



**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE VETERINARIA**

**“CAMBIOS ANATÓMICOS DEL OMASO DE TERNEROS HOLANDO
ALIMENTADOS CON HENO O CONCENTRADO EN LA ETAPA DE LACTANTE”**

Por:

María Victoria ANZA ETCHEVERRÍA

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:

.....

Segundo Miembro (Tutor):

.....

Dr. William Pérez

Tercer Miembro:

.....

Fecha:

.....

Autores:

.....

VICTORIA ANZA

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradecer a mi tutor Dr. William Pérez y a la Dra Noelia Vázquez por sus valiosos aportes, por su paciencia, comprensión y guía durante todos estos meses.

A mis padres por ser incondicionales y apoyarme durante mi carrera. A mi hermana por contenerme, aconsejarme y alentarme.

A la Facultad de Veterinaria y a la enseñanza de cada docente por la formación que me brindó.

Esta tesis está dedicada a los que no están hoy, a mis abuelos que le hubiese gustado ser parte de esta etapa ya que colaboraron en este camino. A “Leo”, mi primera mascota, mi primer paciente fue la que impulso fuertemente mi deseo de convertirme en Veterinaria.

TABLA DE CONTENIDO

Página

PÁGINA DE APROBACIÓN.....	2
AGRADECIMIENTOS.....	3
LISTA DE FIGURAS.....	5
LISTA DE TABLAS.....	6
RESUMEN.....	7
SUMMARY.....	9
1.INTRODUCCIÓN.....	11
1.1 <i>Rumiantes y estudios del aparato digestivo de los rumiantes</i>	11
1.2 <i>Caracterización del problema y antecedentes</i>	13
2.OBJETIVOS.....	17
2.1 <i>Objetivo general</i>	17
2.2 <i>Objetivos particulares</i>	17
3.MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
3.1 <i>Animales a utilizar</i>	18
3.2 <i>Eutanasia y consideración de aspectos éticos</i>	18
3.3 <i>Métodos de estudios</i>	18
3.4 <i>Nomenclatura</i>	19
3.5 <i>Estadísticas</i>	20
4.RESULTADOS.....	21
5.DISCUSIÓN.....	32
6.CONCLUSIÓN.....	36
7. BIBLIOGRAFÍA.....	37

LISTA DE FIGURAS

Página

Fig.1: Omaso de un ternero alimentado a concentrado.....	23
Fig.2: Omaso de un ternero alimentado a forraje.....	24
Fig. 3: Vista de las láminas y sus papilas en un animal alimentado a concentrado..	25
Fig.4: Vista de las láminas y sus papilas en un animal alimentado a forraje.....	26
Fig.5: Microscopía electrónica de barrido de las papilas unguiculiformes del orificio retículo-omasal de un animal alimentado a forraje.....	30
Fig.6: Microscopía electrónica de barrido de las papilas unguiculiformes del orificio retículo omasal de un animal alimentado a concentrado.....	30
Fig.7: Microscopía electrónica de barrido de las papilas omasales del centro de las láminas omasales de un animal alimentado a forraje.....	31
Fig.8: Microscopía electrónica de barrido de las papilas omasales del centro de las láminas omasales de un animal alimentado a concentrado.....	31
Fig.9: Microscopía electrónica de barrido de las papilas omasales próximas al orificio omaso- abomasal de un animal alimentado a forraje.....	32
Fig.10: Microscopía electrónica de barrido de las papilas omasales próximas al orificio omaso-abomasal de un animal alimentado a concentrado.....	32

LISTA DE TABLAS

Página

Tabla 1. Medidas tomadas del omaso (OM) y número de láminas omasales en ambos grupos de terneros	21
Tabla 2. Área de las láminas omasales en ambos grupos de terneros.....	27
Tabla 3. Longitud de las papilas omasales registradas al microscopio electrónico de barrido en ambos grupos de terneros.....	29

RESUMEN

El objetivo de este experimento fue determinar el efecto de dos dietas basadas en sustituto lácteo con la inclusión de concentrado o forraje sobre el desarrollo del omaso. Se utilizaron 10 terneros machos, recién nacidos, de la raza Holando. Durante la cría fueron alojados bajo techo en jaulas individuales de 2 x 1 metros, Se dividieron al azar en 2 grupos de 5 animales cada uno. Los animales fueron alimentados con sustituto lácteo comercial de alta calidad, suministrado al 20% del peso vivo, a un grupo se le adicionó la alimentación con heno de alfalfa ad libitum, al otro grupo se le administró alimento balanceado iniciador comercial ad libitum desde el inicio del ensayo hasta hasta los 60 días de edad cuando se eutanasiaron. El método de estudio de los animales fue la disección simple y con el uso de microscopio electrónico de barrido. Las medidas anatómicas se tomaron siguiendo los procedimientos estándar para los rumiantes. Las láminas omasales se disecaron con bisturí desde su base. Todas las láminas omasales fueron clasificadas en primarias, secundarias y terciarias y luego fueron escaneadas para realizar el cálculo de su área superficial. Para la medición del área superficial laminar, las láminas omasales disecadas se escanearon y se procesó utilizando un software de análisis de imágenes. Las mediciones del área se multiplicaron por 2 para reflejar la superficie de ambos lados de las láminas. Se tomaron muestras de las láminas omasales y se realizó microscopía electrónica de barrido. Los resultados principales indicaron que no existían diferencias significativas en peso corporal, pesos de omaso lleno y vacío, pesos de la pared omasal sin láminas, curvatura, altura y largo del omaso. Lo mismo pasó con el número de láminas primarias, secundarias y número total de láminas, excepto para las láminas de tercer orden que predominaron en el grupo alimentado a forraje ($p= 0.04$). En cuanto al área de las láminas primarias, secundarias, terciarias y el área laminar total todas eran significativamente mayores en el grupo de forraje ($p < 0,05$). En lo que respecta a la longitud de las papilas omasales registradas al microscopio electrónico de barrido se encontró que las papilas cercanas al orificio retículo-omasal tenían tendencia a ser significativamente mayores en el grupo alimentado a forraje ($p= 0,05$) y que en las papilas situadas a nivel de la proximidad del orificio omaso-abomasal existía diferencia significativa entre ambos grupos ($p=0,0014$), a favor del grupo de concentrado. La preponderancia del omaso en el animal suplementado con pasto y las diferencias en el desarrollo del omaso entre ambos grupos de terneros, coincidían con los trabajos donde se compararon rumiantes pastoreadores (“tipo ganado”) con los rumiantes

ramoneadores (“tipo alce”), en el sentido de que los alimentados a pasto tienen un omaso con mayor área de superficie laminar. Concluimos que ante la utilización de dos dietas diferentes y con una evaluación de un período inferior a dos meses, se detectaron diferencias anatómicas significativas entre los dos grupos de terneros. Esto indica la gran plasticidad y adaptabilidad que tiene el estómago del rumiante, que es capaz de demostrar diferencias significativas a nivel morfológico en períodos de tiempo relativamente cortos con diferentes dietas.

SUMMARY

The objective of this experiment was to determine the effect of two diets based on milk substitute with the inclusion of concentrate or forage on the development of the omasum. Ten male, newborn calves of the Holando breed were used. During the breeding they were housed indoors in individual cages of 2 x 1 meters, they were randomly divided into 2 groups of 5 animals each. The animals were fed with high quality commercial dairy substitute, supplied at 20% live weight, one group was added feed with alfalfa hay ad libitum, the other group was administered commercial starter balanced feed ad libitum since the beginning of the rehearsal until 60 days of age when were euthanized. The method of study of animals was simple dissection with use of scanning electron microscope. Anatomical measurements were taken following standard procedures for ruminants. The omasal laminae were dissected with a scalpel from its base. All omasal laminae were classified as primary, secondary and tertiary and then scanned to calculate their surface area. For the measurement of the laminar surface area, the dissected omasal laminae were scanned and processed using image analysis software. The area measurements were multiplied by 2 to detect the surface of both sides of the laminae. Samples of the omasal laminae were taken and scanning electron microscopy was performed. The main results indicated that there are no significant differences in body weight, full and empty weights, omasal wall weights without laminae, curvature, height and length of the omasum. The same happened with the number of primary, secondary laminae and total number of lamina, except for the third order laminae that were prevailing in the forage-fed group ($p = 0.04$). Regarding the area of the primary, secondary, tertiary laminae and the total laminar area, all were greater in the forage group ($p < 0.05$). Regarding the length of the omasal papillae registered with the scanning electron microscope, it was found that the papillae near to the reticulo-omasal orifice tend to be greater in the forage-fed group ($p = 0.05$) and that in the papillae located at the level of the proximity of the omaso-abomasal orifice, there was a significant difference between both groups ($p = 0.0014$), in favor of the concentrate group. the preponderance of the omasum in the animal supplemented with grass and the differences in the development of the omasum between both groups of calves, coinciding with the works where grazing ruminants ("cattle type") were compared with the browser ruminants ("moose type"), in the sense

that grass-fed ones have an omasum with a greater area of laminar surface. We concluded that before the use of two different diets and with an evaluation of a period inferior to two months, we detected anatomical differences between the two groups of calves. This indicates the great plasticity and adaptability of the ruminant's stomach, which is capable of demonstrating differences at a morphological level over certain relatively short time periods with different diets.

