

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE VETERINARIA

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

Por:

Santiago Dario VILA CABRERA

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:

.....

Segundo Miembro (Tutor):

.....

Dr. William Pérez

Tercer Miembro:

.....

Fecha:

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

Autor:

.....

Santiago Vila

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
RESUMEN.....	6
SUMMARY.....	7
1.INTRODUCCIÓN.....	8
1.1GENERALIDADES.....	8
1.2 CAS Y ALPACAS EN AMÉRICA DEL SUR.....	10
1.3 LA EXPORTACIÓN DE ALPACAS.....	11
1.4 ALPACAS EN URUGUAY.....	11
1.5 ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO ANATÓMICO DEL APARATO DIGESTIVO.....	13
2.OBJETIVOS.....	15
2.1 OBJETIVO GENERAL.....	15
2.2 OBJETIVOS PARTICULARES.....	15
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
4.RESULTADOS.....	17
5.DISCUSIÓN.....	22
6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	26

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Clasificación de los Camélidos y de los verdaderos Rumiantes (de Fowler, 1988 y Hoffman, 2006).....	8
Figura 2: Número de alpacas en el mundo.....	11
Figura 3: Alpacas adultas en un establecimiento de Maldonado.....	12
Figura 4: Alpaca adulta en Estancia siglo XX.....	12
Figura 5: Interior de la parte distal de C3 B y la ampolla duodenal.....	17
Figura 6: Intestino aislado y separado de sus mesos.....	18
Figura 7: Órganos digestivos abdominales aislados de una alpaca.....	19
Figura 8: Irrigación arterial del intestino de la alpaca.....	20
Figura 9: Distribución arterial en el meso del asa proximal del colon ascendente....	21

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. Se describieron las características cualitativas y cuantitativas de la anatomía intestinal de las alpacas (*Vicugna pacos*). El intestino grueso largo corresponde a la adaptación de estas especies a ambientes áridos.

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 intestinal anatomy of alpacas (*Vicugna pacos*). The long large intestine corresponds to the adaptation of these species to arid environments.

INTRODUCCIÓN

1.1 Generalidades

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 camello dromedario (*Camelus dromedarius*) (Wheeler, 1995; Fowler, 1998). Los CAS son de vital interés para las comunidades que habitan las altas regiones andinas, siendo el motor de la economía de estos habitantes.

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). En la figura 1 se puede ver su descripción taxonómica y su relación con el suborden Ruminantia, siendo el trabajo de Marín y col (2007) muy adecuado para consultar estos aspectos y las relaciones filogenéticas entre las cuatro especies de CAS.

