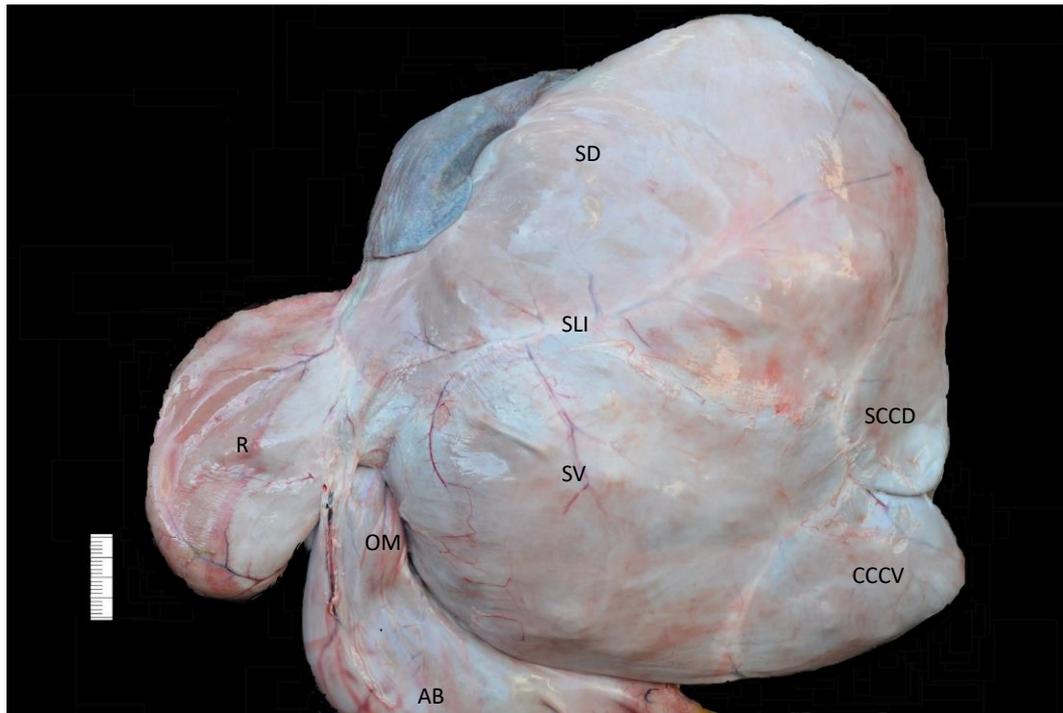


Fig. 10 B: vista lateral izquierda del estómago del *Dama dama*. (Om) *Omasum*, (R) *Reticulum*, (SCCD) *Saccus caecus caudodorsalis*, (SCCV) *Saccus caecus caudoventralis*, (SD) *Saccus dorsalis*, (SLI) *Sulcus longitudinalis reliquit*, (SV) *Saccus ventralis*, (AB) *abomasum*.

Los extremos de los pilares coronarios ventrales estaban conectados en ambos lados dejando al saco ciego caudoventral rodeado completamente por pilares.

El *Ostium ruminoreticular* midió entre 7,0 x 7,0 y 9,0 x 6,0 cm. Las papilas ruminales estaban distribuidas de forma desigual en la superficie general del rumen, eran más grandes y abundantes en el atrio, y también estaban presentes en el saco dorsal. Los pilares ruminales no tenían papilas. Las papilas ruminales gradualmente se volvían más altas y se continuaban con las crestas reticulares craneal al pliegue ruminoreticular.