1. INTRODUCCIÓN

RUMIANTES Y ESTUDIOS DEL APARATO DIGESTIVO DE LOS RUMIANTES

Los rumiantes son ungulados de dedos pares (Orden Artiodactyla), y el suborden Ruminantia comprende 6 familias; los Antilocapridae, los Bovidae, los Cervidae, los Girafidae, Moschidae y Tragulidae. Los rumiantes habitan con éxito una gran cantidad de diferentes hábitats, se pueden encontrar en ambientes desérticos áridos, en regiones cubiertas de nieve profunda durante el invierno y en espesos y exuberantes bosques tropicales. Algunos toleran variaciones diurnas y estacionales extremas del clima, y sobreviven períodos de baja abundancia de forraje y agua. Las diversas especies de rumiantes han desarrollado una amplia gama de estrategias para hacer frente a los desafíos específicos de su hábitat, por ejemplo, por diferenciaciones en la morfología, fisiología, comportamiento, estructura social y ecología de la alimentación.

El ganado bovino es miembro del suborden Ruminantia, que representa el grupo más exitoso de grandes herbívoros existentes en términos de diversidad de especies. Debido a la relevancia económica de los rumiantes domésticos, se ha publicado una enorme cantidad de investigación sobre la anatomía y sobre las funciones detalladas del tracto gastrointestinal de los rumiantes (TGI) en relación a la digestión y absorción.

Los rumiantes presentan una gran adaptabilidad morfofisiológica frente a los cambios en la dieta. Estudios anatómicos detallados de los órganos digestivos que se han realizado en rumiantes salvajes aún no se han realizado en rumiantes domésticos, y mucho menos en los primeros meses de vida.

Los rumiantes tienen un estómago de múltiples cámaras, similar a otros fermentadores gástricos como canguros, hipopótamos, pecaríes o perezosos (Langer 1988). En el estómago de estos animales el material vegetal es parcialmente digerido por microbios simbióticos antes de que toda la digesta, que incluye la dieta parcialmente digerida y los microbios, pasen al intestino, donde las enzimas del herbívoro digieren aún más esta mezcla.

El estómago del rumiante consta de cuatro compartimentos: tres que representan el mal llamado "proventrículo" y el último que representa el estómago glandular (abomaso), el equivalente del estómago de los animales con estómago simple. Los tres primeros compartimentos del estómago del son, en la secuencia del proceso digestivo, el rumen, el retículo y el omaso. Desde el exterior, el rumen y el retículo forman una unidad: una gran cámara de fermentación con varios subcompartimentos, incluidos los sacos dorsal y ventral del rumen, los sacos ciegos caudodorsal y caudoventral del rumen, el receso ruminal, el saco craneal del rumen y el retículo. Todo el complejo a menudo se denomina retícolorumen (RR). El retículo es la parte más craneal del RR. La mayoría de los estudios realizados en rumiantes domésticos en la etapa de prerrumiante se han centrado en la morfofisiología del rumen y su mucosa.

Entre los aspectos aún no abordados en los terneros prerrumiantes están los que conciernen al omaso. Ubicado en el lado derecho del RR, el omaso es una estructura diferente. A diferencia del RR, que tiene una consistencia de la digesta que contiene, el omaso es más sólido al tacto y tiene forma de pelota. El omaso conduce al abomaso, que a su vez conduce al intestino delgado y luego al intestino grueso. El omaso se encuentra en el lado derecho de la cavidad abdominal, contra el diafragma, con el eje mayor casi vertical. La curvatura mayor está contra la pared abdominal derecha entre las costillas octava y décima. Las láminas primarias tienden a peduncularse en la inserción superior, y ocluyen parcialmente la entrada de ingesta durante las contracciones. Esta disposición también permite que principalmente las partículas de alimentación fina ingresen entre ellas y sigan de alguna manera por los pasadizos entre las láminas. Las láminas primarias se extienden desde la curvatura interna mayor hasta la longitud total del órgano y se extienden casi, si no completamente, a la pared medial o al surco omasal. (Becker y Marshall, 1963).

En el omaso, que es muy grande en los bovinos, el líquido se reabsorbe de la digesta procedente del retículo. El omaso tiene una estructura interna de "hojas" de diferentes tamaños que agrandan su superficie de absorción interna (Hofmann y Schnorr 1982). La digesta en el omaso es invariablemente mucho más seca que en el retículo (Clauss y col. 2009a, 2009b) y que en el abomaso donde el ácido, las enzimas y las secreciones aumentan el contenido de humedad nuevamente.

En general, se acepta que el omaso es principalmente un órgano de absorción de

agua, minerales, electrolitos y de ácidos grasos volátiles (von Engelhardt y Hauffe, 1975; Holtenius y Björnhag, 1989; Voelker y col., 2003; Resende y col., 2006). Por lo tanto, la relevancia funcional de un omaso grande podría ser contrarrestar la mayor salida de líquido del RR, aumentando la capacidad de absorción del omaso (Clauss y col., 2006b).

El parámetro morfológico más importante de este órgano es el área disponible para absorción, la cual depende del tamaño y número de las láminas omasales (Clauss y col., 2006). Yamamoto y col. (1994), demostraron diferencias en la distribución de las papilas omasales entre bovinos, ovinos y caprinos, así como modificaciones en la mucosa omasal debido a diferencias en las dietas. Se ha sugerido que las papilas unguiculiformes, ubicadas en el orificio retículoomasal, 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).

CARACTERIZACIÓN DEL PROBLEMA Y ANTECEDENTES.

La nutrición de los terneros jóvenes es de vital importancia para la salud de los terneros y la rentabilidad de las explotaciones lecheras. Muchos productores destetan los terneros a una edad temprana para reducir los costos asociados con la alimentación líquida. Una transición gradual, desde la alimentación líquida a la sólida permite a los terneros consumir y digerir suficiente alimento sólido para soportar el crecimiento durante y después del destete; esta transición coincide con varios cambios morfológicos y ajustes fisiológicos en el animal (Baldwin y col., 2004).

El sistema de alimentación de las terneras lecheras está cambiando drásticamente, pasando a ser muy alta la ingesta de lácteos en los primeros meses de vida, es un objetivo buscado (efectos a largo plazo en producción de leche). Esto es muy diferente al sistema hasta ahora predominante, que era el utilizar la mínima cantidad de lácteos por un tema de costos. El rol principal del alimento sólido ya no sería el de suministrar energía y proteína al ternero, aspecto cubierto por el alto consumo de lácteos, pero sí podría tener otros roles en el desarrollo del animal. Los sistemas modernos de alimentación de terneras tienden a optimizar el crecimiento en las primeras etapas de la vida, en el entendido de que esto mejorará la performance de estos animales cuando sean vacas adultas (Repetto y col., 2016).

Entre los desafíos fisiológicos más importantes de los terneros está el desarrollo del rumen, órgano que experimenta un gran desarrollo físico y metabólico (Warner y col., 1956; Flat y col., 1959; Sander y col., 1959; Smith, 1961; Gilliland y col., 1962; Hamada y col., 1976; Tamate y col., 1962; Ørskov y col., 1970). Se sabe que cantidades crecientes de concentrado en la dieta no resultan en cambios en la musculatura del rumen, pero sí en aumento de la densidad y altura de las papilas (Flatt y col., 1959; Rickard y Ternouth, 1965; Stobo y col., 1966). El uso excesivo de concentrados puede causar una acumulación rápida de los productos finales de la fermentación con una disminución del pH (Beharka y col., 1998), una disminución en la motilidad del rumen (Nocek, 1997; Owens y col., 1998), crecimiento excesivo y queratinización de las papilas ruminales (Nocek y Kesler, 1980), y, en consecuencia, una disminución en la absorción de AGV (Hinders y Owen, 1965). Por lo tanto, se ha planteado la hipótesis de que agregar fibra a una dieta concentrada reduciría los problemas ruminales (Cozzi y col., 2002; Suarez y col., 2006, 2007).

