



UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

**DESCRIPCIÓN ANATÓMICA E HISTOLÓGICA DEL
TRACTO DIGESTIVO DEL ARUCO (*Anhima cornuta*;
LINNAEUS, 1766): UNA ESPECIE DE AVE FOLÍVORA**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la Ilustre Universidad Central de Venezuela, por la bachiller Carla Andreína Rudolf Hurtado, como requisito parcial para optar al título de Licenciada en Biología

Tutoras:

Dra. María Alexandra García – Amado

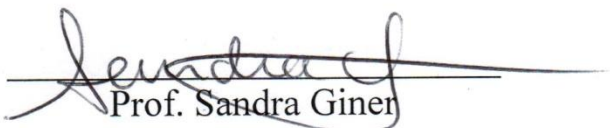
Dra. María Lorena Márquez

CARACAS, VENEZUELA
MARZO – 2019

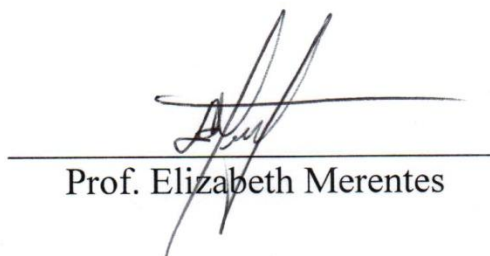
DEL EXAMEN PÚBLICO Y SOLEMNE DEL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DE LA Br. CARLA ANDREÍNA RUDOLF HURTADO

Quienes suscribimos, miembros del jurado evaluador designado por el Consejo de la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela para examinar el Trabajo Especial de Grado de la Br. Carla Andreína Rudolf Hurtado, C.I.: 20.770.754, titulado **“DESCRIPCIÓN ANATÓMICA E HISTOLÓGICA DEL TRACTO DIGESTIVO DEL ARUCO (*Anhima cornuta*; LINNAEUS, 1766): UNA ESPECIE DE AVE FOLÍVORA”** para optar al título de Licenciada en Biología, considerando que dicho trabajo cumple con los requisitos exigidos en los reglamentos respectivos, lo consideramos **APROBADO**.

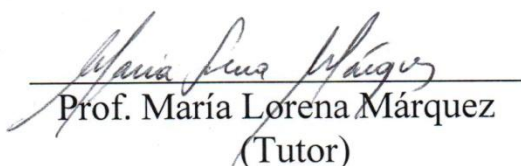
Para dar fe de ello, se levanta la presente acta en Caracas, a los 20 días del mes de marzo del año 2019.



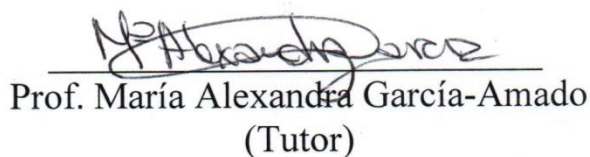
Prof. Sandra Giner



Prof. Elizabeth Merentes



Prof. María Lorena Márquez
(Tutor)



Prof. María Alexandra García-Amado
(Tutor)

DEDICATORIA

A Judith, porque todo lo que pueda alcanzar es gracias a ti.

*A mis enanos: Abraham, Aarón, Moisés y Camila.
Ojalá nos veamos pronto.*

A la memoria de Elizabeth y Taborda.

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias de la Ilustre Universidad Central de Venezuela, *La casa que vence la sombra*, y a los profesores que durante todo este tiempo contribuyeron de algún modo en mi formación, no sólo académica, sino como persona.

Al Laboratorio de Cultivo de Tejidos y Biología de Tumores del Instituto de Biología Experimental (IBE), por permitirme trabajar y aprender de ustedes durante la realización de este proyecto.

Al Laboratorio de Fisiología Gastrointestinal del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), por adoptarme como un miembro más, y permitirme participar en sus actividades.

A la Colección Ornitológica Phelps (COP), especialmente a Margarita Martínez y al Prof. Miguel Lentino, por suministrar el material biológico empleado en el presente estudio, y por proveer material bibliográfico indispensable tanto para el marco teórico como para la discusión de este trabajo.

A la Prof. Mercedes Salazar, por contribuir con dos referencias valiosísimas en materia de histología del tracto digestivo de aves, que fueron básicamente mi primer encuentro con el tema.

Al señor Elisaúl “Yun” Quevedo y a su familia, por su hospitalidad y la ayuda invaluable que prestaron en campo. Gracias también por demostrar que no es necesario tener mucho para compartir con otros.

A Daniel García, por guiarnos en nuestra primera salida de campo.

A mis tutoras, por su paciencia infinita, y por la buena disposición siempre. Prof. María Lorena, gracias por haber accedido a formar parte del proyecto y por orientarme en el componente histológico del mismo. Prof. María Alexandra, gracias no sólo por guiar parcialmente este trabajo, sino también por adoptarme como parte de su equipo, y permitirme participar en actividades alternas.

A mis muchachos, la familia que uno elige. Las personas que han llenado este viaje de risas, aventuras y buena compañía; aunque hoy, como casi todas las familias, también esté regada por el mundo. Andrea, Carolina, Daniela, Diego, Fernando, Juan, Kelly, Luz: qué alegría haber coincidido y verlos crecer. Para ustedes, todo lo bueno.

A Marco Mejía y Carolina Aristimuño, por su amistad, y por haber soportado leer múltiples versiones de este escrito, porque un par de ojos extra, o dos, siempre se agradecerán.

Papá, tía, abuela: gracias por dejarme saber que no he estado sola. Los amo.

Mamá, hermanos: a ustedes les debo todo. A ti, mamá, gracias por ser mi mejor ejemplo de perseverancia y tenacidad. Nos vemos pronto, y no olvides que *“si puedo volar más alto que un águila, es porque tú eres el viento bajo mis alas”*.

A todos ustedes,
Gracias totales.