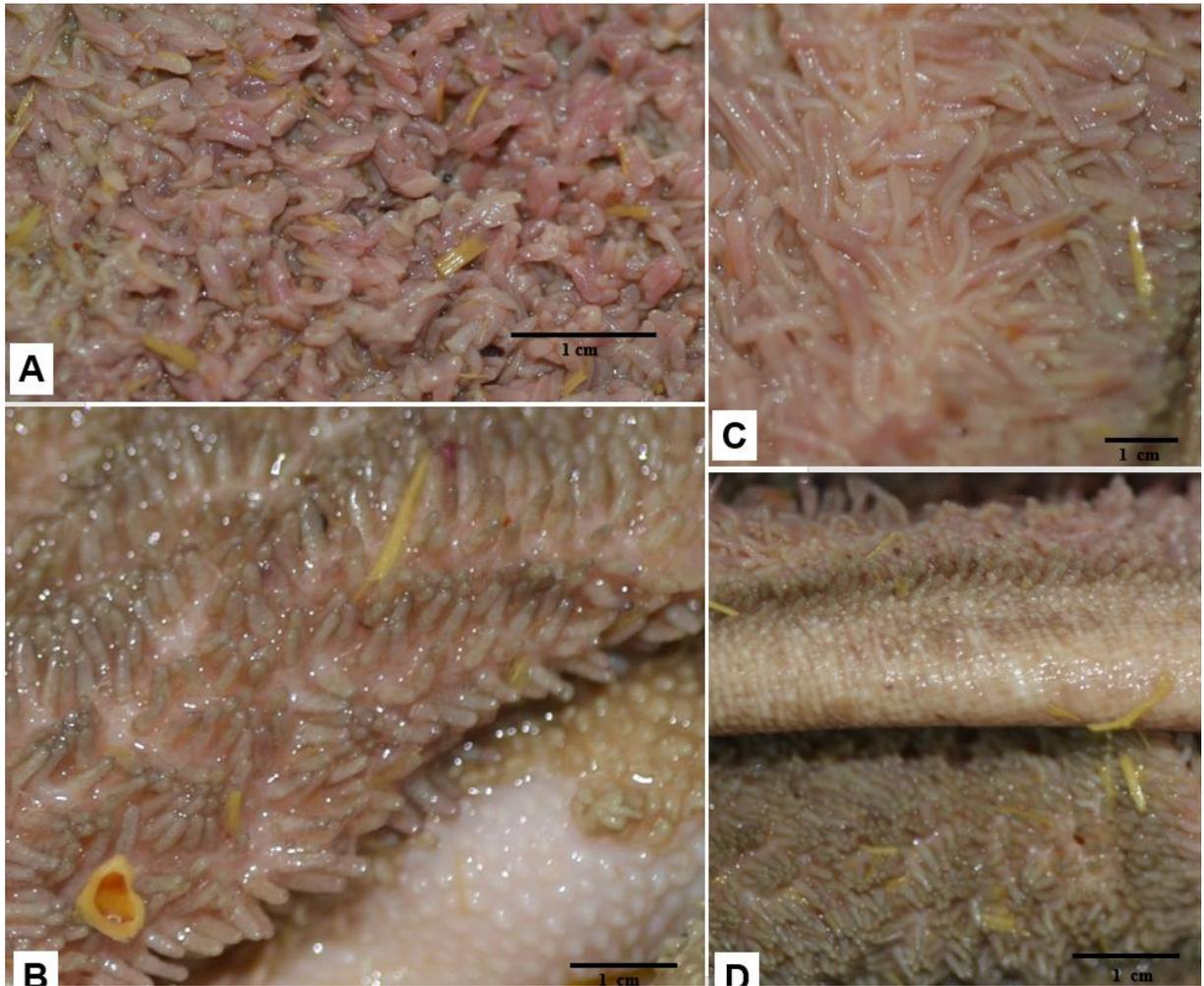


Fig. 11: A: Vista interior mostrando las papilas del atrio del rumen; B: Papilas del saco ciego caudorsal, en parte inferior derecha se ve el pilar caudal; C: Papilas del atrio del rumen; D: Parte inferior se observan las papilas del saco ciego caudoventral, ventral al pilar caudal.



Fig. 12: Vista interior mostrando las papilas del saco ventral del rumen.

El retículo fue el tercer compartimento en tamaño (Fig13). Su altura y longitud cráneo caudal fue $15,4 \pm 5,6$ cm y $10,6 \pm 2,51$ cm, respectivamente. El retículo lleno pesó $366,7 \pm 117,2$ g, y vacío $115 \pm 19,2$ g. La altura máxima de las crestas reticulares fue 1,0 mm (Fig14).



Fig. 13. Vista interior mostrando las celdillas reticulares.