Estudios anatómicos detallados de los órganos digestivos que se han realizado en rumiantes salvajes aún no se han realizado en rumiantes domésticos, y mucho menos en los primeros meses de vida. Entre los aspectos aún no abordados en los terneros prerrumiantes están los que conciernen al retículo, surco reticular y omaso. Los rumiantes que tienen mayor porcentaje de pasto en su dieta natural, tienen en general crestas reticulares más altas que los ramoneadores y crestas secundarias, terciarias y hasta cuaternarias más pronunciadas (Hofmann, 1973; Langer, 1988). Clauss y col. (2010) determinaron 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. En qué etapa del desarrollo postnatal el retículo adquiere su desarrollo y funcionalidad adulta y si es influenciado o no por la dieta es un tema que tampoco se ha explorado.

Los pastoreadores tienden a tener un orificio retículoomasal más pequeño que los ramoneadores, lo que determinaría un tránsito más lento, retardando el paso de la digesta y dando más tiempo para la fermentación de la celulosa (Clauss y col., 2010). 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). Pero, ¿existen o no diferencias en el desarrollo papilar del omaso al ingerir diferentes dietas?, es otra de las tantas interrogantes que aún se desconocen.

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, y que el surco reticular era más desarrollado en los rumiantes ramoneadores. Si existe un mecanismo de bypass selectivo vía surco reticular, puede haber una ventaja nutricional que permita evitar en algunas dietas de carbohidratos las pérdidas que se pueden dar en la fermentación ruminal (Ørskov, 1986). Tampoco se conocen en los terneros prerrumiantes, estudios relativos al surco reticular.

Todas las investigaciones realizadas evaluando cambios morfológicos según los tipos de dieta en terneros se han centrado mayormente en el rumen. Si bien es el compartimento más grande del estómago de los rumiantes, se ha ignorado por completo el estudio de los otros órganos del aparato digestivo, que son fundamentales como las glándulas salivares, retículo, surco reticular, omaso, glándulas anexas e intestino, entre otros órganos.

Conocer cuál es la dieta más adecuada para obtener un desarrollo óptimo del retículo en el período de transición hacia la vida de rumiante, permitiría a los productores la mejor adaptación al período de rumiante, obteniendo una mejor performance en los animales.

Las variables a analizar permitirán conocer las distintas adaptaciones morfofisiológicas del aparato digestivo a las diferentes dietas que se utilizarán.

Dentro de nuestra línea de investigación y en otra tesis de grado, Fernández y Hornos (2019) reportaron en terneros neonatos que habían ingerido calostro que el omaso midió $6,50 \pm 0,71$ cm de altura por $8,20 \pm 0,71$ cm de largo, y su curvatura fue de $20 \text{ cm} \pm 2,83$ cm. Su peso lleno fue de $86,16 \pm 10,10$ g y vacío de $78,73 \pm 0,39$ g. En cuanto al número de láminas de este órgano se encontraron 20 láminas primarias, 19 láminas secundarias y 30 terciarias. Las láminas encontradas eran mayormente primarias, secundarias y terciarias; las láminas cuaternarias estaban reducidas a finas elevaciones que se vieron al microscopio electrónico de barrido que medían $222,33 \pm 13,65$ μm . El área total de las láminas primarias fue de $351,1 \pm 18,74$ cm^2 , el área total de las láminas secundarias fue de $252,1 \pm 14,86$ cm^2 y el de las láminas terciarias era de $145,1 \pm 64,52$ cm^2 . El área total de las láminas omasales era de $748,3 \pm 91,13$ cm^2 . Estos datos de Fernández y Hornos (2019) representan el punto de partida inicial que nos indican el tamaño del omaso y su área laminar, lo cual puede permitir evaluar las diferencias a las que llega el desarrollo del órgano en diferentes dietas y edades.

El objetivo del presente experimento es determinar el efecto de dos dietas basadas en sustituto lácteo con la inclusión de concentrado y forraje sobre el desarrollo del omaso.

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).

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo General:

Determinar el efecto de dos dietas basadas en sustituto lácteo con la inclusión de concentrado o forraje sobre el desarrollo morfológico del omaso.

2.2 Objetivos particulares:

1. Estudiar la anatomía macroscópica del omaso.
2. Aislar y medir el área de cada una de las láminas del omaso.
3. Realizar microscopía electrónica de barrido de las láminas omasales para estudiar la distribución y desarrollo papilar
4. Comparar los parámetros evaluados entre ambos grupos de terneros.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

Animales a utilizar

El ensayo experimental se realizó en el campo experimental n° 2 Instituto de Producción Animal Veterinaria (IPAV) ubicado en ruta 1, Km 42, Libertad, San José. Para este estudio se utilizaron 10 terneros machos, recién nacidos, de la raza Holando. Durante la cría fueron alojados bajo techo en jaulas individuales de 2 × 1 metros, estando todas en las mismas condiciones sanitarias y ambientales (Quigley y col. 2006). Se dividieron al azar en 2 grupos de 5 animales cada uno. Los animales fueron alimentados con sustituto lácteo comercial de alta calidad, suministrado al 20% de peso vivo, a un grupo se le adicionó la alimentación con heno de alfalfa *ad libitum*, al otro grupo se le administró alimento balanceado iniciador comercial *ad libitum desde* el inicio del ensayo hasta el desleche (60 días de vida). Se llevó a cabo un período de adaptación a las dietas de 4 días. Se mantuvieron en este régimen alimenticio hasta los 60 días de edad cuando se eutanasiaron.

Eutanasia y consideración de aspectos éticos

La eutanasia se realizó 2 horas después de la última ingesta de alimentos. El método de sacrificio utilizado incluyó el uso de pistola de perno cautivo y posterior desangrado mediante incisión de la vena yugular externa y la arteria carótida común. El método fue aprobado por la Comisión Honoraria de Experimentación Animal. El protocolo aprobado tenía el número N°685.

Métodos de estudio

El método de estudio de los animales fue la disección simple y con el uso de microscopio electrónico de barrido. Las medidas anatómicas se tomaron siguiendo los procedimientos estándar para los rumiantes (Hofmann y col., 1995; Pérez y col., 2015; Sauer y col., 2016). Para evitar sesgo en las mediciones, las mismas fueron realizadas por el mismo investigador.

La microscopía electrónica de barrido se realizó en el Servicio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias de la UdelaR.

Los omasos fueron disecados inmediatamente después de la evisceración; el peso lleno del omaso, la longitud de la curvatura omasal, el largo y ancho del omaso fueron registrados. Se incidió el omaso a lo largo de la base, se vació, se enjuagó y se dejó gotear durante 10 minutos antes de que se registrara el peso del órgano vacío. Las hojas del omaso se disecaron con bisturí desde su base. Todas las láminas omasales fueron clasificadas en primarias, secundarias y terciarias y luego fueron escaneadas para realizar el cálculo de su área superficial.

Para la medición del área superficial laminar, las láminas omasales disecadas se escanearon usando un escáner plano (HP Laserjet Pro MFP M130fw). Una barra de escala lineal se fijó a un lado de la superficie de escaneo, y luego el escaneo se procesó utilizando un software de análisis de imágenes. Las mediciones del área se multiplicaron por 2 para reflejar la superficie de ambos lados de las láminas.

Se tomaron muestras de las láminas omasales y se realizó microscopía electrónica de barrido. Para esto las láminas seleccionadas se colocaron en solución de formol al 10% durante 10 días, luego se retiraron las secciones a utilizar de tres lugares (cerca del orificio retículo-omasal, parte media de las láminas y cerca del orificio omaso-abomasal). Estas secciones eran cuadrados de 1 cm de lado que fueron colocadas en solución buffer fosfato salino (PBS) durante 2 horas. Luego las muestras se colocaron en soluciones crecientes de acetona (30 minutos en cada una), al 25, 50, 75 y 100 %, para luego ser llevadas al laboratorio de microscopía electrónica donde se realizó el secado de punto crítico y se recubrieron con paladio de oro.

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

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).