RESUMEN

El consumo de hojas como principal fuente de energía resulta una dieta rara en aves debido a su bajo valor nutritivo, siendo necesario ingerir grandes cantidades para cubrir los requerimientos energéticos de los individuos. Especies que explotan este recurso han desarrollado diferentes adaptaciones anatómicas y fisiológicas que les permiten optimizar la extracción y absorción de nutrientes. Según la estrategia seleccionada, el tracto digestivo exhibe ciertas modificaciones que pueden ser estudiadas mediante análisis anatómicos e histológicos. El aruco (*Anhima cornuta*), una especie perteneciente a la familia Anhimidae, es una de las pocas aves consideradas estrictamente folívoras. La relación entre la dieta y el tamaño de esta ave, sugiere la presencia de un tracto digestivo altamente especializado. En este sentido, el objetivo del presente trabajo consistió en caracterizar anatómica e histológicamente el tracto digestivo del aruco, relacionando la estructura hallada con el hábito alimenticio de la especie. La descripción anatómica se llevó a cabo mediante la toma de medidas morfológicas del tracto digestivo; mientras que la caracterización histológica fue realizada mediante la aplicación de coloraciones con hematoxilina – eosina, la tinción tricrómica de Masson, y la coloración con ácido peryódico de Schiff. Los resultados obtenidos a nivel anatómico indican una clara diferenciación del tracto digestivo, logrando distinguir seis regiones correspondientes a esófago, proventrículo, molleja, intestino delgado, intestino grueso y ciegos. A diferencia de lo descrito en la mayoría de las aves, en el aruco, el proventrículo es grande en relación con la molleja; aunque esta última se encuentra bien desarrollada. El tracto intestinal corresponde a la mayor porción del tracto digestivo en términos de extensión y capacidad relativa, encontrando además un intestino grueso relativamente largo. A nivel histológico, la estructura microanatómica hallada coincide con lo descrito en aves, donde la pared del tracto digestivo está compuesta por cuatro túnicas consistentes en mucosa, submucosa, muscular externa y serosa o adventicia, las cuales presentan variaciones en cuanto a su desarrollo, o el de las láminas que las constituyen, a lo largo de los distintos órganos que componen el tracto digestivo. Entre las características más resaltantes observadas en el aruco, se encuentra: la mucosa esofágica fuertemente plegada y sin grado aparente de queratinización o cornificación; el intenso desarrollo muscular del aparato gástrico, especialmente en la pared de la molleja; y la separación espacial de las glándulas gástricas y tubulares en el proventrículo. En la región intestinal se señala la presencia de vellosidades y criptas de Lieberkühn a nivel del intestino delgado, y únicamente de criptas en el intestino grueso. Los ciegos, por su parte, fueron morfológica e histológicamente catalogados como ciegos linfáticos al ser relativamente pequeños y presentar un linfoepitelio. Si bien varias de las características, tanto macro como microanatómicas, descritas en el tracto digestivo del aruco, parecen estar relacionadas con el hábito alimenticio de la especie, otros estudios son requeridos para determinar con mayor certeza estas relaciones morfofuncionales y las posibles estrategias empleadas por esta ave frente a la dieta folívora.

ÍNDICE

DEDICATORIA.....	i
AGRADECIMIENTOS.....	ii
RESUMEN	iv
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
INTRODUCCIÓN.....	1
Anatomía e histología general del tracto digestivo de las aves	1
Folivoría	5
Influencia de la dieta sobre el tracto digestivo	6
Familia Anhimidae	8
ANTECEDENTES	10
OBJETIVOS.....	14
General	14
Específicos.....	14
METODOLOGÍA.....	15
Obtención de las muestras del tracto digestivo	15
Preparación histológica de las muestras del tracto digestivo	16
Procesamiento histoquímico.....	16
<i>Coloración con hematoxilina-eosina de Mayers (H&E)</i>	17
<i>Tinción tricrómica de Masson (T. Masson)</i>	17
<i>Coloración de Ácido Periódico de Schiff (PAS)</i>	18
Establecimiento de relaciones morfofuncionales ligadas a la dieta herbívora	19
RESULTADOS	20
Anatomía macroscópica del tracto digestivo del aruco	20
Caracterización histológica del tracto digestivo del aruco	23
<i>Esófago</i>	24
<i>Porción posterior del esófago o buche</i>	26
<i>Proventrículo</i>	30
<i>Molleja</i>	33
<i>Intestino delgado</i>	35

<i>Intestino grueso</i>	41
<i>Ciegos</i>	45
DISCUSIÓN	47
Esófago	47
Proventrículo	54
Molleja.....	57
Intestino delgado	60
Intestino grueso	64
Ciegos	66
Posibles estrategias digestivas del aruco frente a la dieta folívora.....	68
CONCLUSIONES	72
RECOMENDACIONES	74
BIBLIOGRAFÍA	75

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Estructura histológica de la pared del tracto digestivo de vertebrados	2
Figura 2: Aspecto macroscópico de la porción pregástrica y gástrica del tracto digestivo del aruco.....	22
Figura 3: Esquema del tracto digestivo del aruco.	24
Figura 4: Corte transversal del esófago del aruco	27
Figura 5: Corte transversal de glándulas tubulares macroscópicas de la porción anterior del <i>buche</i>	28
Figura 6: Corte transversal de la región posterior del <i>buche</i>	30
Figura 7: Corte transversal del proventrículo	32
Figura 8: Corte transversal de la región anterior de la molleja	34
Figura 9: Corte transversal del duodeno.....	36
Figura 10: Corte transversal de la porción anterior del íleo	38
Figura 11: Corte transversal del intestino delgado a nivel del íleo medio – anterior.....	39
Figura 12: Corte transversal del intestino delgado a nivel medio – posterior del íleo	40
Figura 13: Corte transversal de la porción terminal del intestino delgado	41
Figura 14: Corte transversal de la región anterior del intestino grueso.....	42
Figura 15: Corte transversal de la región media del intestino grueso	43
Figura 16: Corte transversal de la región posterior del intestino grueso	44
Figura 17: Corte longitudinal de ciego a nivel del ápice	46

INTRODUCCIÓN

La estructura de una región o sistema determinado suele estar estrechamente relacionada con la función que desempeña, y el tracto digestivo de las aves no es la excepción. Diversos trabajos realizados en cuanto a su anatomía e histología han revelado variaciones morfológicas y estructurales en los órganos que lo componen, como respuesta al estado y al tipo de alimento que es procesado en su interior (*e.g.* Brugger, 1991; Ricklefs, 1996). En este sentido, los estudios macro y microanatómicos, en complemento con la información derivada de la historia natural de las especies, así como de su ecología y fisiología, pueden servir de base para la inferencia tanto de relaciones de estructura – función, como de las posibles estrategias digestivas que se estén empleando.

Anatomía e histología general del tracto digestivo de las aves

A nivel histológico, la pared del tracto digestivo está constituida por las cuatro tunicas principales descritas en vertebrados: la *mucosa*, ubicada hacia el lumen y conformada a su vez por tres capas: el epitelio, la lámina propia y la muscular de la mucosa; la *submucosa*, la *muscular* y la *serosa* o *adventicia* (fig.1) (Andrew, 1959; Ross y Pawlina, 2006). La submucosa, al igual que la lámina propia de la mucosa, está constituida por tejido conectivo laxo; mientras que las capas musculares, es decir, tanto la muscular de la mucosa como la túnica muscular (también denominada muscular externa), están conformadas por dos láminas de musculatura correspondientes a una interna cuyas fibras se orientan circularmente (circular interna), y una externa donde las fibras se disponen de manera longitudinal (longitudinal externa) (Andrew, 1959; Ross y Pawlina, 2006). Aunque la estructura microanatómica suele mantenerse, Ziswiler y Farner (1972) indican que

algunas tunicas o las láminas que las constituyen, pueden presentar modificaciones o diferentes niveles de desarrollo en las distintas porciones del tracto digestivo.