Las *Celulae reticuli*, tenían apariencia de panal de abejas, no estaban divididas y raramente contenían crestas secundarias. Eran más anchas y profundas cerca de la curvatura mayor y se hacían más pequeñas hacia la curvatura menor del retículo. No había *Papillae unguiculiformes* en el orificio retículo omasal (Fig.15), cuyo diámetro fue de $23,8 \pm 1,8$ mm.



Fig. 14. Crestas reticulares.



Fig. 15. Surco reticular.

El omaso fue el compartimento gástrico más pequeño. Su altura fue de $10,5 \pm 0,5$ cm, mientras que su longitud cráneo caudal fue $11,5 \pm 8,35$ cm y la curvatura Omasi fue $23,4 \pm 5,41$ cm. Pesó $98 \pm 10,95$ g lleno, y $63 \pm 13,96$ g vacío. Los lados de la *Laminae omasi* estaban marcados por la presencia de *Papillae omasi*.

El abomaso fue el segundo compartimento en tamaño y la longitud de la curvatura mayor y menor fue $40,93 \pm 4,94$ cm y $26,25 \pm 1,89$ cm, respectivamente. El abomaso lleno pesó $335 \pm 121,28$ g y $130 \pm 29,66$ g vacío. El abomaso tenía aproximadamente 12 *Plicae spirales abomasi* y un pequeño *Torus pyloricus*.

El intestino delgado midió $6,50 \pm 0,71$ m, y estaba claramente dividido en duodeno, yeyuno e ilion. La parte craneal del duodeno se continuaba con la porción descendente, situada en la parte dorsal del flanco derecho. El lóbulo derecho del páncreas, el cual estaba localizado entre el mesoduodeno, estaba adherido a la porción craneal del duodeno descendente. Después de una flexura caudal, la parte ascendente del duodeno corría en paralelo a la parte descendente, y estaba acompañada de la primera porción descendente del colon.

El límite entre duodeno y yeyuno estaba marcado por la flexura duodenoyeyunal. El ileon era la parte terminal del intestino delgado, unido al ciego por un pliegue ileocecal (Fig16);

y se abría en el intestino grueso a través del *Ostium* ileal, el cual fue encontrado en la unión del ciego con el colon ascendente.



Fig 16. Pliegue ileocecal.

El intestino grueso estaba compuesto de ciego, colon ascendente, colon transverso, colon descendente, recto y canal anal. La longitud del intestino grueso fue $690 \pm 2,0$ cm. La relación de longitud entre intestino delgado/intestino grueso fue 0,44. La longitud del ciego fue $34,0 \pm 11,53$ cm, y su peso lleno fue $223,3 \pm 92,9$ g, y $56,7 \pm 20,8$ g vacío. El ciego (Fig16) estaba unido al íleon por un pliegue ileocecal largo, y al asa proximal del colon ascendente por un pliegue cecocólico corto. Ambos, el ciego y colon eran suaves externamente, y no tenían saculaciones ni bandas.

El colon ascendente fue la porción más desarrollada de todo el intestino, y tenía la disposición más compleja. El colon ascendente (Fig17) tenía 3 asas: el asa proximal, espiral y distal. El ciego y el asa proximal fueron las porciones más anchas del intestino. El asa proximal del colon ascendente tenía forma de S, se direccionaba en principio hacia craneal, y giraba sobre sí mismo hacia caudal adhiriéndose a la parte craneal del ciego, y finalmente se volvía hacia medial donde se unía con la hoja izquierda del mesenterio. La longitud del asa proximal fue $62,7 \pm 6,6$ cm, y su peso lleno fue $253,3 \pm 50,3$ g y $76,7 \pm 25,17$ g vacío. El asa espiral estaba formada por 4,5 giros centrípetos, una flexura central, y 4 giros centrífugos (Fig17), el último giro centrífugo salía de la espiral y corría junto al yeyuno por

una breve distancia. La última parte, una vez que alcanzaba la raíz del mesenterio, estaba localizada entre la concavidad del asa proximal, donde se transformaba en asa distal de colon ascendente y se continuaba cranealmente por el colon transverso al nivel de la flexura cólica derecha. A nivel de la flexura cólica izquierda el colon transverso era seguido por el colon descendente. Por último, se continuaba con el recto a la entrada de la cavidad pélvica. El tracto intestinal estaba principalmente situado en el lado derecho y estaba localizado en su mayoría entre el receso *Supraomentalis*. El omento mayor cubría casi todo el lado derecho, y casi todo el intestino, con la excepción del duodeno descendente. La pared superficial del omento mayor se originaba en el surco longitudinal izquierdo del rumen, y la pared profunda en el surco longitudinal derecho. Dorsalmente y hacia la derecha, la pared superficial estaba unida al duodeno descendente, y la pared profunda estaba unida más ventralmente, al asa distal del colon ascendente.