Estadística

Los datos se presentan como la media \pm DE. Se realizó el test de t para comparar los parámetros evaluados, para la realización del mismo se utilizó el Software libre Social Science Statistics: <https://www.socscistatistics.com/tests/studentttest/default2.aspx>. El nivel de significación se estableció en $P < 0,05$.

4. RESULTADOS

Los datos relativos al peso corporal, pesos lleno y vacío y dimensiones del omaso aparecen en la tabla 1. Ninguno de estos resultados mostró diferencias significativas entre ambos grupos de terneros (figura 1 y 2), excepto en las láminas de tercer orden que eran más numerosas en el grupo de forraje ($p = 0,04$).

Tabla 1. Medidas tomadas del omaso (OM) y número de láminas omasales en ambos grupos de terneros.

	Forraje	Concentrado	P (t-test)
Peso corporal (Kg)	87,7 ± 7,6	91,9 ± 8,7	Ns
Peso de OM lleno (g)	1072,0 ± 236,1	954,8 ± 255,3	Ns
Peso de OM vacío (g)	572,8 ± 106,2	542,3 ± 120,2	Ns
Peso de pared omasal sin láminas	225,5 ± 34,3	207,1 ± 32,0	Ns
Curvatura OM (mm)	32,2 ± 6,3	32,3 ± 3,3	Ns
Altura OM (mm)	12,9 ± 2,4	12,7 ± 2,5	Ns

Largo OM (mm)	14,1 ± 2,6	13,3 ± 1,4	Ns
Número de láminas de primer orden	22,2 ± 3,0	21,4 ± 3,0	Ns
Número de láminas de segundo orden	26,0 ± 3,7	23,8 ± 4,0	ns
Número de láminas de tercer orden	37,8 ± 3,6	37,0 ± 4,1	0,04
Número total de láminas	86,0 ± 5,4	77,0 ± 7,4	Ns

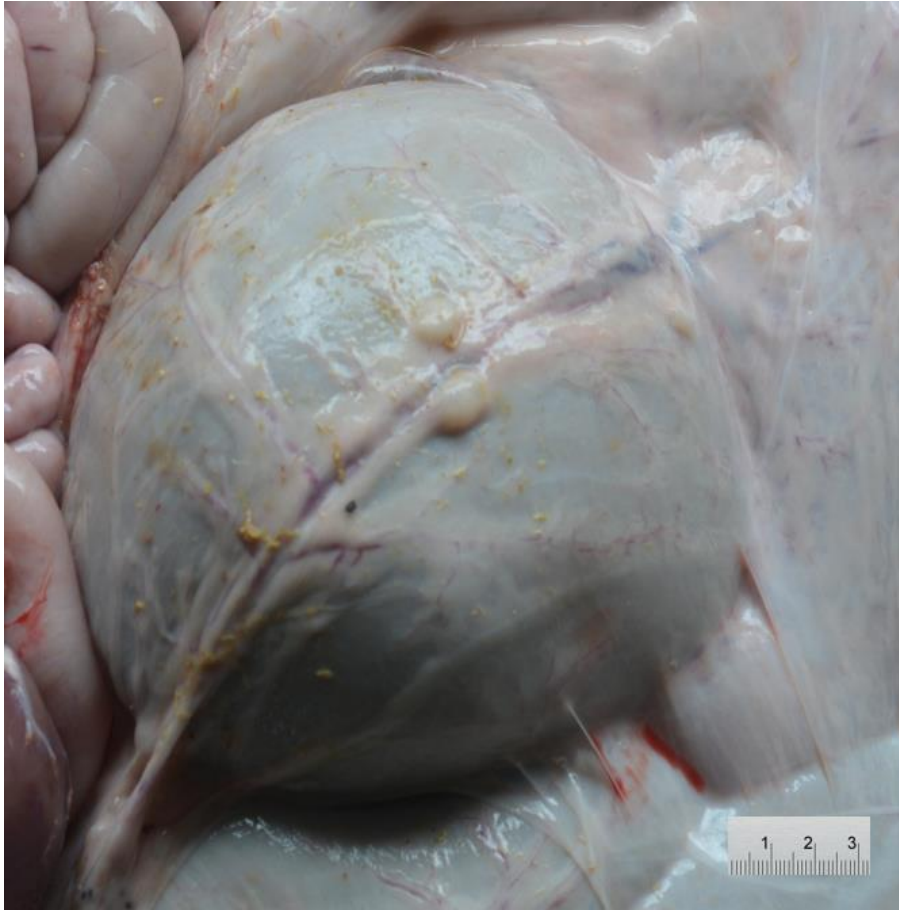


Fig.1: Omaso de un ternero alimentado a concentrado.

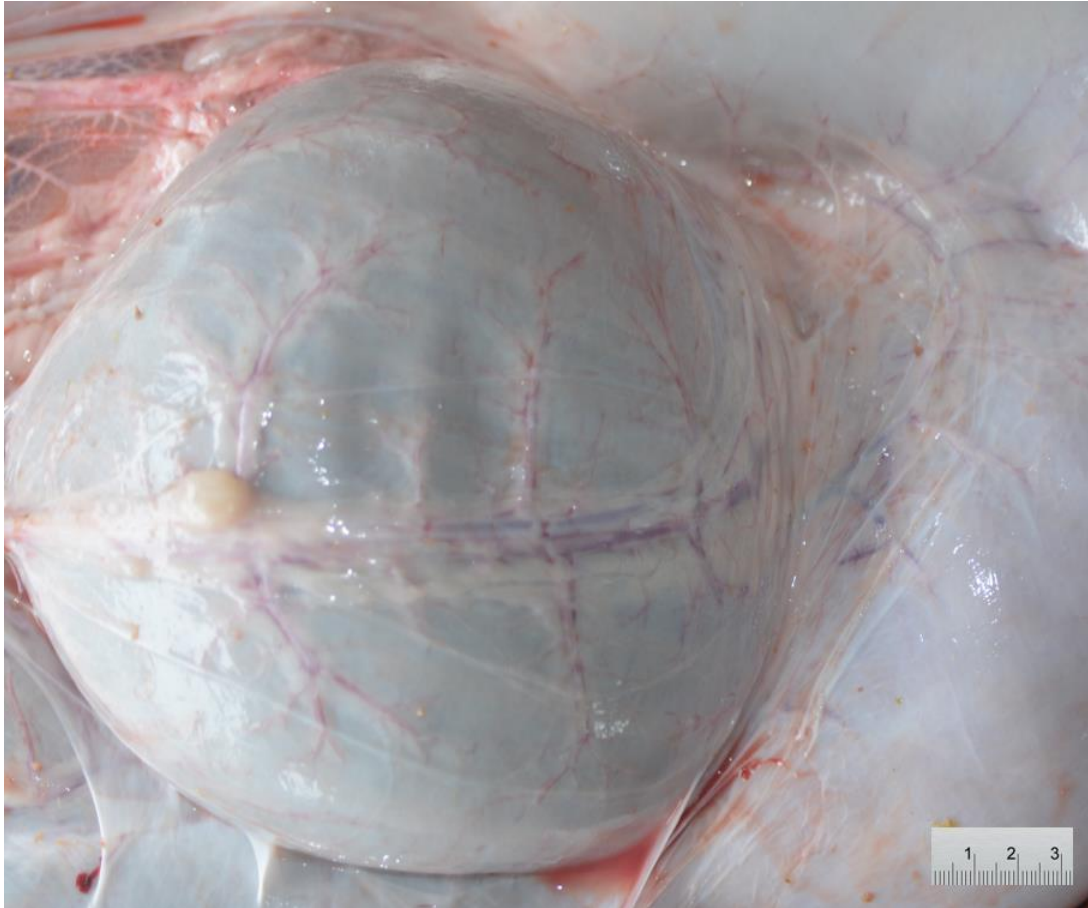


Fig.2: Omaso de un ternero alimentado a forraje.



Fig.3: Vista de las láminas y sus papilas en un animal alimentado a concentrado.



Fig.4: Vista de las láminas y sus papilas en un animal a forraje.

El estudio del área de superficie laminar (Tabla 2) indicó que el área de las láminas primarias, secundarias, terciarias y el área laminar total eran mayores en el grupo de forraje ($p < 0,05$).

Tabla 2. Área de las láminas omasales en ambos grupos de terneros.