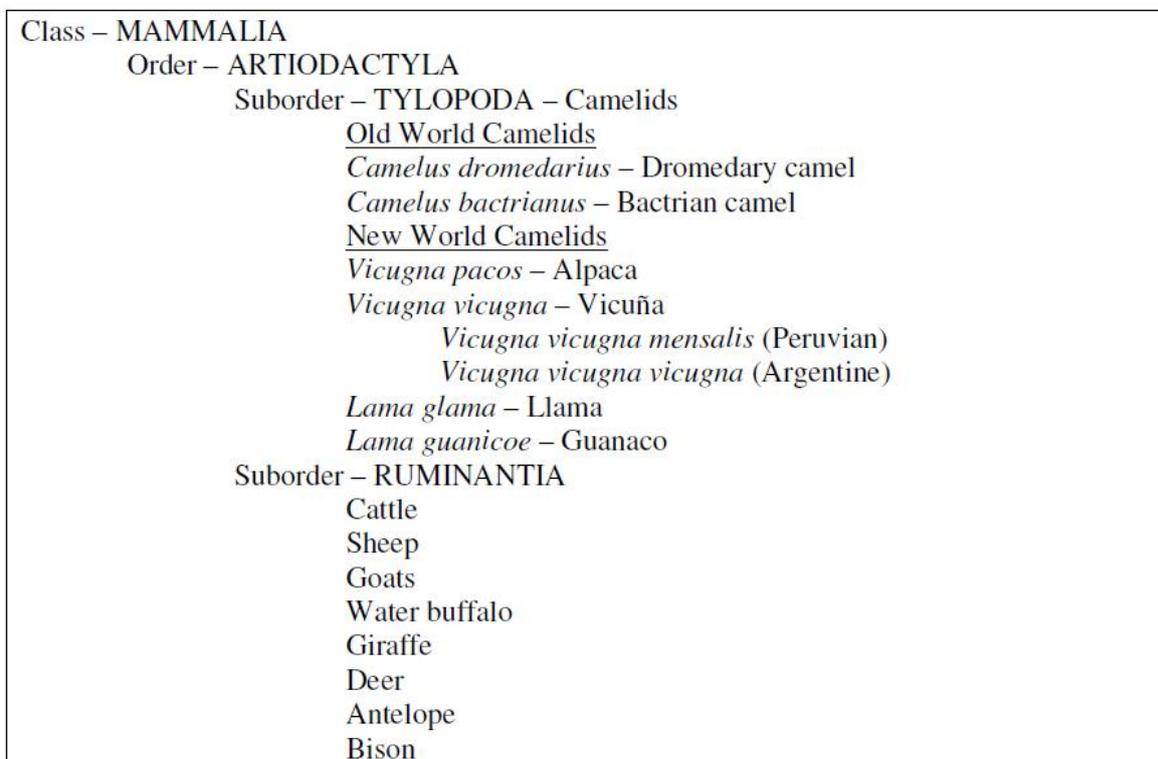


Figura 1: Clasificación de los Camélidos y de los verdaderos Rumiantes (de Fowler, 1988 y Hoffman, 2006).

Los CAS junto con los cultivos andinos, constituyen una prueba viviente del notable desarrollo agropecuario alcanzado en la región andina por las civilizaciones que nos antecedieron. La gran capacidad de adaptación de estas especies hace posible el aprovechamiento de extensas zonas del altiplano de los andes que, por las limitaciones impuestas por la altitud, sobre 3.500 metros, no son aptas para actividades agrícolas ni para la explotación económica de otras especies animales. La llama y alpaca fueron domesticadas hace unos 6 mil años, mientras que el guanaco y la vicuña se consideran como los antecesores silvestres de las dos especies anteriores (Moreno, 1991).

Actualmente, la explotación de CAS, especialmente llamas y alpacas, aunque también guanacos en Chile, es una actividad de gran importancia social y económica. Un vasto sector de la población del altiplano andino, que posee más del 90 por ciento de estas especies, depende económicamente en gran medida de la explotación de los camélidos. Se estima que alrededor de 500 mil familias campesinas de la región andina dependen directamente de esta actividad, además de otras numerosas que se benefician indirectamente de ella y donde los cultivos no son viables, la crianza de estos animales constituye el único medio de subsistencia de las familias campesinas (Moreno, 1991).

Los principales productos que se derivan de las especies domésticas son: la fibra, cuyas características singulares, principalmente en el caso de la alpaca donde tiene una cotización alta en el mercado internacional; la carne, cuyo valor nutritivo es similar al de otras carnes; las pieles y cueros, con múltiples usos industriales y artesanales donde se utilizan para la fabricación de cuerdas, alfombras y tapices (Fowler, 1998); y el estiércol, que se usa como fertilizante o como combustible.

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). La alpaca es la

especie más pequeña de los CAS, con muchas semejanzas con la vicuña (Marín y col., 2007).

1.2 CAS y alpacas 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 2,8 millones de alpacas (Hoffman, 2006). Se estima que actualmente existen alrededor de 3,7 millones de llamas y 2,8 millones de alpacas distribuidas en 5 países de América Latina. Bolivia y Perú poseen alrededor del 97 por ciento de las llamas y 99 por ciento de las alpacas; el resto se distribuye entre Argentina, Chile y Ecuador.