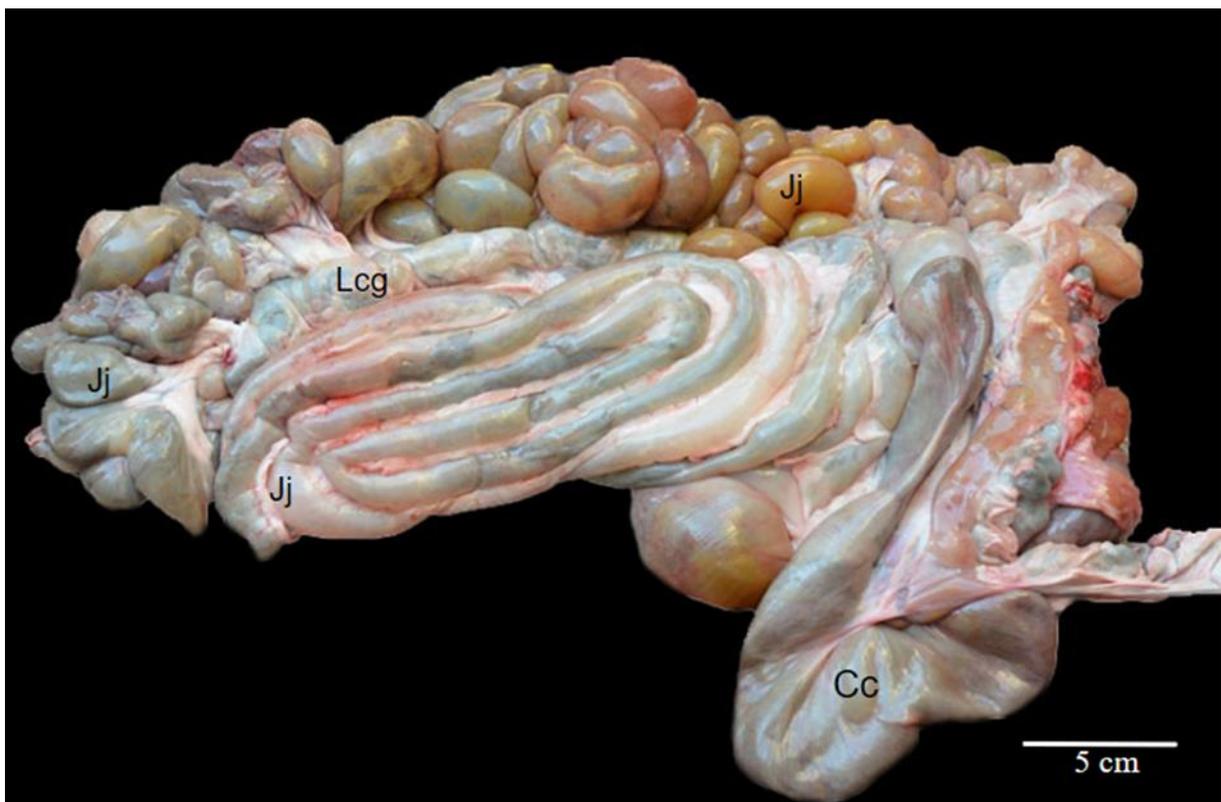


Fig.17.: Intestino aislado. CC: Ciego; Jj: yeyuno; Lcg: último giro centrífugo del asa espiral del colon ascendente.