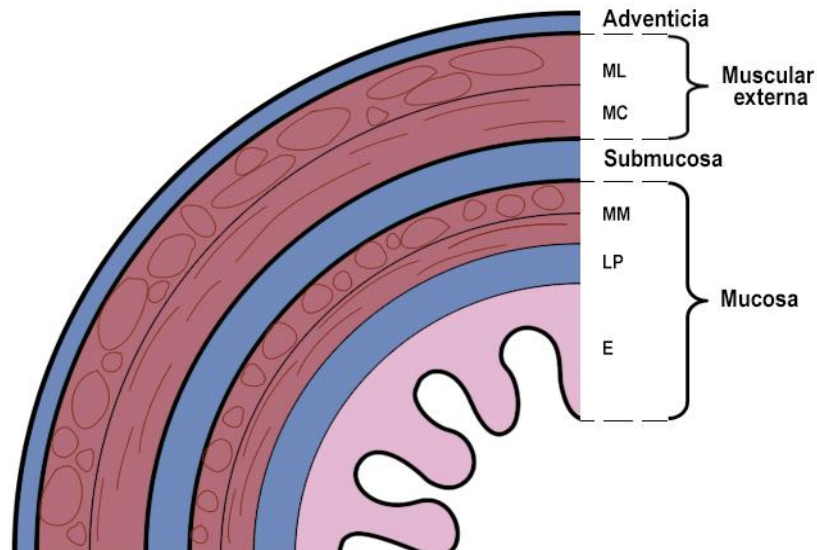


Figura 1: Estructura histológica de la pared del tracto digestivo de vertebrados. E: epitelio; LP: lámina propia; MM: muscular de la mucosa; MC: musculatura circular; ML: musculatura longitudinal.

La estructura anatómica y morfológica del tracto digestivo puede variar entre las diferentes clases de vertebrados (Andrew, 1959), siendo característico de las aves la presencia de un pico córneo sin dientes verdaderos y la división del estómago en dos cámaras: estómago glandular o proventrículo, y estómago muscular o molleja (Andrew, 1959; Ziswiler y Farner, 1972).

En algunas especies de aves, puede distinguirse la formación de un divertículo originado por la dilatación o expansión de la parte posterior del esófago. Esta estructura se denomina buche, y usualmente se le asocia una función de almacenamiento; sin embargo, en palomas se ha determinado que este juega un papel importante durante el período de cría, puesto que es ahí donde se produce una sustancia conocida como “leche de buche” consistente en una masa de células epiteliales que se desprenden de la superficie, y que es

transferida a los pichones durante su alimentación (Hunter, 1840; Andrew, 1959; Ziswiler y Farner, 1972). En el proceso de formación de la leche de buche, a nivel histológico, se registra un engrosamiento en la pared del esófago, el cual ha sido observado también en parejas reproductivas de *Colius colius* (Molina, 2005).

El proventrículo y la molleja constituyen el aparato gástrico en las aves. El primero actúa como sitio de almacenamiento, y es además donde se secretan los jugos gástricos que dan inicio a la digestión química de los alimentos; mientras que el segundo funciona como un sitio de digestión mecánica (Ziswiler y Farner, 1972).

Histológicamente, el proventrículo se caracteriza por presentar un gran número de células glandulares en su epitelio, las cuales son responsables de la secreción de los jugos gástricos que causan la proteólisis de los alimentos. Las tunicas submucosa y muscular de esta cámara gástrica se encuentran poco desarrolladas (Ziswiler y Farner, 1972). La molleja, por su parte, cuenta con una capa córnea de koilina que recubre la mucosa, y que es aparentemente originada por secreciones de las glándulas tubulares y restos de otras células epiteliales (Andrew, 1959; Ziswiler y Farner, 1972). Esta capa córnea puede presentar pliegues o crestas que, en conjunto con las contracciones musculares, ayudan a triturar los alimentos, cumpliendo así una función análoga a los dientes dispuestos en la cavidad bucal de otros grupos de vertebrados.

El intestino delgado en aves, a diferencia del de mamíferos, no presenta una diferenciación histológica que permita dividirlo en duodeno, yeyuno e íleo. De acuerdo con Ziswiler y Farner (1972) y Duke (1997), esta porción del tracto digestivo consta únicamente de duodeno e íleo, siendo el primero típicamente tomado desde el píloro hasta

la primera curvatura del intestino, y el segundo tomado inmediatamente después del duodeno hasta el sitio de unión con el intestino grueso. En la primera sección del intestino delgado, ingresan los conductos del páncreas y el hígado, donde se secretan los jugos pancreáticos y la bilis que promueven el proceso de digestión química.

El intestino grueso corresponde a la porción que va desde la unión con el intestino delgado hasta la cloaca. De acuerdo con Mitchell (1901), esta porción suele ser corta, por lo que es considerada únicamente como recto; sin embargo, en su trabajo el autor describe algunas excepciones.

A nivel histológico los intestinos no presentan una diferenciación marcada, salvo que en la región anterior, el epitelio cuenta con vellosidades que van decreciendo en número y tamaño a medida que se avanza hacia la cloaca (Andrew, 1959). De acuerdo con el mismo autor, la muscular de la mucosa se encuentra bien desarrollada a lo largo del intestino, al igual que la túnica muscular externa.

En la unión entre ambos intestinos pueden encontrarse insertado un par de ciegos que, de acuerdo con Naik (1962) citado en Clench y Mathias (1995), pueden clasificarse como *intestinales*, cuando son largos e histológicamente similares al intestino delgado; *glandulares*, si son largos y bien desarrollados, con células glandulares con actividad secretora; *linfoides*, si son pequeños y presentan gran cantidad de linfocitos; *vestigiales*, cuando son muy pequeños y su lumen es reducido o nulo; o *ausentes*, cuando no están presentes.

Folivoría

La principal ventaja del consumo de hojas es que son un recurso abundante y fácil de obtener (Morton, 1978). Sin embargo, la presencia de la pared celular del material vegetal, y la síntesis de metabolitos secundarios que pueden resultar tóxicos para sus depredadores, dificultan la extracción y absorción de nutrientes de las hojas, por lo que su consumo regular resulta en una dieta de bajo contenido calórico (McNab, 1978; Karasov, 1990).

El material refractario o no digerible, constituido principalmente por celulosa, hemicelulosa y lignina, disminuye la cantidad de energía metabolizable por gramo de alimento, por lo tanto, para obtener una misma cantidad de energía, es necesario elevar la ingesta del material vegetal (Karasov, 1990). Sin embargo, un incremento en el consumo de hojas, requiere de un mayor espacio de almacenamiento en el sistema digestivo, lo que conlleva a modificaciones anatómicas que implican un aumento en la masa y tamaño de los individuos (Karasov, 1990).

Por otra parte, la tasa metabólica basal (TMB), definida como la cantidad de energía necesaria por unidad de masa para mantener las funciones vitales del organismo, tiene una relación inversa con el tamaño corporal, determinándose un gasto metabólico mayor (por unidad de masa) en individuos de pequeño tamaño (Kleiber, 1947; Holliday y col., 1967).

De acuerdo con lo anterior, la folivoría favorece el aumento en el tamaño corporal de los individuos. No obstante, puesto que las aves presentan una serie de caracteres anatómicos dirigidos principalmente hacia la reducción de la masa corporal como adaptación al vuelo, y que los requerimientos energéticos de este tipo de locomoción

incrementan con la talla de los individuos (Rayner, 1982; Schmidt-Wellenburg y col., 2008), la dieta folívora resulta un hábito alimenticio poco frecuente en esta clase de vertebrados.

Morton (1978) estima que únicamente el 3% de las aves existentes se alimentan de hojas. A pesar de que un gran número de familias (aprox. 140) consumen este recurso de forma esporádica, y otras 28 las incluyen en su dieta regularmente, sólo dos de ellas explotan las hojas como única fuente de energía: Opisthocomidae y Anhimidae (Morse, 1975), por lo que podrían considerarse folívoras estrictas. Sin embargo, algunos anátidos y una especie de psitácido (*Strigops habroptilus*) son considerados por el autor como principalmente folívoros, aunque en su dieta incluyan otros ítems alimenticios.