	Forraje	Concentrado	P (t-test)
Área de láminas primarias (cm ²)	2456,8 ± 303,3	1821,2 ± 357,9	0,02
Área de láminas secundarias (cm ²)	1635,9 ± 192,3	1252,9 ± 289,0	0,04
Área de láminas terciarias (cm ²)	872,0 ± 155,4	622,0 ± 197,8	0,06
Área laminar total (cm ²)	4964,7 ± 543,2	3696,3±741,2	0,01

La longitud de las papilas omasales registradas al microscopio electrónico de barrido (Tabla 3) demostró que las papilas cercanas al orificio retículo-omasal (fig.5y6) tenían tendencia a ser significativamente mayores en el grupo alimentado a forraje ($p= 0,05$). Las papilas de la parte media de las láminas omasales (fig. 7 y 8) no mostraron diferencias significativas entre ambos grupos de terneros; no obstante, a nivel de la proximidad del orificio omaso-abomasal (fig.9 y 10) existía diferencia significativa entre ambos grupos ($p=0,0014$), a favor del grupo de concentrado.

Tabla 3. Longitud de las papilas omasales registradas al microscopio electrónico de barrido en ambos grupos de terneros. ORO: Orificio retículo-omasal, OAB: Orificio omasoabomasal.

	Forraje	Concentrado	P (t-test)
ORO	1073,2 ± 255,0	797,8 ± 214,7	0,05
Parte media	458,8 ± 128,9	528,5 ± 38,0	ns
OAB	239,6 ± 41,2	343,0 ± 49,6	0,00142

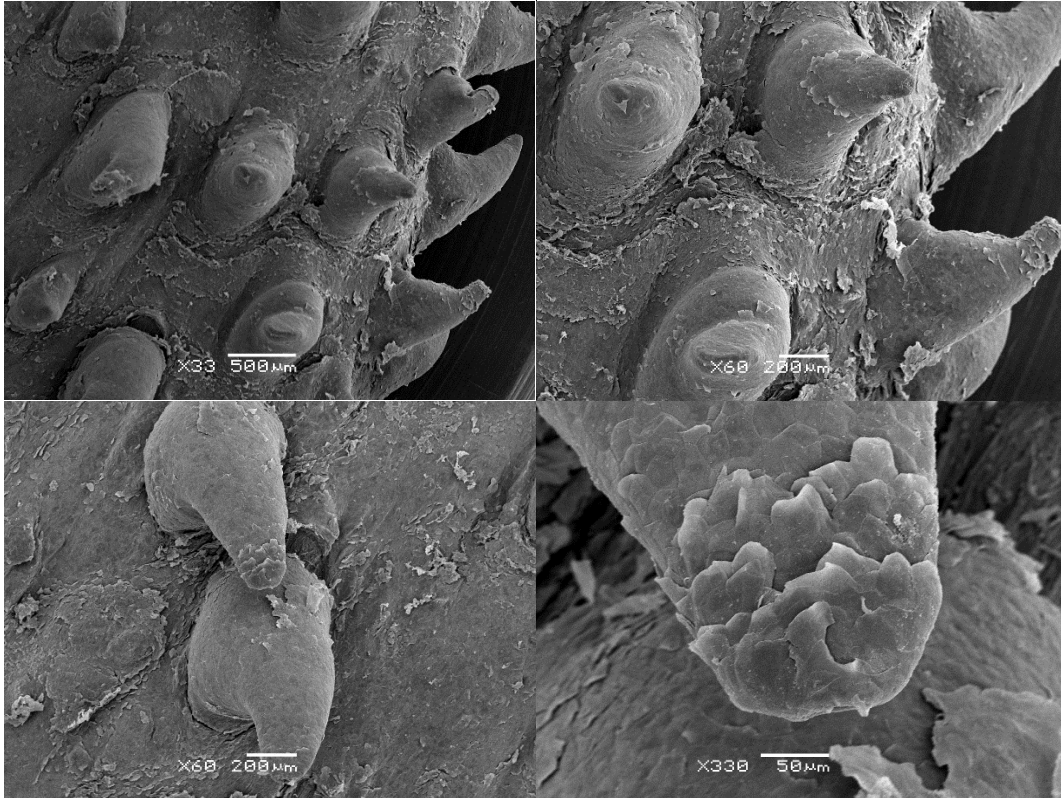


Fig. 5: Microscopía electrónica de barrido de las papilas unguiculiformes del orificio retículo-omasal de un animal alimentado a forraje (a 33, 60 y 330 aumentos respectivamente).

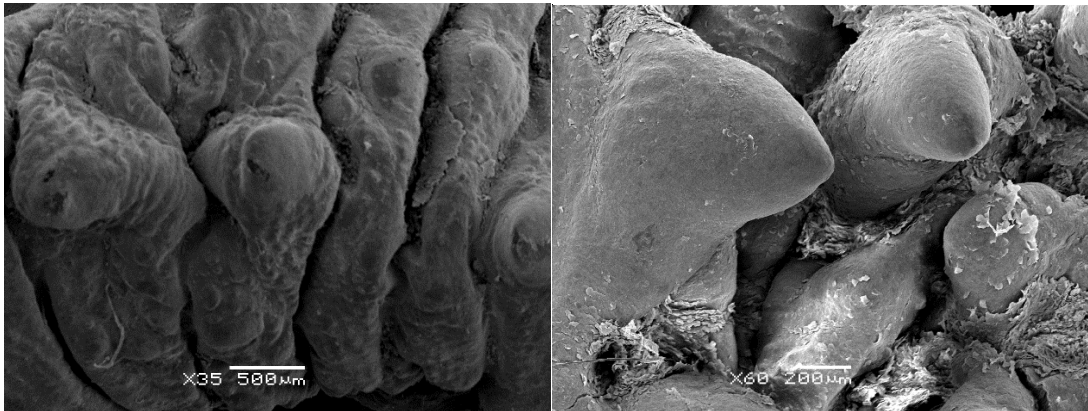


Fig. 6: Microscopía electrónica de barrido de las papilas unguiculiformes del orificio retículo-omasal de un animal alimentado a concentrado (a 35 y 60 aumentos respectivamente).

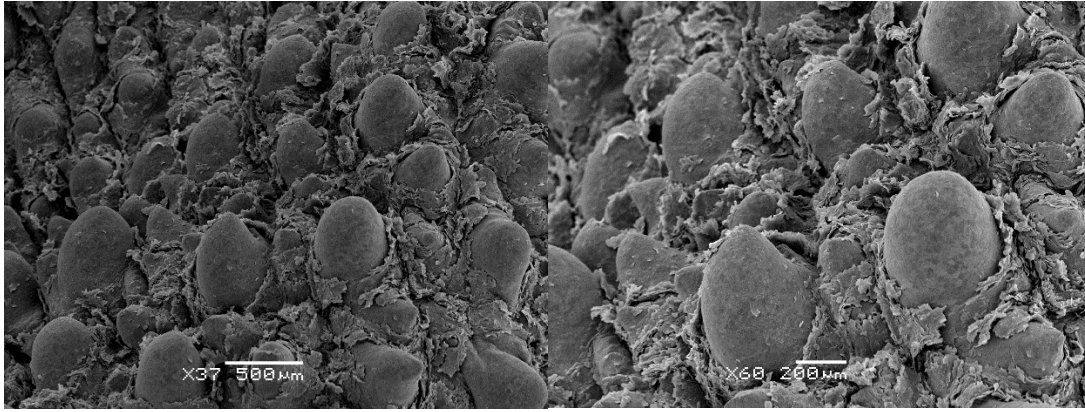


Fig. 7: Microscopía electrónica de barrido de las papilas omasales del centro de las láminas omasales de un animal alimentado a forraje (a 37 y 60 aumentos respectivamente).