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 Unión Europea desde Chile. La distribución actual de las alpacas es producto de la domesticación que data de hace 6000 años en las Punas centrales de Perú (Wheeler, 1984), abarcando desde el norte de Perú (país donde se ubica la mayoría) hasta el sur de Bolivia, con algunos animales en el norte de Chile y Noroeste de Argentina (Wheeler, 1995).

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. La cría de alpaca es la principal fuente de ingresos para los habitantes de la meseta andina (López y col., 1998).

1.3 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 (Fig. 2) . No obstante, la mayoría de las alpacas se encuentran en Perú.



Figura 2: Número de alpacas en el mundo, tomada de <http://www.lavignaalpacos.com/alpaca-facts/world-distribution-of-alpacas/>

1.4 Alpacas en Uruguay

Las alpacas solo existían en zoológicos en nuestro país, recientemente se han importado alpacas desde Chile a dos establecimientos agropecuarios situados en Migues (Canelones). Otro establecimiento de tipo turístico se ubica en el departamento de Maldonado y sus alpacas proceden del sur de Argentina (Figs. 3 y 4). 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 Ruminantes 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.

1.5 Estado actual del conocimiento anatómico del aparato digestivo

La alpaca desde el punto de vista alimenticio es un herbívoro selectivo y oportunista, en este caso manifiesta preferencia por las herbáceas y solamente ramonea cuando hay extrema necesidad; además, debe beber agua todos los días (San Martín, 1991).

Las familias de Ruminantia y Camelidae tienen un gran y compartimentalizado 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).

En relación al intestino es importante en estudios comparativos la relación entre la longitud del intestino delgado y la del intestino grueso, lo cual ha sido uno de los parámetros utilizados para categorizar a los rumiantes en nichos alimentarios Hofmann (1989). En relación a la anatomía intestinal de los rumiantes, claramente el gran volumen y espacio que ocupa el proventrículo modifica característicamente la disposición de las asas intestinales y su ubicación topográfica. Gran parte del intestino grueso está agrupado en una formación en forma de disco (asa espiral del colon ascendente). Las mayores diferencias entre los rumiantes se dan en la disposición del colon ascendente y en la proporción de longitud de las diversas partes (Westerling, 1975). Existe una amplia variabilidad en el número de giros del asa espiral que pueden ir de 1,5 a 4 y, en las especies que la presentan, también hay amplia variabilidad en el último giro del asa distal del colon ascendente que

acompaña al yeyuno fuera de la parte espiralada (Westerling, 1975). En los rumiantes domésticos se han demostrado muchas irregularidades en los giros del colon ascendente (Pérez y col., 2009), pero por ejemplo en la jirafa es muy desarrollado y describe varias flexuras (Pérez y col., 2009).

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

En el ganado doméstico, por ejemplo - como representante de las especies de pastoreo – se alcanzan proporciones de 4.0-5.5, que es incluso más alto que el rango de 4.0-5.0 dado para los herbívoros típicos. Esta elevada proporción se debe sobre todo a un largo intestino delgado, pues el ciego y el intestino grueso son cortos. Se ha conocido desde hace mucho tiempo que el ganado, para el tamaño de su cuerpo, tiene un intestino grueso corto. Las razones de esta diferencia entre el ganado y otros rumiantes pueden ser especuladas. Los bovinos domésticos tienen una retención de líquidos significativamente menor que otros rumiantes lo que podría causar una elevada pérdida de la proteína microbiana procedente del estómago. Como esta proteína no es tan fácil digestión como las proteínas de origen vegetal, el largo intestino delgado del ganado podría presumiblemente representar una adaptación a esta alta afluencia de microbios. El intestino grueso corto, por otra parte, podría ser una consecuencia de la competencia por el espacio intra-abdominal entre los órganos. La inusualmente alta frecuencia respiratoria en el ganado bovino, podría derivarse del hecho de que el particularmente voluminoso proventrículo de estos animales reduce el espacio disponible para el pulmón, lo que exige alta frecuencias de respiración compensatoria. El alto contenido de agua en las heces del ganado bovino, podría ser causado por el hecho de que el voluminoso proventrículo reduce el espacio disponible para la absorción de agua del colon. En estas especulaciones se apoyó nuestra idea de que en los rumiantes pastoreadores especialmente adaptados, una alta relación de intestino delgado al grueso puede ser observada (Pérez y col., 2009). Sin embargo, un largo intestino grueso, y bajo contenido de humedad fecal, también se han observado en varias especies de rumiantes salvajes pastoreadores.