Influencia de la dieta sobre el tracto digestivo

Los hábitos alimenticios de las especies tienen una fuerte influencia en la forma y función de las partes u órganos que constituyen el tracto digestivo (Leopold, 1953; Ziswiler y Farner, 1972; Kehoe y Ankney, 1985; Al-Dabbagh y col., 1987). En general, las aves herbívoras presentan un sistema digestivo más complejo que el de aves cuya dieta consta principalmente de proteínas (Duke, 1997).

En este sentido, las aves que basan su dieta en el consumo de hojas, o que las incluyen en grandes proporciones, presentan ciertas modificaciones anatómicas o emplean estrategias fisiológicas que les permiten aumentar la eficiencia digestiva. Una de estas estrategias consiste en el paso rápido del alimento a través del tracto digestivo, aprovechando únicamente los constituyentes celulares fácilmente digeribles, mientras que la fibra alimentaria es desechada prácticamente intacta (*e.g.* algunas especies de anátidos;

Buchsbaum y col., 1986; Dawson y col., 1989).

Otra modificación presente en especies folívoras, es el desarrollo de espacio de almacenamiento dentro del tracto digestivo (Karasov, 1990). Como se mencionó previamente, esta modificación conlleva a un aumento en la masa corporal, que sumado al bajo contenido energético de la dieta, es incompatible con el metabolismo del vuelo. Un ejemplo de esto son la chenchena (*Opisthocomus hoazin*) y el kakapo (*Strigops habroptilus*), cuyos buches poseen una capacidad de más de la mitad del volumen total del tracto digestivo. El desarrollo de este divertículo de almacenamiento en ambas especies ha comprometido estructuras relacionadas con el vuelo, y como consecuencia, estas dos aves poseen poca o nula capacidad de volar (Morton, 1978; Grajal, 1995).

La formación de divertículos de almacenamiento suele estar asociada al proceso de fermentación, el cual permite maximizar la extracción de energía del material vegetal. A pesar de que ningún vertebrado sintetiza celulasas, algunos de ellos son capaces de aprovechar indirectamente la energía proveniente de la hidrólisis de la fibra vegetal gracias a la asociación simbiótica con microorganismos capaces de degradar los carbohidratos complejos de la dieta (Parra, 1978).

De acuerdo con Parra (1978), el tracto digestivo de vertebrados cumple con las condiciones requeridas para el crecimiento de bacterias que degradan celulosa, dando lugar a cámaras de fermentación. La ubicación de estas con relación al estómago define si se trata de cámaras pre o postgástricas, lo cual deriva en diferentes implicaciones metabólicas para el hospedador (Parra, 1978; Alexander, 1993).

En aves, la fermentación de la fibra suele ocurrir a nivel postgástrico, principalmente en los ciegos (Gasaway, 1976; Clench y Mathias, 1995); aunque pequeñas concentraciones de ácidos grasos volátiles (que es uno de los productos de la fermentación bacteriana, y que constituyen una fuente de energía para el hospedador) han sido detectadas también en el intestino delgado y en el recto de una especie de tetraónido (Gasaway, 1976). La chenchena, sin embargo, corresponde a la única especie de ave catalogada como fermentador pregástrico, dado que su buche aloja una comunidad de microorganismos (Grajal y col., 1989).

Debido a la similitud tanto de la dieta como de la estructura del tracto digestivo entre la chenchena y el kakapo, se ha especulado que este psitácido podría ser también un fermentador pregástrico; sin embargo, un estudio sobre la composición de su microbiota gastrointestinal difiere de la hallada en el tracto digestivo de la chenchena, la cual además coincide con la reportada en mamíferos rumiantes (Godoy-Vitorino y col., 2008; Waite y col., 2012).

Familia Anhimidae

Los anímidos corresponden a una pequeña familia de Anseriformes conformada únicamente por tres especies agrupadas en dos géneros: *Chauna chavaria*, *Chauna torquata* y *Anhima cornuta*. Las tres especies se encuentran confinadas a Suramérica, siendo el aruco (*Anhima cornuta*) el de más amplia distribución al estar presente en toda la región tropical suramericana (Pailand, 2010; BirdLife International, 2017). El hábitat de estas especies está asociado a cuerpos de agua, ocupando ecosistemas tales como humedales, sabanas inundadas, lagunas, pantanos y bosques ribereños (Weller, 1967;

Parker, 1982; Barrow y col., 1986); donde se alimentan principalmente de hojas y brotes de plantas acuáticas (Morse, 1975; Naranjo, 1986).

Las aves de esta familia se caracterizan por su gran tamaño, alcanzando entre 70 y 100 cm de longitud total, y una masa de 3-5 Kg (Arnosky, 2006; Brady, 2010; Pailand, 2010). Según Arnosky (2006), el aruco es la especie de anímido de mayor tamaño. Este se distingue del chicagüire (*C. chavaria*) y el chajá (*C. torquata*) por la presencia de un apéndice puntiagudo sobre su cabeza, que se asemeja a un cuerno, y al cual se debe el nombre científico de la especie (Pailand, 2010). Adicionalmente, el plumaje del aruco es mayormente negro, mientras que ambas especies de *Chauna* presentan una coloración predominantemente gris (Pailand, 2010).

De acuerdo con lo discutido anteriormente, el gran tamaño del aruco y su predilección por el consumo de hojas, sugiere una alta especialización del tracto digestivo. Sin embargo, pocos estudios anatómicos (Beddard y Mitchell, 1894; Mitchell, 1901) y ninguno histológico, han sido reportados en esta especie de ave, a pesar que la información resultante de estos tipos de análisis pudiera ofrecer una noción de las estrategias digestivas empleadas por esta especie de ave.

ANTECEDENTES

Pocos estudios sobre anatomía e histología del sistema digestivo han sido realizados en fauna silvestre. En aves, la mayor parte de la bibliografía hallada corresponde a trabajos efectuados en especies domésticas o aves de corral con aplicaciones en producción animal (*e.g.* Bezuidenhout y Van Aswegen, 1990; de Verdal y col., 2010; Nasrin y col., 2012; Incharoen, 2013; He y col., 2015).

En aves silvestres, estudios que incluyen aspectos anatómicos e histológicos con relación a la dieta han sido realizados principalmente en Passeriformes (Al-Dabbagh y col., 1987; Brugger, 1991; Ricklefs, 1996; Calchi, 1999; Rodríguez-Ferraro y col., 2007; García-Amado y col., 2011), Galliformes (Leopold, 1953; Gasaway, 1976; Moss, 1989) y en Anseriformes anátidos (Kehoe y Ankney, 1985; Buchsbaum y col., 1986; Barnes y Thomas, 1987; Dawson, 1989); evidenciándose el efecto del tipo de alimentación sobre el desarrollo del tracto digestivo. Así, especies que adoptan dietas con alto contenido de fibra como la folivoría, suelen presentar tractos digestivos con un mayor grado de especialización (*e.g.* la chenchena; Grajal, 1995), e intestinos y ciegos más largos que especies que aprovechan otros recursos vegetales, o que incluyen proteínas animales en su dieta (Leopold, 1953; Ricklefs, 1996).