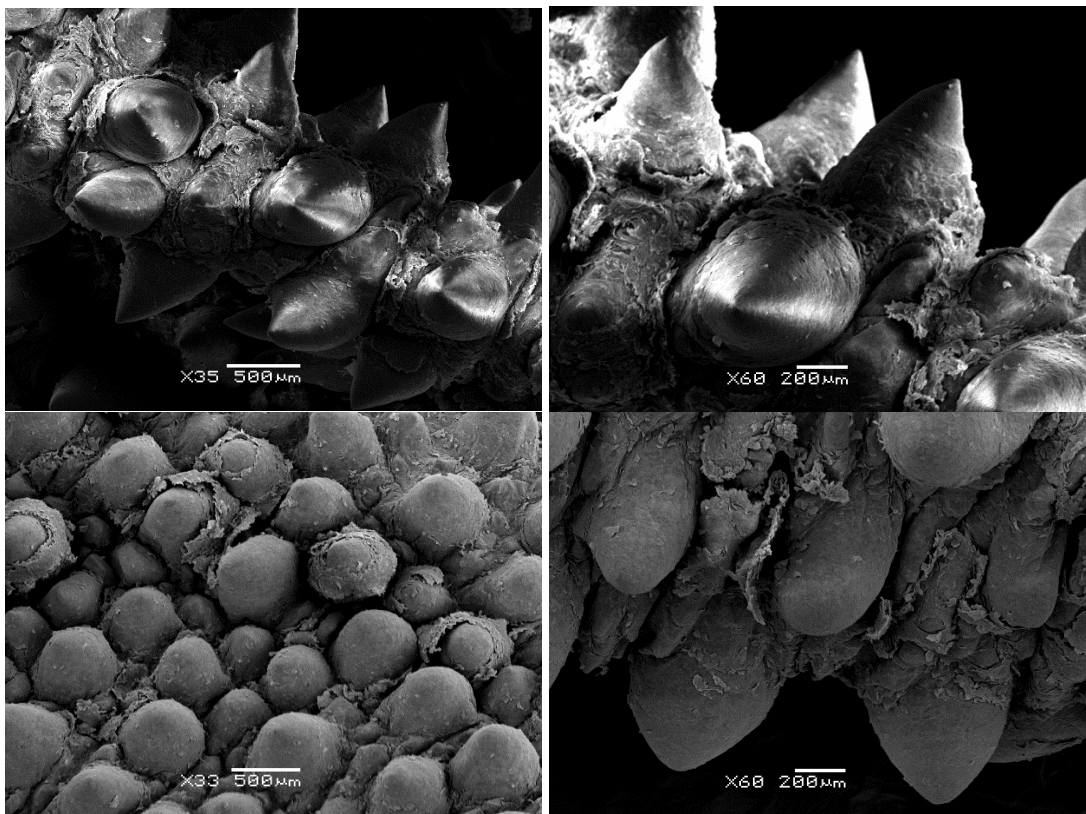


Fig. 8: Microscopía electrónica de barrido de las papilas omasales del centro de las láminas omasales de un animal alimentado a concentrado (a 35, 60, 33 y 60 aumentos respectivamente).

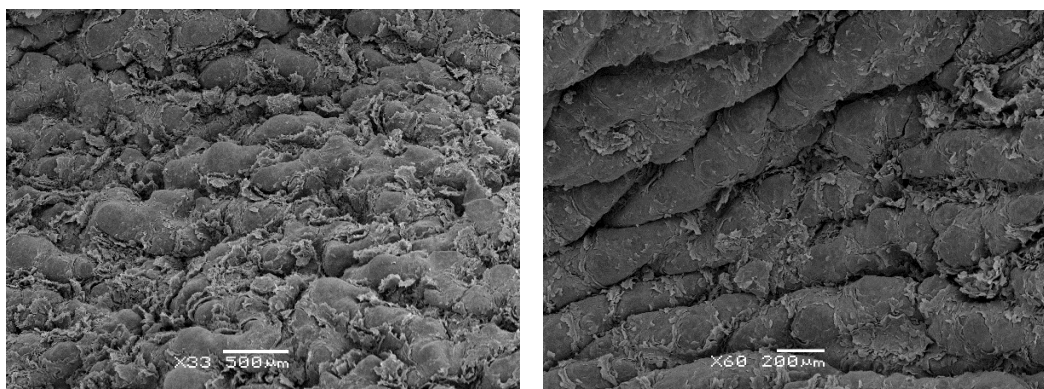


Fig. 9: Microscopía electrónica de barrido de las papilas omasales próximas al orificio omaso-abomasal de un animal alimentado a forraje (a 33 y 60 aumentos respectivamente).

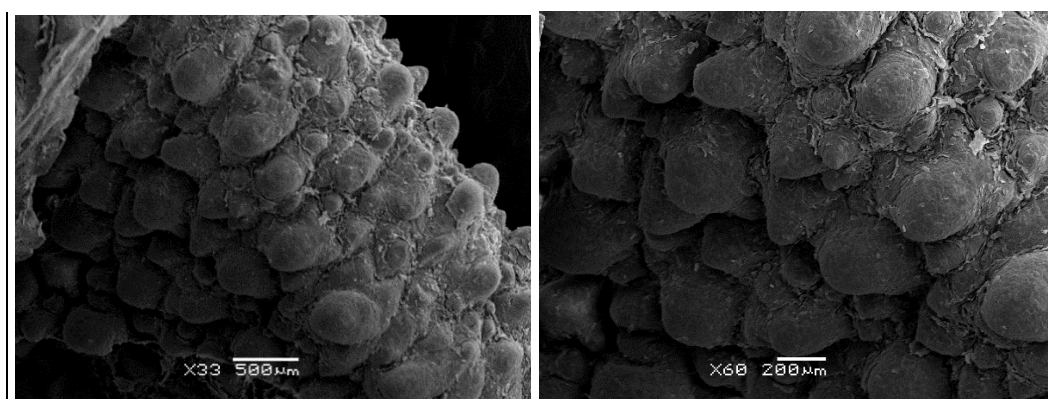


Fig. 10: Microscopía electrónica de barrido de las papilas omasales próximas al orificio omaso-abomasal de un animal alimentado a concentrado (a 33 y 60 aumentos respectivamente).

5. DISCUSIÓN

Este trabajo es el primer reporte de un estudio comparativo entre dos grupos de terneros con dietas de sustituto lácteo suplementadas con forraje y concentrado en la etapa de lactante (0 a 60 días). En este trabajo se tomaron pesos y dimensiones del órgano, se midió el área de la superficie laminar y se realizó microscopía electrónica de barrido de las láminas en ambos grupos de terneros.

Los resultados principales indicaron que no existían diferencias significativas en peso corporal, pesos de omaso lleno (fig. 1 y 2) y vacío, pesos de la pared omasal sin láminas, curvatura, altura y largo del omaso. Lo mismo pasó con el número de láminas primarias, secundarias y número total de láminas, excepto para las láminas de tercer orden que predominaron en el grupo alimentado a forraje ($p= 0.04$). En cuanto al área de las láminas primarias, secundarias, terciarias y el área laminar total todas eran significativamente mayores en el grupo de forraje ($p < 0,05$). En lo que respecta a la longitud de las papilas omasales registradas al microscopio electrónico de barrido (fig. 5 y 6) se encontró que las papilas cercanas al orificio retículo-omasal tenían tendencia a ser significativamente mayores en el grupo alimentado a forraje ($p= 0,05$) y que en las papilas situadas a nivel de la proximidad del orificio omaso-abomasal (fig.9 y 10) existía diferencia significativa entre ambos grupos ($p=0,0014$), a favor del grupo de concentrado.

Los rumiantes taxonómicos han desarrollado el omaso como una estructura anatómica cuya función principal es la eliminación de líquido antes de que la digesta llegue a los sitios de secreción de ácido gástrico y enzimas (Clauss y Hofmann, 2014; Clauss y col., 2019). Basado en el hecho de que los tragulidos, los rumiantes más ancestrales, no tienen omaso (Agungpriyono y col., 1992; Clauss y col., 2019), este órgano ha sido interpretado como una "innovación clave" que facilitó la aparición más diversa por rumiantes más avanzados, (Infraorden Pecora) (Clauss y Rössner, 2014; Clauss y col., 2019). Diferencias en el tamaño, forma y estructura del omaso han sido descritas durante mucho tiempo entre las diferentes especies de rumiantes (Garrod, 1877; Langer, 1973), y el trabajo comparativo de Hofmann (1969, 1973, 1988) lo correlacionó con las adaptaciones a los diferentes tipos de alimentación, con los rumiantes pastoreadores "tipo ganado" teniendo omasos más grandes (Clauss y col., 2006; Langer, 1988; Clauss y col., 2019). Lo que demuestra nuestro trabajo es que,

con un período inferior a dos meses, se pueden detectar diferencias anatómicas significativas entre dos grupos de animales de la misma especie y en la etapa de cría ante dos dietas diferentes. Esto indica la gran plasticidad y adaptabilidad que tiene el estómago del rumiante.