2. OBJETIVOS

Objetivo General:

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

Objetivos Particulares:

- Describir las diferentes secciones del intestino.
- Realizar mediciones macroscópicas de peso y longitud de las diferentes partes del tracto intestinal.
- Describir la irrigación arterial del intestino de la alpaca.

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 intestino después de seccionar el píloro justo antes del duodeno y el canal anal caudalmente, y se removieron sus mesos de la pared abdominal dorsal. 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 determinaron con una cinta de medición estándar. También se registraron los pesos llenos y vacíos de todas las porciones intestinales. Para el estudio de los vasos sanguíneos arteriales, en 2 adultos y 2 recién nacidos se inyectó látex coloreado de rojo en la arteria carótida común de un lado del cuello. La repleción del sistema arterial se monitoreó por su aparición en la arteria femoral.

Se tomaron fotos con una cámara digital (Nikon D7100, Nikon Corporation, Tokio, Japón).

3. RESULTADOS

El inicio del duodeno y límite con el estómago estaba indicado interiormente por la presencia del torus pilórico (Fig. 5). El duodeno tenía una dilatación inicial o ampolla duodenal (Fig. 5).

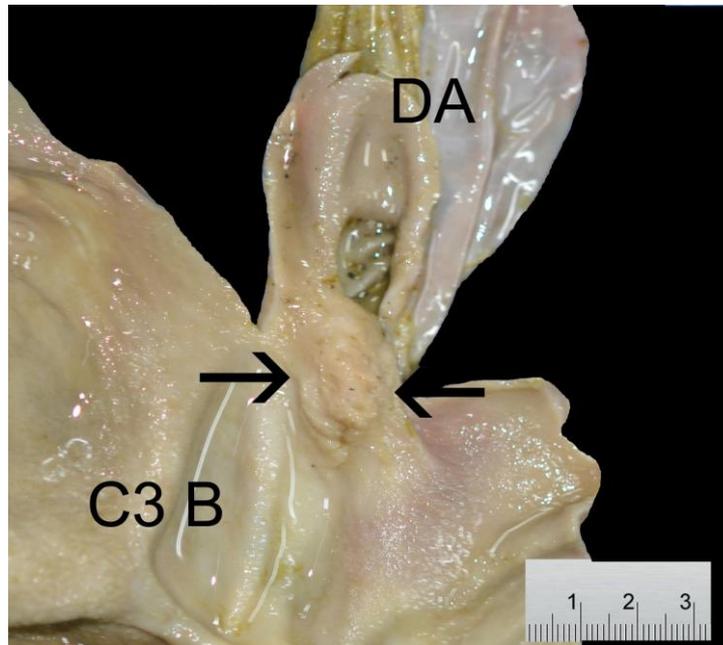


Figura 5: Interior de la parte distal de C3 B y la ampolla duodenal (DA) mostrando el torus pilórico (flechas) de una alpaca.

El intestino delgado de las alpacas medía 771 ± 140 cm de longitud (Fig. 6). La longitud del intestino grueso era de 610 ± 128 cm. Por lo tanto, la relación de longitud del intestino delgado vs intestino grueso era de 1.26. La longitud del ciego era de 14.8 ± 2.6 cm, y sus pesos lleno y vacío fueron 59 ± 15 g y 18 ± 3 g. El ciego estaba adherido al íleon por el estrecho pliegue ileocecal. Ambos, el ciego y el colon eran lisos externamente, y no tenían saculaciones o bandas. El colon ascendente fue la porción más desarrollada de todo el intestino, y tenía la disposición más compleja (Fig. 7). El colon ascendente tenía tres ansas: el ansa proximal, el ansa espiral y el ansa distal.