Los cambios en el tracto digestivo en función de la dieta también son observables a nivel histológico. De acuerdo con Ricklefs (1996), especies frugívoras y granívoras presentan vellosidades intestinales de mayor longitud que en aves insectívoras, posiblemente debido a que el aumento en la cantidad de carbohidratos de la dieta requiere de una mayor superficie de absorción, mientras que las proteínas contenidas en los insectos

son fácilmente hidrolizadas en la región gástrica del tracto digestivo. Esta tendencia fue observada también en *Agelaius phoeniceus* al aumentar el contenido de fibra en su dieta (Brugger, 1991).

En Anseriformes, estudios de este tipo han sido realizados básicamente en anátidos. Barnes y Thomas (1987), determinaron que la talla de los órganos del tracto digestivo de 18 especies pertenecientes a esta familia, está relacionada con el hábito alimenticio de las mismas, concluyendo que especies herbívoras presentan mollejas y ciegos más largos que especies carnívoras.

Dawson y col. (1989), incluyen en su trabajo una descripción general del tracto digestivo de *Chenonetta jubata*, una especie de pato herbívoro, que a pesar de no contar con un buche de almacenamiento, presenta plegamientos longitudinales en la mucosa del esófago, los cuales sugieren una distensibilidad considerable de este órgano. El proventrículo, por su parte, posee paredes gruesas y una mucosa dotada de papilas. La molleja tiene paredes musculares gruesas y cuenta con dos placas de koilina. El intestino delgado de esta especie es largo y presenta un diámetro uniforme, mientras que el grueso, presenta un diámetro mayor y paredes más gruesas que el primero. En la unión entre ambos intestinos se encuentran insertos un par de ciegos, que el autor cataloga como pequeños (ca. 8% de la longitud total del tracto digestivo).

En anímidos, los trabajos son escasos. A finales del siglo XIX, destacan tres estudios limitados a la anatomía de los miembros de esta familia. En el primero de ellos, Garrod (1876) describe el tracto digestivo del chajá (*Chauna torquata*, mencionada por el autor como *Chauna derbiana*). En su trabajo, el autor denota que el esófago presenta un

diámetro uniforme, por lo que no se evidencia la existencia de un buche. Asimismo, reporta una longitud promedio de 214,6 cm para el intestino delgado, y 25,4 cm para el intestino grueso; señalando además la presencia de un par de ciegos saculares que se insertan en la unión entre los intestinos delgado y grueso, y cuya longitud promedio fue de 6,4 cm. En contraste, Beddard (1886) observa que a diferencia de *Chauna torquata*, el chicagüire (*Chauna chavaria*) presenta un par de ciegos asimétricos, que difieren tanto en forma como en tamaño. De acuerdo con el autor, el ciego derecho resultó ser más largo (aproximadamente 8,9 cm, frente al izquierdo que midió *ca.* 7,6 cm); y en cuanto a la forma, ambos ciegos se asemejan en diámetro hasta la primera mitad, a partir de la cual el ciego izquierdo adelgaza de forma abrupta.

Beddard y Mitchell (1894) trabajaron específicamente en la anatomía del aruco (*Anhima cornuta*, anteriormente llamado *Palamedea cornuta*), señalando la presencia de un proventrículo relativamente grande en relación con la molleja; y registrando una longitud aproximada de 256,5 cm y 38,1 cm para los intestinos delgado y grueso respectivamente, y la presencia de un par de ciegos saculares ubicados lateralmente en la unión de ambos intestinos. Según los autores, el ciego izquierdo presentó una mayor longitud (*ca.* 10 cm) que el derecho (*ca.* 7,6 cm); sin embargo, en un trabajo posterior, Mitchell (1901) indica que ambos ciegos exhiben la misma talla, presentando una longitud moderada respecto a otras aves. En este último trabajo, Mitchell considera el tracto intestinal de *Anhima cornuta* como arquetipo, distinguiendo tres porciones principales: una región anterior correspondiente al duodeno, que inicia en el píloro e incluye la primera curva del intestino delgado donde se insertan además los ductos biliares; una región media, denominada por el autor “tracto de Meckel” debido a la presencia del divertículo de Meckel, que inicia

después del duodeno y finaliza en la zona de inserción de los ciegos; y una parte posterior, que corresponde al intestino grueso, cuya longitud reportada en las tres especies de anímidos es relativamente grande, por lo que es posible que esté diferenciado en colon y recto (Garrod, 1876; Beddard y Mitchell, 1894; Mitchell, 1901).

A pesar de presentar una descripción general de la anatomía del tracto digestivo tanto del aruco como de las especies de su género hermano, los trabajos mencionados previamente no incluyen una caracterización histológica que nos permita establecer relaciones morfo-funcionales con relación a los hábitos alimenticios, e inferir acerca de las estrategias digestivas de la especie frente a una dieta estrictamente folívora.

OBJETIVOS

General

Caracterizar anatómica e histológicamente el tracto digestivo del aruco (*Anhima cornuta*), una especie de ave folívora.

Específicos

1. Describir la anatomía general del tracto digestivo del aruco.
2. Caracterizar histológicamente el tracto digestivo del aruco.
3. Establecer posibles relaciones de estructura-función entre el tracto digestivo y la dieta herbívora del aruco.

METODOLOGÍA

Obtención de las muestras del tracto digestivo

Para la realización de este trabajo se contó con un único individuo de la especie *Anhima cornuta*. El ejemplar fue cazado en los humedales de San Pablo de Urama, en el estado Carabobo (coordenadas aproximadas: 10° 31' 14,7" N, 68° 23' 7,4" W), con la colaboración de la Colección Ornitológica Phelps (COP).

Una vez sacrificado el ejemplar, se realizó la caracterización morfológica del mismo mediante la toma de medidas corporales tales como el peso, el largo total (LT) y la envergadura (E). Seguidamente se practicó la disección del ave, extrayendo de este modo el tracto digestivo en su totalidad; es decir, desde la lengua hasta la cloaca. La longitud de cada región diferenciada del tracto digestivo fue registrada, y para su posterior análisis histológico, se tomaron muestras de tejido de aproximadamente 1 cm en cada una de estas regiones, considerando entre dos y tres réplicas. Los órganos de mayor longitud, como los intestinos, fueron muestreados a diferentes longitudes. El intestino delgado, por su parte, fue dividido en duodeno e íleo, siendo esta última sección muestreada en cuatro puntos equidistantes: porción superior (ubicada inmediatamente después del ángulo duodenal), dos puntos medios (situados aproximadamente al 33 y 66% de la longitud de dicha sección), y una porción final o inferior cercana al sitio de unión con el intestino grueso. El intestino grueso fue muestreado en la porción superior, media e inferior (próxima a la cloaca).

Las muestras de tejido fueron lavadas con solución salina al 0,8%, con el fin de eliminar los rastros de contenido sin afectar la tonicidad ni pH de las células; y fueron fijadas en buffer de formalina neutra al 10% (NBF) durante al menos una semana antes de

iniciar su procesamiento histológico.