En los terneros estudiados, no existieron diferencias significativas en pesos de omaso lleno y vacío (fig. 1 y 2), pesos de la pared omasal sin láminas, curvatura, altura y largo del omaso. El tamaño, el peso y el llenado del omaso generalmente aumentan con el contenido de fibra de la dieta, tanto en rumiantes domésticos juveniles como maduros (Stobo et al., 1966; Lauwers, 1973; Hamada y col., 1975; Bailey, 1986; Johnson et al., 1987; McLeod y Baldwin, 2000). El omaso muestra una variación significativa entre individuos en el ganado (Becker et al., 1963), que también fue evidente en el addax en términos de la variabilidad en el número de hojas omasales de diferentes órdenes (Tahas y col., 2017). La masa de tejido omasal no difirió en dos grupos de Addax, uno con forraje y otro con concentrado (Tahas y col., 2017)

La diferencia entre los terneros que fueron alimentados con forraje o concentrado en la morfología del omaso se vio reflejada en diferencias en la superficie omasal absorbible disponible, la cual cuantificamos midiendo el área de la superficie laminar. Respecto a la función predominante del omaso, el parámetro morfológico más importante probablemente es el área disponible para la absorción. El área de superficie laminar se correlaciona significativamente con el porcentaje de pasto en la dieta natural, apoyando la interpretación que los rumiantes que pastan en general tienen omasos más grandes (Clauss, y col., 2006). Por lo tanto, era esperable que los terneros alimentados con pasto en este estudio tuvieran mayor área de superficie laminar.

Cuando se estudia la superficie laminar omasal no se debe asumir una capacidad similar de absorción por unidad de superficie de tejido omasal entre los dos grupos de terneros. Si consideramos que las papilas omasales (igual que las ruminales) incrementan la superficie de la mucosa, puede haber diferencias entre los dos grupos, con variaciones a lo largo de la superficie de la lámina. Nuestros resultados reportados con el uso del microscopio electrónico de barrido indicaron que había diferencias a favor de las papilas más cercanas al orificio retículoomasal en el grupo de forraje (fig. 5 y 6) y a favor del grupo de concentrados en el orificio omasoabomasal (fig. 9 y 10); lo

cual indica variabilidad en su desarrollo y cierto equilibrio, pero no nos permite determinar si hay más papilas (y en consecuencia mayor capacidad absorbente) en un grupo que en el otro, no obstante podemos hipotetizar que si la hay, que los omasos de los alimentados a forraje pueden tener mayor capacidad absorbente, debido a la existencia de una mayor superficie laminar y a un desarrollo papilar similar entre ambos grupos. En este sentido, Lauwers (1973) encontró una diferencia significativa entre el área de superficie omasal total en ganado lechero alimentado con alto contenido de fibra comparado con ganado vacuno que recibió alimentos bajo en fibra. Fluharty y col. (1999), McClure y col. (2000) y McLeod y Baldwin (2000) encontraron un mayor peso de tejido omasal en corderos criados con forraje en lugar de corderos criados con concentrados. La superficie de las hojas de primer orden del omaso fue significativamente mayor en animales alimentados con heno ($P = 0.012$), y la superficie total de la lámina omasal tendió ser más grande en este grupo ($P = 0.059$) y esto debe ser consecuencia de la reorganización del tejido en lugar de acreción (Tahas y col., 2017). Con respecto a los rumiantes salvajes, Mathiesen y col. (2000) observaron una reducción estacional en el tamaño de omaso y superficie de absorción en renos cuya dieta de invierno contenía plantas forrajeras altamente digeribles como líquenes, pero sin reducción en una población de renos cuya dieta de invierno consistía en dieta fibrosa de baja calidad.

Estudios más controlados se necesitan en representantes de diferentes especies de rumiantes para determinar si tal potencial de adaptación en la expansión y reducción de la superficie omasal difiere en alcance entre especies y tipos de alimentación.

De la misma forma, sería interesante realizar este tipo de estudios en rumiantes de edad más avanzada, juveniles o adultos, o saber qué pasaría si este tipo de alimentación se continuara hasta la edad adulta.

6. CONCLUSIONES

Ratificando el postulado anatómico de Ruffini (1925) de que la forma es una imagen de la función, parece claro que la preponderancia del omaso en el animal suplementado con pasto y las diferencias en el desarrollo del omaso entre ambos grupos de terneros, coincidan con los trabajos donde se compararon rumiantes pastoreadores (“tipo ganado”) con los rumiantes ramoneadores (“tipo alce”), en el sentido de que los alimentados a pasto tienen un omaso con mayor área de superficie laminar y tal vez, mayor capacidad absortiva.

Lo que demuestra este trabajo es que, con un período inferior a dos meses, se detectaron diferencias anatómicas significativas entre los dos grupos de terneros y en la etapa de cría ante dos dietas diferentes. Esto indica la gran plasticidad y adaptabilidad que tiene el estómago del rumiante, que es capaz de demostrar diferencias significativas a nivel morfológico en períodos de tiempo relativamente cortos.

7. BIBLIOGRAFÍA

1. Agungpriyono, S., Yamamoto, Y., Kitamura, N., Yamada, J., Sigit, K., Yamashita, T. (1992). Morphological study on the stomach of the lesser mouse deer (*Tragulus javanicus*) with special reference to the internal surface. *Journal of Veterinary Medical Science*, 54: 1063-1069.
2. Bailey, C. B. (1986). Growth of digestive organs and their contents in holstein steers: relation to body weight and diet. *Canadian Journal of Animal Science*, 66: 653–661.
3. Baldwin, R. L., McLeod, K. R., Klotz, J. L., Heitmann, R. N. (2004). Rumen development, intestinal growth and hepatic metabolism in the pre-and postweaning ruminant. *Journal of Dairy Science*, 87: E55-E65.
4. Becker, R. B., Marshall, S.P., Arnold, P.D. (1963). Anatomy, development, and functions of the bovine omasum. *Journal of Dairy Science*, 46(8): 835-839.
5. Beharka, A.A., Nagaraja, T.G., Morrill, J.L., Kennedy, G.A., Klemm, R.D. (1998). Effects of form of the diet on anatomical, microbial, and fermentative development of the rumen of neonatal calves. *Journal of Dairy Science*, 81: 1946–1955.
6. Clauss, M., Hofmann, R.R., Hummel, J., Adamczewski, J., Nygren, K., Pitra, C., Streich, W. J. Reese, S. (2006). 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.
7. Clauss, M., Fritz, J., Bayer, D., (2009a). Physical characteristics of rumen contents in two small ruminants of different feeding type, the mouflon (*Ovis ammon musimon*) and the roe deer (*Capreolus capreolus*). *Zoology*. 112: 195–205.
8. Clauss, M., Fritz, J., Bayer, D., (2009b). 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 A*, 152: 398–406.
9. 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.

10. Clauss, M., Hofmann, R. R. (2014). The digestive system of ruminants, and peculiarities of (wild) cattle. En: Melletti, Burton J. *Ecology, evolution and behaviour of wild cattle*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 57-62.

11. Clauss, M., Rössner, G. E. (2014). Old world ruminant morphophysiology, life history, and fossil record: exploring key innovations of a diversification sequence. *Annales Zoologici Fennici*, 51: 80-95.

12. Cozzi, G., Gottardo, F., Mattiello, S., Canali, E., Scanziani, E., Verga, M., Andrighetto, I. (2002). The provision of solid feeds to veal calves: I. Growth performance, forestomach development, and carcass and meat quality. *Journal of Animal Science*, 80: 357-366.

13. Ehrlich, C., Codron, D., Hofmann, R. R., Hummel, J., Clauss, M. (2019). Comparative omasum anatomy in ruminants: Relationships with natural diet, digestive physiology, and general considerations on allometric investigations. *Journal of Morphology*, 280: 259-277.

14. Fernández, M., Hornos, L. (2019). Anatomía del aparato digestivo de terneros Holando neonatos. Tesis de Grado, Facultad de Veterinaria, Montevideo, Uruguay, 47 p.

15. Flatt, W. P., Warner, R. G., Loosli, J. K. (1959). Evaluation of several techniques used in the study of developing rumen function. Ithaca, Cornell University, 30 p.

16. Fluharty, F. L., McClure, K. E., Solomon, M. B., Clevenger, D. D. Lowe, G. D. (1999). Energy source and ionophore supplementation effects on lamb growth, carcass characteristics, visceral organ mass, diet digestibility, and nitrogen metabolism. *Journal of Animal Science*, 77: 816–823.

17. Garrod, A. H. (1877). Notes on the visceral anatomy and osteology of the ruminants, with a suggestion regarding a method of expressing the relations of species by means of formulae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, p. 2–18.