Figura 6: Intestino aislado y separado de sus mesos de una alpaca mostrando la relación entre intestino delgado y grueso. 1: Duodeno 2: Yeyuno; 3: Íleon; 4: Ciego; 5: Ansa proximal del colon ascendente; 6: Ansa espiral del colon ascendente; 7: Ansa distal del colon ascendente; 8: Colon descendente.

El ciego y el ansa proximal fueron las porciones más anchas del intestino. El asa proximal describió un giro de 360° y se continuaba por el asa espiral. La longitud del ansa proximal fue de 88 ± 23 cm, y sus pesos lleno y vacío fueron 636 ± 226 g y 105 ± 21 g, respectivamente.

El asa espiral de las alpacas estaba formada por 5.5 giros centrípetos, una flexura central, y 5.5 giros centrífugos. El ansa proximal rodeaba completamente al ansa espiral. El asa espiral era visible como una masa en forma de cono truncado y estaba fijada al mesenterio del *Colon ascendens* (Fig. 7). El último giro centrífugo del ansa espiral estaba seguido por el ansa distal que tenía disposición en forma de letra S; la primera curva estaba abierta caudalmente y la segunda abierta cranealmente (Fig. 7).



Figura 7: Órganos digestivos abdominales aislados de una alpaca. 1: Hígado; 2: Estómago; 3: Duodeno 4: Yeyuno; 5: Ansa proximal del colon ascendente; 6: Ansa espiral del colon ascendente; 7: Mesocolon ascendente; 8: Ansa distal del colon ascendente; 9: Colon transverso; 10: Colon descendente.

A nivel de la flexura cólica derecha la segunda parte del *Ansa distalis* estaba seguida por el corto colon transverso que formaba una simple curva alrededor de la arteria mesentérica craneal continuando luego el colon descendente. El último continuaba como recto en la entrada de la cavidad pelviana. La longitud del resto del colon ascendente (ansas espiral y distal), transverso, colon descendente y recto fue de 508 ± 118 cm, y sus pesos lleno y vacío fueron 593 ± 109 g y 234 ± 39 g, respectivamente.

Irrigación arterial del intestino

La mitad craneal del duodeno estaba irrigada por la arteria pancreático duodenal craneal, rama indirecta de la arteria celíaca, la irrigación de la parte distal del duodeno estaba dada por la arteria pancreático duodenal caudal procedente de la arteria mesentérica craneal. El yeyuno recibía numerosas arterias yeyunales procedentes de la arteria mesentérica craneal, las cuales se anastomosaban entre sí por inosculación. La primera anastomosis unía la primera arteria yeyunal con una rama de la arteria pancreático duodenal caudal. La última se unía a la rama ileal de la arteria ileocecólica, la que provenía de la arteria mesentérica craneal.



Figura 8: Irrigación arterial del intestino de la alpaca. 1: Arteria mesentérica craneal; 2: Arterias yeyunales; 3: Arteria ileocecólica.

La forma, trayecto y distribución de la arteria ileocecólica de la alpaca mostró características propias relacionadas a los giros centrípetos y centrífugos del asa espiral cólica. Las arterias del ciego, del colon ascendente y de la porción adyacente del colon transverso provienen de la arteria mesentérica craneal, por medio de las arterias ileocecólica y cólica media. La arteria mesentérica craneal desprendía la arteria ileocecólica que se dirigía caudalmente. El ansa espiral del colon ascendente fue irrigado por las ramas cólico y cólico derecho de la arteria ileocecólica.