Preparación histológica de las muestras del tracto digestivo

Una vez transcurrido el tiempo de fijación, las muestras de cada región del tracto digestivo fueron sometidas a un proceso de deshidratación empleando una batería de alcoholes de gradación creciente (etanol al 70, 96 y 100%). Seguidamente se realizó un paso de aclaración o desalcoholización consistente en dos cambios de tolueno de 15 minutos a 56 °C, para finalmente realizar el proceso de inclusión en parafina llevado a cabo en dos cambios de 1 h a 56 °C, y dejándose en la cera durante toda la noche, luego de lo cual se dejó solidificar. Los bloques histológicos fueron posteriormente desmoldados, procediéndose entonces a realizar cortes finos de entre 5 y 7 μm empleando un micrótopo (Leica RM2125 RTS).

Procesamiento histoquímico

Previo al tratamiento histoquímico de las muestras, fue necesario desparafinar y rehidratar los cortes. Para ello se realizaron dos cambios en xilol de 30 minutos cada uno, y luego se empleó una batería de alcoholes de gradación decreciente (etanol al 100, 96, 70, y 50%), sumergiendo las muestras durante cinco minutos en cada concentración de etanol. El proceso de rehidratación culminó con la exposición de los cortes a agua destilada durante un minuto, y en agua corriente por el mismo tiempo.

A los cortes obtenidos se les aplicó la coloración de rutina con hematoxilina – eosina (H&E), la cual tiñe selectivamente los componentes ácidos y básicos del tejido; además de la tinción tricrómica de Masson (T. Masson) y la coloración con ácido periódico

de Schiff (PAS), que permiten identificar fibras de colágeno y determinar la presencia de carbohidratos, respectivamente (Prophet y col., 1995). Estas coloraciones se llevaron a cabo siguiendo los protocolos detallados a continuación:

Coloración con hematoxilina-eosina de Mayers (H&E)

Modificado de Prophet y col. (1995):

1. Teñir los cortes con hematoxilina durante 1,5 minutos.
2. Lavar con agua corriente durante 2 minutos.
3. Agregar alcohol al 50% por 30 segundos.
4. Colorear con eosina durante un minuto.
5. Deshidratar los cortes aplicando cambios del alcohol de 1 minuto al 70, 96 y 100%.
6. Agregar xilol durante al menos 1 minuto.
7. Realizar el montaje con Permount.

Mediante la aplicación de este protocolo, los componentes celulares cargados positivamente, como los núcleos, adquieren una coloración azul oscura debido a la formación de uniones salinas con la hematoxilina. Por su parte, el citoplasma, el colágeno y las fibras elásticas (componentes básicos del tejido), adoptan diferentes tonalidades de rosado otorgadas por la eosina.

Tinción tricrómica de Masson (T. Masson)

Tomado de Prophet y col. (1995):

1. Desparafinar e hidratar hasta llegar al agua destilada.
2. Tratar con la solución de Bouin por una hora a 56 °C.
3. Dejar enfriar durante 10 minutos.
4. Lavar con agua corriente hasta que las secciones se aclaren. Enjuagar con agua

destilada.

5. Colorear con la solución hematoxilina de hierro de Weigert durante 10 minutos.
6. Lavar con agua corriente durante 10 minutos, y enjuagar con agua destilada.
7. Colorear con la solución fucsina ácida – escarlata de Biebrich durante 15 minutos.
Lavar con agua destilada.
8. Diferenciar con la solución de ácido fosfotúngstico – fosfomolibdico durante 10-15 minutos. Observar en el microscopio óptico y ver que el colágeno no se torne rojo.
9. Contrastar con la solución azul de anilina durante 5–10 minutos. Enjuagar con agua destilada.
10. Diferenciar con ácido acético al 1% durante 3–5 minutos.
11. Deshidratar y aclarar empleando 2 cambios de alcohol al 95%, 100% y xileno, durante 2 minutos cada uno.
12. Realizar el montaje con Permount.

La combinación de los tres colorantes empleados permite teñir selectivamente diferentes componentes tisulares, tales como las fibras de colágeno características del tejido conectivo. Al aplicar el protocolo, obtenemos que los núcleos se colorean de negro; las fibras musculares, el citoplasma y la queratina de rojo, y el colágeno de azul.

Coloración de Ácido Periódico de Schiff (PAS)

Tomado de Prophet y col. (1995):

1. Desparafrinar y rehidratar los cortes histológicos siguiendo los pasos descritos previamente.
2. Oxidar con ácido peryódico por 5 minutos.
3. Lavar con agua destilada.
4. Cubrir los cortes histológicos con el reactivo de Schiff durante 15 minutos.
5. Lavar las muestras con agua corriente por 5–10 minutos.
6. Contrastar con hematoxilina de Mayers durante 15 minutos.
7. Deshidratar los cortes empleando etanol en concentraciones crecientes hasta

absoluto, y aclarar con xilol.

8. Realizar el montaje permanente con Permount.

La adición de ácido peryódico promueve la oxidación de los enlaces carbono – carbono ubicados entre dos grupos hidroxilo en la estructura de los monosacáridos, dando lugar a la formación de grupos aldehído que son reconocidos por el reactivo de Schiff, evidenciándose mediante una reacción colorimétrica. Así, al llevar a cabo este protocolo, los carbohidratos se tiñen de color magenta, mientras que los núcleos adoptan una coloración azul debido a la adición de hematoxilina como colorante contrastante.

Establecimiento de relaciones morfofuncionales ligadas a la dieta herbívora

Durante la caracterización anatómica e histológica del tracto digestivo del aruco, se consideró una serie de atributos cualitativos y cuantitativos. A nivel macroscópico destacan el grado de diferenciación externa del tracto digestivo, así como la longitud y peso lleno de cada uno de los órganos que lo componen. A nivel histológico o microanatómico, se hizo hincapié en la composición del tejido y en el grosor relativo de las tunicas que lo conforman, y de las modificaciones que estas presentan a lo largo del tracto digestivo.

Dichas características morfoanatómicas e histológicas, derivadas de los dos primeros objetivos específicos de este trabajo, fueron comparadas con lo reportado en la bibliografía para especies de aves de diferentes órdenes y familias siempre que incluyeran aspectos anatómicos y/o histológicos generales y en función de la dieta, con la finalidad de establecer posibles relaciones de estructura – función entre el tracto digestivo del aruco y su predilección por el consumo de plantas.

RESULTADOS

La descripción anatómica, tanto a nivel macroscópico como microscópico, del tracto digestivo del aruco (*Anhima cornuta*), se llevó a cabo a partir de un ejemplar macho adulto de 2,5 Kg, cuyo largo total y envergadura fueron de 79,0 y 210,0 cm respectivamente.

Anatomía macroscópica del tracto digestivo del aruco

El tracto digestivo del aruco muestra una clara diferenciación externa en sus órganos, por lo tanto, este puede ser dividido en una región pregástrica, que incluye la cavidad oral y el esófago; una región gástrica, que consta del proventrículo y la molleja; y una región postgástrica o intestinal, que comprende los intestinos delgado y grueso, los ciegos, y finaliza en la cloaca.