5. Discusión

Existe gran variedad entre las características anatómicas del tracto gastrointestinal de los rumiantes, lo que hipotéticamente se ha señalado como adaptaciones a la diversidad de las dietas conforme Hofmann (1989). El conocimiento de este complejo sistema de adaptación y variabilidad alimenticia, permite entender mejor la morfo-fisiología del sistema gastrointestinal.

Según nuestro conocimiento, afirmamos que la literatura describe de forma aislada e incompleta el sistema digestivo del *Dama dama*. Clauss, y col. (2009) describe y compara la papilación del rumen en varias especies de rumiantes.

En el ciervo dama las papilas ruminales estaban distribuidas de forma desigual en el rumen y eran más largas y abundantes en el atrio. El desarrollo de estas papilas es estimulado por la presencia de ácidos grasos volátiles (AGV) (Warner y col., 1956; Sander y col., 1959; Sakata and Tamate, 1978, 1979). Debido a que la producción de AGV depende en parte de la calidad de la dieta, el número y tamaño de las papilas ruminales refleja variación en la calidad de la dieta, por ejemplo, entre especies, entre estaciones (Hofmann, 1973; König y col., 1976; Hofmann and Nygren, 1992; Josefsen y col., 1996; Forsyth and Fraser, 1999), o entre animales de vida libre o en cautiverio (Hofmann and Matern, 1988; Hofmann and Nygren, 1992; Lentle y col., 1996). En nuestro clima templado las pasturas están disponibles en todas las estaciones; nosotros creemos que no hay diferencias en la alimentación entre los meses del año, pero necesitamos más estudios para confirmarlo.

La papilación del rumen puede ser indicativa de estratificación, con papilación pareja indicando contenidos homogéneos y papilación dispareja, contenidos estratificados (Clauss y col., 2009). El SEF del *Dama dama* según Clauss y col. (2009) fue 1,5, 1,9 y 7,0 para el saco dorsal, ventral y atrio del rumen respectivamente. Las diferencias observadas en el patrón de papilación intraruminal corresponde a especies cuya dieta natural contiene una gran proporción de pasturas, lo cual podría afectarse en cautiverio, pero se necesitan más estudios para confirmarlo (Clauss y col., 2009). El hecho de que pudiéramos observar diferencias evidentes en la papilación entre el saco dorsal y el atrio indica que la fisiología ruminoreticular del *Dama dama* no es similar a la mayoría de los ramoneadores estrictos, los cuales tienen una papilación intraruminal homogénea (Clauss y col., 2009) y contenidos rumino reticulares homogéneos / no estratificados (Clauss y col., 2010). Por lo tanto, el patrón de papilación del reticulorumen (así como la estratificación de su contenido) se ajusta a aquella descrita en los ciervos adaptados a dietas naturales con altos contenidos de plantas monocotiledóneas (Clauss y col.,

2009), típico de las especies de alimentación mixta y pastoreadores. En el ciervo Dama, las papilas ruminales fueron en su mayoría más largas y abundantes en el atrio y en el saco dorsal. Similarmente, la mayor densidad papilar fue en el atrio ruminal en el ciervo sika (Fraser, 1996). Por otro lado, la mayor densidad de papila ruminal fue encontrada en el saco ventral en el ciervo rojo (Fraser, 1996). En el ciervo sika, las papilas en la pared dorsal del rumen fueron cortas y cónicas (Fraser, 1996).

En el ciervo dama no había pilares coronarios dorsales y los pilares coronarios ventrales estaban conectados. Barone (1997) mencionó que los pilares coronarios dorsales están ausentes en la oveja y que los pilares coronarios ventrales no se unen en los rumiantes domésticos. Esta disposición de los pilares podría ser indicativa de un mecanismo diferente de contracción ruminal. Sin embargo, no pudimos encontrar estudios sobre la contracción ruminal en ninguna otra especie de ciervos.

La existencia de crestas reticulares pequeñas concuerda con información usada por Clauss y col. (2010) para otros ciervos, y la que observamos en el venado de campo (Pérez and Ungerfeld, 2012).