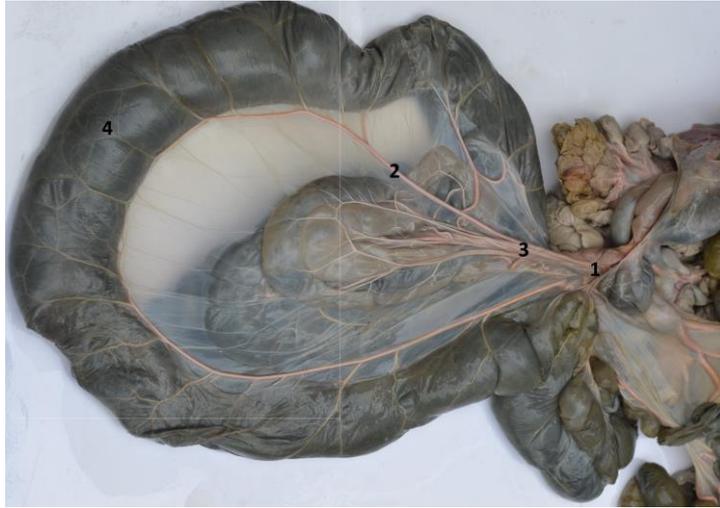


Figura 9: Distribución arterial en el meso del asa proximal del colon ascendente. 1: Arteria mesentérica craneal; 2: Rama de la arteria ileocecólica al asa proximal del colon ascendente; 3: Arteria ileocecólica; 3: Asa proximal del colon ascendente.

Esta arteria ileocecólica también dio ramas para el asa proximal del colon ascendente y la rama ileal mesentérica para el íleon. Luego continuó como arteria cecal. La arteria cecal fue en el pliegue ileocecal hacia el íleon, dando ramas al ciego e íleon. Estas ramas forman una rama ileal antimesentérica muy delgada y difusa dentro del pliegue ileocecal. El íleon también fue irrigado por las arterias ileales.

5 DISCUSIÓN

Hasta donde podemos conocer, esta es la primera descripción anatómica con interpretación funcional del tracto intestinal de la alpaca, a lo cual agregamos medidas originales para evaluaciones comparativas futuras.

Con respecto a la disposición del intestino, especialmente del colon ascendente hay mucha similitud y convergencia con lo descrito para los rumiantes domésticos y salvajes (Westerling, 1975; Barone, 2009; Pérez y col., 2008, 2009, 2015; König y Liebich, 2015), pero hay más giros en el caso de la alpaca a nivel del ansa espiral. El colon ascendente de la alpaca tenía tres ansas (proximal, espiral y distal), similar a lo ya descrito en bovinos, ovinos y caprinos (Smith, 1955a; 1955 b; Smith y Meadows, 1956; Smith, 1959; Barone, 2009; Nomina Anatómica Veterinaria, 2012) y otros ciervos (Westerling, 1975; Pérez y col., 2008). También y coincidiendo con las descripciones de otras especies de rumiantes, el ansa espiral estaba constituida por giros centrípetos, una flexura central y giros centrífugos. La disposición y el número de giros fue constante en los animales estudiados, en contraste con lo que se ha reportado en los rumiantes domésticos y otras especies de ciervos, donde pueden ocurrir irregularidades (Smith, 1955a; Smith y Meadows, 1956; Westerling, 1975). Esto puede ser consecuencia del reducido número de animales estudiados. Con respecto a las medidas intestinales, la relación entre intestino delgado vs intestino grueso era de 1, 26 en las alpacas del presente estudio y de 2,0 (40 m vs. 19,5 m) en los dromedarios (Smuts y Bezuidenhout, 1987), las cuales son bajas si se comparan a las relaciones típicas de los rumiantes taxonómicos (Hofmann, 1989) y en el caso de la alpaca, distintivamente más bajas que las relaciones típicas reportadas en cérvidos (Pérez y col., 2008). Posiblemente, al menos dentro de los cérvidos, esta relación no está directamente relacionada con la alimentación. Del mismo modo, Clauss y col., (2005) encontraron en el tar del Himalaya (*Hemitragus jemlahicus*), una especie con una alta proporción de pasto en su dieta natural, tiene una relación intestino delgado: intestino grueso dentro del rango postulado por Hofmann (1989) para los ramoneadores. En realidad, Hofmann (2000) ya había dicho que su predicción con respecto a esta relación no se pudo confirmar en todas las especies investigadas. Posiblemente, al menos dentro de los cérvidos, esta relación no está directamente relacionada al nicho alimentario. Uno de los factores