Rodeando la cavidad bucal se encuentra un pico córneo relativamente corto y ligeramente curvado hacia abajo, similar al de aves del orden Galliformes. El paladar cuenta con tres columnas centrales y dos laterales más cortas (una a cada lado) de papilas de apariencia córnea semejantes a espinas, y que se encuentran inclinadas hacia atrás. La lengua es lanceolada y presenta un par de filas de papilas dispuestas en su base. Al igual que en el paladar, las papilas asemejan espinas y están inclinadas hacia la región posterior.

Posterior a la cavidad oral se encuentra el esófago, el cual parece estar dividido en una región anterior consistente en un tubo alargado de 40,0 cm de longitud, y de diámetro uniforme; y una región posterior dilatada que pudiese corresponder a un divertículo de almacenamiento tal como un *buche* (fig. 2a). Al cortar transversalmente la región anterior

del esófago, se observa que la mucosa exhibe plegamientos longitudinales pronunciados que se extienden hasta la porción inicial del *buche* o esófago posterior.

La porción posterior del esófago o *buche* presentó una longitud de 9,0 cm. A simple vista pudieron distinguirse dos regiones de este divertículo: la anterior, de aspecto blando, dotada de estructuras de apariencia tubular; y la posterior, más rígida y aparentemente de naturaleza muscular (fig. 2a). El contenido hallado en su interior, cubierto por una sustancia de aspecto mucoso probablemente secretada por las estructuras tubulares, estaba ligeramente particulado, por lo que fue posible identificar que el tipo de material vegetal ingerido era de aspecto folioso (fig. 2b–c).

Inmediatamente después del *buche*, se encuentra el proventrículo o estómago glandular, el cual presentó una longitud de 5,0 cm (fig. 2a). En su interior, la mucosa se halla ligeramente plegada formando crestas irregulares dispuestas longitudinalmente, las cuales le otorgan una apariencia rugosa. Las partículas de hojas encontradas dentro eran relativamente grandes, aunque su aspecto era más seco que en la porción inicial del *buche*.

Unido al estómago glandular se encuentra el estómago muscular o molleja, cuya longitud registrada fue de 6,0 cm (fig. 2a). Externamente se pudo apreciar que las paredes de este órgano son altamente musculares, lo que hace de esta una cámara sumamente rígida. El interior de la molleja presenta un lumen en forma de “C”, y la mucosa se encuentra revestida por una capa de koilina que exhibe pliegues predominantemente longitudinales. La apariencia del alimento en dicho órgano resultó similar a la observada en el proventrículo; sin embargo, en esta cámara se hallaba mezclado con gastrolitos de pequeño tamaño.

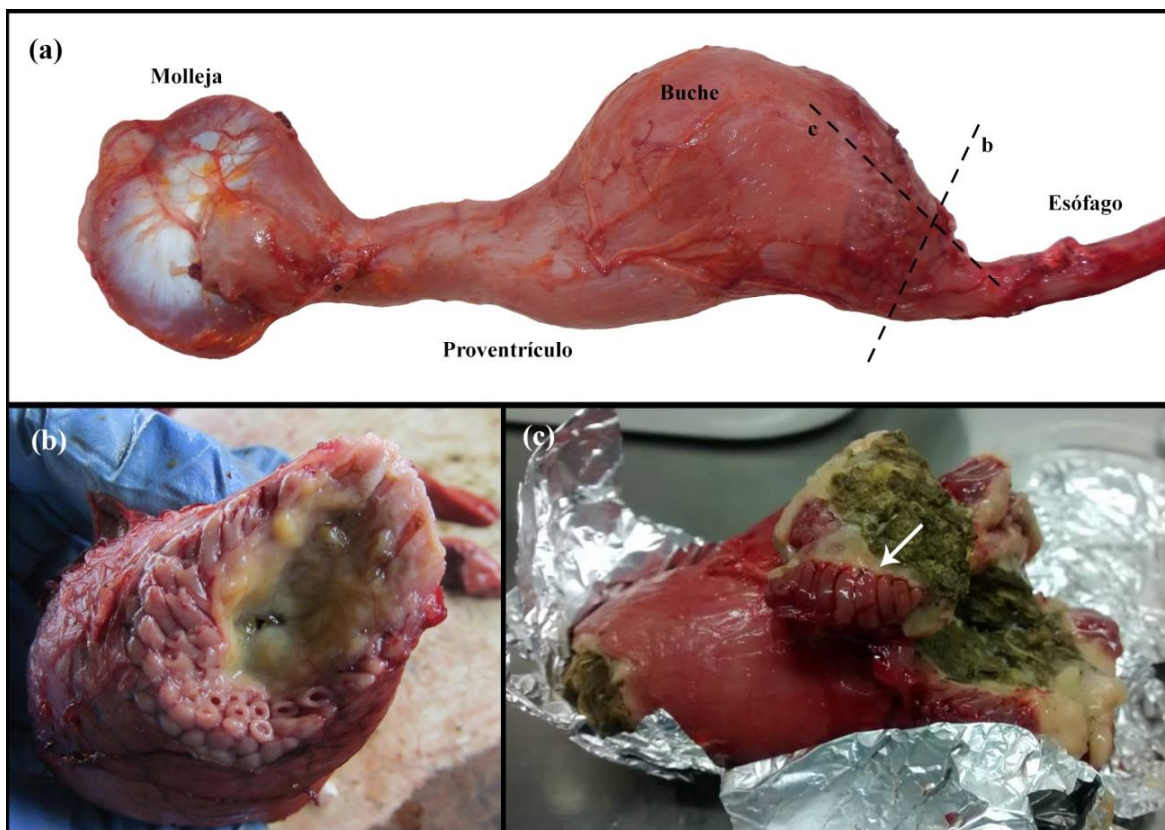


Figura 2: Aspecto macroscópico de la porción pregástrica y gástrica del tracto digestivo del aruco. (a) Vista externa del esófago, el *buche*, el proventrículo y la molleja. (b) Corte transversal de la porción anterior del buche donde se observan las estructuras glandulares en forma de tubos y la secreción mucosa. (c) Sección longitudinal de la pared del *buche*, mostrando la organización de las estructuras glandulares y parte del contenido presente en la cámara. La flecha (→) señala el extremo apical de las glándulas tapizado por la secreción.

A nivel postgástrico, se determinó que el intestino delgado presenta una longitud de 286,0 cm (fig. 3b). Los primeros 10,0 cm, desde del píloro hasta la primera curvatura del intestino (denominado ángulo duodenal), corresponden al duodeno, fragmento donde además se hallan insertos los conductos hepático, pancreático y biliar. Debido a que el resto del intestino delgado no presentó una diferenciación externa que permitiese subdividirlo en yeyuno e íleo, en el presente estudio es considerado como íleo.

El intestino grueso registró una longitud de 41,0 cm, y cualitativamente pudo observarse que su diámetro era notablemente mayor al del intestino delgado.

En la unión entre el intestino delgado y grueso se encontraron insertos lateralmente un par de ciegos simétricos de 6,0 cm de longitud cada uno (fig. 3b). A nivel externo, estos presentan una apariencia sacular, cuyo diámetro va disminuyendo gradualmente hasta terminar en un ápice.

El contenido hallado en las tres porciones de la región intestinal del tracto digestivo del aruco se encontraba finamente particulado, formando una masa homogénea entre líquida y pastosa. En el intestino delgado, esta presentaba un color verde oscuro, mientras que en los ciegos y en el intestino grueso, más próximos a la cloaca, el color se tornaba aún más oscuro, mezclándose con un tono marrón negruzco.