Teixeira y col. (2009) sugiere que las *papilas unguiculiformes* podrían actuar como una barrera de filtración para, selectivamente, retener aquellas partículas de tamaño no adecuado para avanzar hacia omaso y abomaso. La ausencia de estas papilas en el ciervo dama puede implicar que estas especies tienen un flujo diferente en su contenido estomacal y contenidos más fluidos. De acuerdo a Hofmann (1989) el surco reticular puede funcionar en los ramoneadores como se observa en los rumiantes jóvenes lactantes, pero este es un mecanismo hipotético que necesita más investigación.

Como los rumiantes con una alta proporción de pasturas en su dieta natural tienen un omaso grande (Hofmann, 1973, 1988, 1989; Clauss, 2006), el omaso más pequeño, comparado con el retículo, reafirma la posibilidad de considerar al ciervo Dama como un rumiante de alimentación de tipo intermedia. En los ciervos, un omaso grande y pesado como el del ganado, solo fue documentado en el *Elaphurus davidianus* (Hofmann, 1985). Una limitación en este estudio fue que no determinamos el tamaño de la lámina omasal, entonces no podemos compararla con otras especies. El abomaso era similar al observado en los rumiantes domésticos (Barone, 1997).

El intestino delgado del ciervo Dama fue similar al de los rumiantes domésticos (Barone, 1997). Así como en bovinos, ovinos y caprinos (Barone, 1997), venado de campo (Pérez y col., 2008), jirafa (Pérez y col., 2009), y ciervo guazuvirá (Pérez and Vázquez, 2012) el colon ascendente tenía tres asas (proximal, espiral y distal). También en concordancia con la literatura de los

rumiantes domésticos el asa espiral consistió en giros centrípetos, una flexura central y giros centrífugos (Barone 1997; Nomina Anatomica Veterinaria 2017).

La relación intestino delgado/grueso (1,69) es menor que la relación de los ramoneadores (1,9-2,7) (Hofmann, 1989). La relación de 1,3-2,0 en las especies ramoneadoras estrictas como la jirafa y okapi (Pérez y col., 2009) está aún por debajo de este rango. El ciervo guazubirá, otro ciervo ramoneador, tiene una relación de 2,0 (Pérez and Vazquez, 2012). Por el contrario, los pastoreadores, así como el ganado doméstico, alcanza ratios de 4,0-5,5, aún mayores del rango de 4,0-5,0 dado por Hofmann (1989) para los pastoreadores típicos.

Sin embargo, intestinos gruesos largos también han sido observados en muchas especies de rumiantes pastoreadores salvajes (Hofmann, 1999; Clauss y col., 2005, Pérez y col., 2008). Por consiguiente, parecería que en lugar de caracterizar una diferencia entre los distintos tipos alimentarios, las diferencias observadas en los ratios intestinales, probablemente separa a los rumiantes tipo ganado del resto de las especies de rumiantes.

La anatomía del tracto gastrointestinal del ciervo Dama concuerda con reportes sobre sus hábitos alimenticios naturales (Rodgers, 1988; Van Wieren, 1996) y con la clasificación de Hofmann (1985) como un rumiante de tipo intermedio. Su morfología de tipo intermedio le permite consumir un amplio rango de dietas vegetales, lo cual enfatiza la flexibilidad evolutiva del sistema digestivo de los rumiantes.

6. BIBLIOGRAFÍA

1. Achaval, F., Clara, M., Olmos, A. (2007) Mamíferos de la República Oriental del Uruguay—Guía fotográfica, 2da ed. Montevideo, Biophoto, 215 p.
2. Barone, R. (1997) Anatomie Comparée des Mammifères Domestiques (Splanchnologie I. Appareil digestif, Appareil respiratoire) 3a ed. Paris, Vigot Frères, vol 3, 853 p.
3. Barone, R. (2001) Anatomie comparée des mammifères domestiques. Splanchnologie II. Appareil urogenital, fœtus et ses annexes, péritoine et topographie abdominale, 3a ed. Paris, Vigot Frères, vol 4, 896 p.
4. Chaplin, R. E., White, R. W. G. (1969) The use of tooth eruption and wear, body weight and antler characteristics in the age estimation of male wild and park Fallow deer (*Dama dama*). *Journal of Zoology*, 157: 125–132.
5. 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.
6. 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.
7. 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.
8. Clauss, M., Kaiser, T., Hummel, J. (2008 a) 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.
9. 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.
10. 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.
11. Clauss, M., Reese, S., Eulenberger, K. (2009 b) Macroscopic digestive anatomy of a