determinantes de esta relación - la longitud del intestino grueso - está particularmente relacionada con el metabolismo del agua de la especie. En efecto, Woodall y Skinner (1993) demostraron en rumiantes africanos que aquellas especies con pérdidas particularmente bajas de agua fecales tenían un intestino grueso muy largo. De acuerdo a su hábitat, los rumiantes difieren en la cantidad de agua que pierden en sus heces (Clauss y col., 2004). Al comparar las proporciones de longitud del intestino delgado vs intestino grueso en la jirafa y el okapi a la del ganado doméstico (Pérez y col., 2009), la observación de Hofmann (1989) de que los rumiantes de diferentes tipos de alimentación tienen diferentes relaciones de longitud intestinal parece estar sustentada. La relación de la jirafa y el okapi de 1,3 y 2,0 respectivamente está en su mayoría incluso por debajo del rango de 1,9 a 2,7 dada para las especies ramoneadoras típicas. Por el contrario, el ganado doméstico - como un representante típico de las especies pastoreadoras - alcanza proporciones de 4,0-5,5, que es incluso mayor que el rango de 4,0-5,0 dado por Hofmann (1989) para los pastoreadores típicos (Pérez y col., 2009). Esta alta proporción se debe tanto a un particularmente largo intestino delgado y a un intestino grueso particularmente corto, incluyendo un breve ciego (Pérez y col., 2009). Se ha sabido durante mucho tiempo que el bovino tiene, por su tamaño corporal, el intestino grueso corto (Hecker y Grovum 1975). Las razones de esta diferencia entre el ganado vacuno y las jirafas se pueden basar en que el bovino tiene significativamente menor retención de líquidos que las jirafas (Clauss y col. 2006b; Pérez y col., 2009). La mayor longitud de intestino delgado que presenta el bovino también podría permitir un mayor aprovechamiento de la proteína microbiana que procede del rumen (Hummel y col. 2008b). Como esta proteína no se digiere tan fácilmente como la proteína de origen vegetal (Van Soest, 1994), el largo intestino delgado del bovino podría representar una adaptación a esta presuntiva alta afluencia de microbios. El intestino grueso corto, por otro lado, podría ser una consecuencia de la competencia por el espacio intra-abdominal entre órganos. Mortolaa y Lanthier (2005) especularon que la frecuencia de la respiración inusualmente alta observada en los bovinos, podría deberse al hecho de que el rumen particularmente voluminoso de estos animales reduce el espacio disponible para el pulmón, y necesitan de altas frecuencias respiratorias compensatorias. Del mismo modo, Clauss y col. (2003a) se había especulado que el alto contenido de agua en las heces de los bovinos, vista en la forma de defecación cuando se

compara a las especies que defecan en forma granulada como las jirafas (Clauss y col., 2004) podría también ser causada por el hecho de que el voluminoso rumen reduce el espacio disponible para los puntos de absorción de agua (intestino grueso). Estas especulaciones apoyarían el concepto de Hofmann (1989) de que, en particular los bovinos y otros pastoreadores, tengan altas relaciones de intestino delgado vs intestino grueso. Sin embargo, intestino grueso largo y bajo contenido de humedad fecales también se han observado en varias especies de rumiantes salvajes que pastan (Woodall y Skinner 1993; Hofmann, 1999; Clauss y col., 2004, 2005; Pérez y col., 2008). Por lo tanto, en lugar de caracterizar la diferencia entre los tipos de alimentación, las diferencias observadas en las proporciones intestinales son más probablemente fáciles de explicar en el bovino que en otras especies de rumiantes, como los cérvidos o los rumiantes ramoneadores.

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

necesita más investigación al respecto para saber exactamente que aporta a los requerimientos nutritivos del animal.