18. Gilliland, R. L., Bush, L. J., Friend, J. D. (1962). Relation of ration composition to rumen development in early-weaned dairy calves with observations on ruminal parakeratosis. *Journal of Dairy Science*, 45:1211–1217.

19. Hamada, T., Maeda, S., Kameoka, K. (1975). Factors influencing growth of rumen, liver, and other organs in kids weaned from milk replacers to solid foods. *Journal of Dairy Science*, 59: 1110–1118.
20. Hinders, R. G., Owen, F. G. (1965). Relation of ruminal parakeratosis development to volatile fatty acid absorption. *Journal of Dairy Science*, 48:1069– 1073.
21. Hofmann, R. R. (1969). Zur Topographie und Morphologie des Wiederkäuermagens im Hinblick auf seine Funktion (nach vergleichenden Untersuchungen an Material ostafrikanischer Wildarten). *Zentralblatt für Veterinärmedizin*, 10 (Suppl):1–180.
22. Hofmann, R. R. (1973). *The Ruminant Stomach*. Nairobi: East African Literature Bureau, V.2
23. Hofmann, R. R., Schnorr, B. (1982). *Die funktionelle Morphologie des Wiederkäuer-Magens*. Stuttgart: Ferdinand Enke.
24. Hofmann, R. R. (1988) Morphophysiological evolutionary adaptations of the ruminant digestive system. En: *Aspects of Digestive Physiology in Ruminants*. Dobson, A. Dobson, M. J. Ithaca, Cornell University Press, p.1-20.
25. Hofmann, R. R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78: 443–457.
26. Hofmann, R.R., McKnight, 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.
27. 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. Part A*, 94: 105–109.
28. Johnson, C. L., Johnson, D. E., Rumpler, W. V. 1987: Source and level of alimentation effects on visceral organ mass of fat steers. En: *Energy Metabolism of Farm Animals*. (P. W. Moe, H. F. Tyrrell, P. J. Reynolds, eds). Totowa, Rowman and Littlefiled, pp 50–53.
29. Langer, P. (1973). Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Magen der Artiodactyla (Owen, 1848). II. Untersuchungen am Magen der Tylopoda und Ruminantia. *Gegenbaurs Morphol Jahrb*. 119: 633-695.

30. Langer, P. (1988). The mammalian herbivore stomach. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
31. Lauwers, H. (1973). Morfologische bijdrage tot de kennis van herresorberend vermogen van rundercoormagen. Mededelingen van de Faculteit Diergeneeskunde Rijksuniversiteit Gent, 17: 1–261.
32. Mathiesen, S. D., Haga, Ø. E., Kaino, T., Tyler, N. J. C. (2000). Diet composition, rumen papillation and maintenance of carcass mass in female Norwegian reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) in winter. Journal of Zoology, 251:129-138.
33. McLeod, K. R., Baldwin, R. L. (2000). Effects of diet forage: concentrate ratio and metabolizable energy intake on visceral organ growth and in vitro oxidative capacity of gut tissues in sheep. Journal of Animal Science, 78: 760-770.
34. McClure, K. E., Solomont, M. B., Loerch, S. C. (2000). Body weight and tissue gain in lambs fed an all-concentrate diet and implanted with trenbolone acetate or grazed on alfalfa. Journal of Animal Science, 78: 1117-1124.
35. Nocek, J. E., Kesler, E. M. (1980). Growth and Rumen Characteristics of Holstein Steers Fed Pelleted or Conventional Diets¹. Journal of Dairy Science, 63: 249-254.
36. Nocek, J. E. (1997). Bovine acidosis: Implications on laminitis. Journal of Dairy Science, 80:1005–1028.
37. Ørskov, E. R., D. Benzie, Kay, R. N. B. 1970. The effects of feeding procedure on closure of the oesophageal groove in young sheep. British Journal of Nutrition, 24: 785–794.
38. Ørskov, E. R. (1986). Future perspectives for the protection of nutrients from fermentation in the rumen. En: Neimann-Sorensen A (ed) New developments and future perspectives in research on rumen function (ECC Agricultural Series, EUR 10054). Office for Official Publications of the European Community, Brussels, pp 217–226
39. Owens, F. N., Secrist, D. S., Hill, W. J., Gill, D. R. (1998). Acidosis in cattle: a review. Journal of Animal Science, 76: 275-286.
40. 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.

41. Quigley, J. D., Wolfe, T. A., Elsasser, T. H. (2006). Effects of additional milk replacer feeding on calf health, growth, and selected blood metabolites in calves. *Journal of Dairy Science*, 89: 207-216.
42. Repetto, J. L.; Mendoza, A; Antúnez, G.; Cajarville, C. (2016). Nuevos paradigmas en la Cría y Recría de Hembras lecheras. Jornadas Uruguayas de buiatría. Paysandú: Centro Médico Veterinario de Paysandú/Sociedad Uruguay de Buiatría,p. 34-41.
43. Resende Júnior, J.C., Pereira, M. N., Bôer, H., Tamminga, S. (2006). Comparison of Techniques to Determine the Clearance of Ruminant Volatile Fatty Acids. *Journal of Dairy Science*, 89: 3096-3106.
44. Rickard, M. D., Ternouth, J. H. (1965). The effect of the increased dietary volatile fatty acids on the morphological and physiological development of lambs with particular reference to the rumen. *Journal of Agricultural Science*, 65: 371–382.
45. Ruffini, A. (1925). *Fisiogenia: la biodinámica dello sviluppo ed i fondamentali problemi morfologici dell'embriologia generale*. Milano, Vallardi.
46. Sander, E. G., H. N. Warner, H. N. Harrison, Loosli, J. K. (1959). The stimulatory effect of sodium butyrate and sodium propionate on the development of rumen mucosa in the young calf. *Journal of Dairy Science*, 42:1600–1605.
47. 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: 338–349.
48. Smith, R. H. (1961). The development and function of the rumen in milk-fed calves. II. Effect of wood shavings in the diet. *Journal of Agricultural Science*, 56: 105–113.
49. Stobo, I. J. F., Roy, J. H. B., Gaston, H. J. (1966). Rumen development in the calf. 1. *British Journal of Nutrition*, 20:171–188.
50. Stobo, I. J. F., Roy, J. H. B., Gaston, H. J. (1966). Rumen development in the calf. 2. The effect of diets containing different proportions of concentrates to hay on digestive efficiency. *British Journal of Nutrition*, 20: 189–215.
51. Suárez, B. J., Van Reenen, C. G., Gerrits, W. J. J., Stockhofe, N., Van Vuuren, A. M. y Dijkstra, J. (2006) Effects of Supplementing Concentrates

Differing in Carbohydrate Composition in Veal Calf Diets: II. Rumen Development¹. *Journal of Dairy Science*, 89: 4376-4386.

52. Suárez, B. J., Van Reenen, C. G., Stockhofe, N., Dijkstra, J., Gerrits, W. J. J. (2007). Effect of Roughage Source and Roughage to Concentrate Ratio on Animal Performance and Rumen Development in Veal Calves¹. *Journal of Dairy Science*, 90: 2390-2403.

53. Tahas, S. A., Martin Jurado, O., Hammer, S., Arif, A., Reese, S., Hatt, J. M., Clauss, M. (2017). Gross measurements of the digestive tract and visceral organs of addax antelope (*Addax nasomaculatus*) following a concentrate or forage feeding regime. *Anatomia Histologia Embryologia*, 46: 282-293.

54. Tamate, H., A. D. McGilliard, N. L. Jacobson, Getty, R. (1962). Effect of various dietaries on the anatomical development of the stomach in the calf. *Journal of Dairy Science*, 45: 408–420.

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. Voelker, J. A., Allen, M. S. (2003). Pelleted beet pulp substituted for high-moisture corn: 3. Effects on ruminal fermentation, pH, and microbial protein efficiency in lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science*, 86: 3562-3570.

57. von Engelhardt, W., Hauffe, R. (1975). Funktionen des Blattermägens bei kleinen Hauswiederkäuern. IV. Resorption und Sekretion von Elektrolyten. *Journal of Veterinary Medicine Series A*, 22: 363–375.

58. Warner, R. G., W. P. Flatt, Loosli, J. K. (1956). Dietary factors influencing the development of the ruminant stomach. *Agricultural and Food Chemistry*, 4: 788–801.

59. Yamamoto, Y., Kitamura, N., Yamada, J., Andren, A., Yamashita, T. (1994). Morphological study of the surface structure of the omasal laminae in cattle, sheep and goats. *Anatomia Histologia Embryologia*, 23: 166-176.