- captive lowland anoa (*Bubalus depressicornis*). En: Clauss, M., A. L. Fidgett, A. L., Hatt, J. M., Huisman, T., Hummel, J., Janssen, G., Nijboer, J., Plowman, A. (eds) Zoo animal nutrition, Fürth, Filander Verlag, 4: 255-263.
12. Clauss, M., Hofmann, R. R., Streich, W. J., Fickel, J., Hummel, J. (2010) 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.
 13. Fraser, K. W. (1996) Comparative rumen morphology of sympatric Sika deer (*Cervus nippon*) and red deer (*C. elaphus scoticus*) in the Ahimanawa and Kaweka ranges, central North Island, New Zealand. *Oecologia*, 105: 160–166.
 14. Garrod, A. H. (1877) Notes on the visceral anatomy and osteology of Ruminants. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 2: 2-18.
 15. Gordon, I. J., Illius, A. W. (1994) The functional significance of the browser-grazer dichotomy in African ruminants. *Oecologia*, 98: 167-175.
 16. 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.
 17. 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.
 18. 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.
 19. Hofmann, R. R. 1973: *The Ruminant Stomach*, Nairobi, East African Literature Bureau, 2: 342-349.
 20. Hofmann, R.R. (1985) Digestive physiology of the deer their morphophysiological specialisation and adaptation, *Royal Society of New Zealand Bulletin*, 22: 393-407.
 21. 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.
 22. Hoffmann, R.R., Saber, A.S., Pielowski, Z., Fruzinski, B. (1988) Comparative morphological investigations of forest and field ecotypes of roe deer in Poland, *Acta Theriologica*, 9: 103–114

23. Hofmann, R. R. (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78: 443-457.
24. Hofmann, R. R., Nygren, K. (1992) Ruminal mucosa as indicator of nutritional status in wild and captive moose. *Alces Supplement*, 1: 77-83.
25. Holtenius, K., Björnhag, G. (1989). The significance of water absorption and fibre digestion in the omasum of sheep, goats and cattle. *Comparative biochemistry and physiology. Comparative Physiology*, 94: 105-109.
26. 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(6): 989-1002.
27. Hummel, J., Südekum, K. H., Bayer, D., Ortmann, S., Streich, W. J., Hatt, J. M., Clauss, M. (2009) Physical characteristics of reticuloruminal contents of oxen in relation to forage type and time after feeding. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 93(2): 209-220.
28. Jerbi, H., Bayouhd, M., Clauss, M., Pérez, W. (2016) Gross anatomy of the stomach of the dorcas gazelle (*Gazella Dorcas*, Linnaeus, 1758). *International Journal of Morphology*, 34: 1266-1270.
29. 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.
30. Kamler, J. (2001) Morphological variability of forestomach mucosal membrane in red deer, fallow deer, roe deer and mouflon. *Small Ruminant Research*, 41(2): 101-107.
31. Karasov, W. H., del Rio, C. M. (2007) *Physiological ecology: how animals process energy, nutrients, and toxins*. Princeton, Princeton University, 744 p.
32. König, R., Hofmann, R. R., Geiger, G. (1976) Differentiell-morphologische Untersuchungen der resorbierenden schleimhautoberfläche des pansens beim rehwild (*Capreolus capreolus*) im sommer und winter. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 22: 191-196.
33. Langer, P. (1974) Oberflaechenmessungen an der Innenauskleidung des Ruminoreticukums von Rehwild (*Capreolus capreolus*) und Damwild (*Cervus dama*). *Zeitschrift fuer Saeugetierkunde*, 39: 168-190.
34. Langer, P. (1988) *The mammalian herbivore stomach: comparative anatomy, function and evolution*. Stuttgart, Gustav Fischer, 557 p.