Los camélidos están particularmente adaptados a la conservación del agua, y el número de giros del ansa espiral es más alto que en los rumiantes domésticos. El ansa espiral de las alpacas consistía de 5,5 giros centrípetos, 1 flexura central y 5,5 giros centrífugos. De acuerdo a los libros de texto (Barone, 2009, König and Liebich, 2015) hay, por contraste, solo 3 o 4 giros en cada dirección en los pequeños rumiantes domésticos.

Estudios no publicados sobre la tolerancia a la restricción de agua muestran que el consumo de agua es más bajo en alpacas y llamas comparadas a la oveja (citados en San Martín, 1994), y Rübsamen y von Engelhardt (1975) demostraron que bajo restricción de agua, las llamas reducen el consumo de alimento a un grado menor que las cabras.

Para concluir, los resultados de este estudio dan evidencia desde la anatomía macroscópica acerca de la capacidad de los camélidos para conservar agua y vivir en medios ambientes áridos. La alpaca presenta las mismas capacidades que los otros camélidos.

Este trabajo describió las diferentes partes del intestino de la alpaca, con datos morfométricos y con descripción de su irrigación arterial.

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. (2009) Anatomie comparée des mammifères domestiques. Splanchnologie I. Appareil digestif, appareil respiratoire. Paris: Vigot Frères. 32: 385-506
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. In: *Ecology, evolution and behaviour of wild cattle: implications for conservation*, (M. Melletti, and J. Burton, eds.). Cambridge UK, Cambridge University Press. 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., Vallenias, 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. 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: Tsuda, T, Sasaki, Y, Kawashima, R. *Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants*. San Diego CA, Academic Press. 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: *Elevage et alimentation du dromadaire—Camel production and nutrition. Options méditerranéennes*, J. L. Tisserand, 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. Marín, J. C., Zapata, B., González, B. A., Bonacic, C., Wheeler, J. C., Casey, C., Bruford, M., Palma, E., Poulin, E., Alliende, M. A., y Spotorno, A. E. (2007) Sistemática, taxonomía y domesticación de alpacas y llamas: nueva evidencia cromosómica y molecular. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80: 121-140.
26. Moreno, R. (1991) Avances y perspectivas del conocimiento de los camélidos sudamericanos. En: *FAO, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación*.
27. 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.
28. 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.
29. Rübsamen, K., Von Engelhardt, W., 1975: Water metabolism in the llama. *Comparative Biochemistry and Physiology Series A*, 52: 595-598.
30. San Martín, F. (1991) Alimentación y Nutrición. Capítulo VII (213-262). En: *Fernández-Baca, S. (ed) Avances y perspectivas del conocimiento de los Camélidos Sudamericanos*. FAO. Santiago, Chile. 429 p.
31. San Martín, F. (1994) Avances y alternativas de alimentación para los camélidos sudamericanos. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 7(2). Disponible en: <http://sisbib.unmsm.edu.pe>. Fecha de consulta: 25/01/2017

32. 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.
33. Smuts, M. M. S., Bezuidenhout, A. J. (1987) *Anatomy of the dromedary*. Oxford: Oxford University Press. 244p.
34. 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.
35. 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.
36. 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.
37. *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. Fecha de consulta 23/01/17
38. 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.
39. Von Engelhardt, W., Sallmann, H. P. (1972) Resorption und Sekretion im Pansen des Guanacos (*Lama guanacoe*). *Zentralblatt für Veterinärmedizin A*, 19: 117-132.
40. 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.
41. Wheeler, J.C. (1984) La domesticación de la alpaca (*Lama pacos* L.) y la llama (*Lama glama* L.) y el desarrollo temprano de la ganadería autóctona en los Andes Centrales. *Boletín de Lima*, 36: 74-84.
42. Wheeler, J.C. (1995) Evolution and present situation of the South American Camelidae. *Biological Journal of the Linnean Society*, 54: 271-295.
43. 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.

44. Yarbrough, T. B., Snyder, J. R., Harmon, F. A. (1995) Laparoscopic anatomy of the llama abdomen. *Veterinary Surgery*, 24: 244-249.