35. Masseti, M., Mertzaniidou, D. 2008: *Dama dama*. The IUCN Red List of Threatened Species. e.T42188A10656554.
<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T42188A10656554.en>. Fecha de consulta: 20 de marzo de 2019.
36. Navas, J. R. (1987) Los vertebrados exóticos introducidos en la Argentina. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Bernardino Rivadavia e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales Zoológicas, 14: 7-38.
37. 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.
38. Nomina Anatomica Veterinaria (2017) 6a ed. International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature (I.C.V.G.A.N.) http://www.wava-amav.org/Downloads/nav_2017.pdf. Fecha de consulta: 11 de febrero de 2019.
39. Nowak, R. M. (1999) Walker's Mammals of the World. 6a ed. Baltimore, John Hopkins University, 1936 p.
40. Pereira-Garbero, R., Barreneche, J. M., Laufer, G., Achaval, F., Arim, M. (2013) Mamíferos invasores en Uruguay, historia, perspectivas y consecuencias. Revista Chilena de Historia Natural, 86: 403-421.
41. 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.
42. Pérez-Barbería, J., Gordon, I., Illius, A. W. (2001) Phylogenetic analysis of stomach adaptation in digestive strategies in African ruminants. Oecologia, 129: 498-508.
43. 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.
44. Pérez, W., Lima, M., Clauss, M. (2009) Gross Anatomy of the Intestine in the Giraffe (*Giraffa camelopardalis*). Anatomia Histologia Embryologia, 38: 432-435.
45. Pérez, W., Ungerfeld, R. (2012) Gross anatomy of the stomach of the pampas deer, *Ozotoceros bezoarticus* (Artiodactyla: Cervidae). Zoologia (Curitiba), 29: 337-342.
46. Pérez, W., Vazquez, N. (2012) Gross anatomy of the gastrointestinal tract in the Brown Brocket deer (*Mazama gouazoubira*). Journal of Morphological Science, 29(3): 148-150.

47. Pérez, W., Erdoğan, S., Ungerfeld, R. (2015) Anatomical Study of the Gastrointestinal Tract in Free-living Axis Deer (*Axis axis*). *Anatomia Histologia Embryologia*, 44: 43-49.
48. Pérez, W., Vazquez, N., Ungerfeld, R. (2017) Gross Anatomy of Pampas Deer (*Ozotoceros bezoarticus*, Linnaeus 1758) Mouth and Pharynx. *Anatomia Histologia Embryologia*, 46: 195-203.
49. 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.
50. Robbins, C. (2012) *Wildlife feeding and nutrition*. New York, Academic Press, 356 p.
51. Rodgers, W. A., (1988) The wild grazing ungulates of India: an ecological review. En: *Rangelands—Resource and Management. Proceedings of the National Rangeland Symposium*. Jhansi, India, pp. 404– 419.
52. Sakata, T., Tamate, H., (1978) Rumen epithelial cell proliferation accelerated by rapid increase in intraruminal butyrate. *Journal of Dairy Science*, 61: 1109– 1113.
53. Sakata, T., Tamate, H., (1979) Rumen epithelial cell proliferation accelerated by propionate and acetate. *Journal of Dairy Science*, 62: 49– 52.
54. Sander, E. G., Warner, R. G., Harrison, H. N., Loosli, J. K., (1959) The stimulatory effect of sodium butyrate and sodium propionate on the development of the rumen mucosa in the young calf. *Journal of Dairy Science*, 42: 1600– 1605.
55. Teixeira, A. F., Kühnel, W., Vives, P., Wedel, T. (2009) Functional morphology of unguiculiform papillae of the reticular groove in the ruminant stomach. *Annals of Anatomy-Anatomischer Anzeiger*, 191: 469-476.
56. Van Soest, P. J. (1994) *Nutritional ecology of the ruminant*. Ithaca, Cornell University, 476 p.
57. Van Wieren, S. E. (1996) *Digestive strategies in ruminants and non-ruminants*. Wageningen, Landbouw Universiteit Wageningen, 191 p.
58. Warner, R. G., Flatt, W. P., Loosli, J. K. (1956) Ruminant nutrition, dietary factors influencing development of ruminant stomach. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 4: 788-792.
59. Westerling, B. (1975) A comparative study of the intestinal anatomy of deer. *Anatomischer Anzeiger*, 137: 178-186.
60. Wilson, D. E., Reeder, D. M. (Eds.). (2005) *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Baltimore, Johns Hopkins University, 2142 p.

61. 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.