Caracterización histológica del tracto digestivo del aruco

La descripción microanatómica se llevó a cabo desde el esófago hasta el intestino grueso. En la figura 3 se muestra un esquema del tracto digestivo del aruco, en el que se señalan las zonas donde fueron realizados los cortes histológicos.

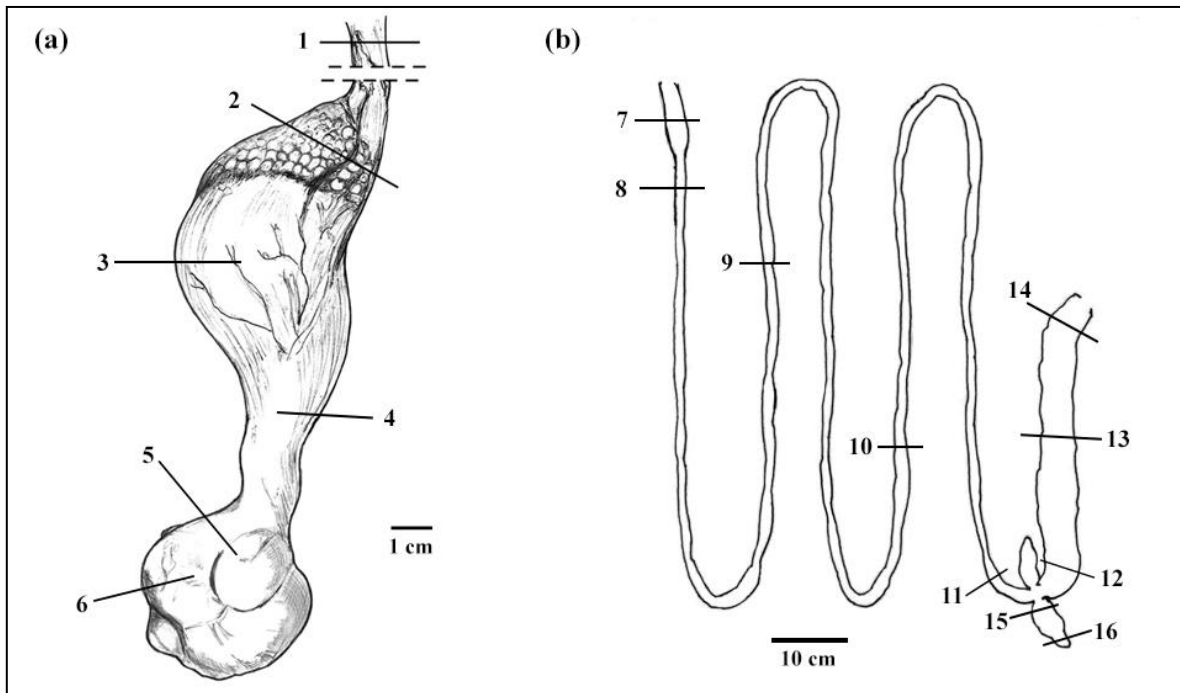


Figura 3: Esquema del tracto digestivo del aruco. (a) Porción anterior del tracto digestivo que incluye parte del esófago, el buche, y el aparato gástrico constituido por el proventrículo y la molleja. (b) Región postgástrica comprendida por el intestino delgado, el intestino grueso y los ciegos. Las líneas enumeradas señalan el nivel al que se realizaron los cortes histológicos: 1, esófago anterior; 2, porción anterior del buche; 3, porción posterior del buche; 4, proventrículo; 5, porción anterior de la molleja; 6, porción posterior de la molleja; 7, duodeno; 8, región anterior del íleo; 9, porción media – anterior del íleo; 10, porción media – posterior del íleo; 11, región posterior del íleo; 12, región anterior del intestino grueso; 13, región media del intestino grueso; 14, región posterior del intestino grueso; 15, base del ciego; 16, ápice del ciego. Las líneas pespunteadas en (a) indican una ruptura de la escala.

Esófago

La pared de la región anterior del esófago del aruco está conformada por las cuatro tónicas típicas del tubo digestivo de vertebrados: la mucosa, la submucosa, la muscular externa, y la serosa o adventicia; sin embargo, algunas de las láminas que las constituyen se encuentran reducidas o ausentes (fig. 4).

En una vista panorámica, tal como se describe en el apartado de anatomía macroscópica, la mucosa del esófago se observa fuertemente plegada, dando lugar a seis

pliegues primarios y dos secundarios de menor tamaño ubicados entre los primeros, por lo que la luz del esófago queda reducida a pequeñas rendijas en un estado relajado del órgano (fig. 4a).

Desde el lumen hacia la periferia se observa la túnica mucosa compuesta por un epitelio plano estratificado no cornificado, constituido por alrededor de 12 capas de células agrupadas en tres estratos verticales: uno basal o germinal, ligeramente basófilo, cuyas células presentan una morfología cuboidal; un estrato medio con células elípticas; y uno apical, caracterizado por células aplanadas con núcleos alargados (fig. 4f).

Bajo el epitelio se dispone la lámina propia de la mucosa, formada por tejido conectivo laxo, donde se encuentran embebidas numerosas glándulas esofágicas multicelulares del tipo acinosas simples ramificadas que se abren hacia la luz del esófago mediante un canal constituido por células del epitelio de revestimiento (fig. 4c–e). Los adenómeros de las glándulas esofágicas están formados por un epitelio cilíndrico simple, cuyos núcleos se encuentran ubicados hacia la membrana basal (fig. 4e). Mediante la coloración con H&E, se determinó que tanto el epitelio glandular como el producto de secreción observado en el lumen de las glándulas, son levemente basófilos (fig. 3c). Asimismo, con la finalidad de evaluar la composición del producto secretado por estas glándulas, se realizó la coloración PAS, obteniendo como resultado una reacción negativa, lo cual sugiere que la secreción no es de naturaleza mucopolisacárida (fig. 4e).

La muscular de la mucosa, ubicada inmediatamente bajo la lámina propia, consiste únicamente en una capa relativamente gruesa de fibras musculares orientadas longitudinalmente (longitudinal externa); mientras que la túnica muscular externa presenta

sólo el desarrollo de la capa interna consistente en fibras circulares (circular interna) (fig. 4b). Entre estas dos capas de musculatura se encuentra la túnica submucosa, la cual queda restringida a una delgada lámina de tejido conectivo; y bordeando la periferia del tubo digestivo en este nivel del canal alimentario, se observa una capa de tejido conectivo correspondiente a la túnica adventicia (fig. 4b).

Porción posterior del esófago o buche

En la figura 5 se muestran las características histológicas de las estructuras tubulares macroscópicas observadas en la región anterior del *buche*. En dicha porción, la pared del órgano consiste en una serie de tubos dispuestos tangencialmente con relación al lumen del divertículo (fig. 5a), y que se unen entre sí por una delgada lámina de tejido conectivo (fig. 5b). La luz de los tubos se encuentra tapizada por una secreción de apariencia mucosa, que aparentemente actúa como una barrera e impide el ingreso del contenido alimenticio de la cámara al interior de los tubos.

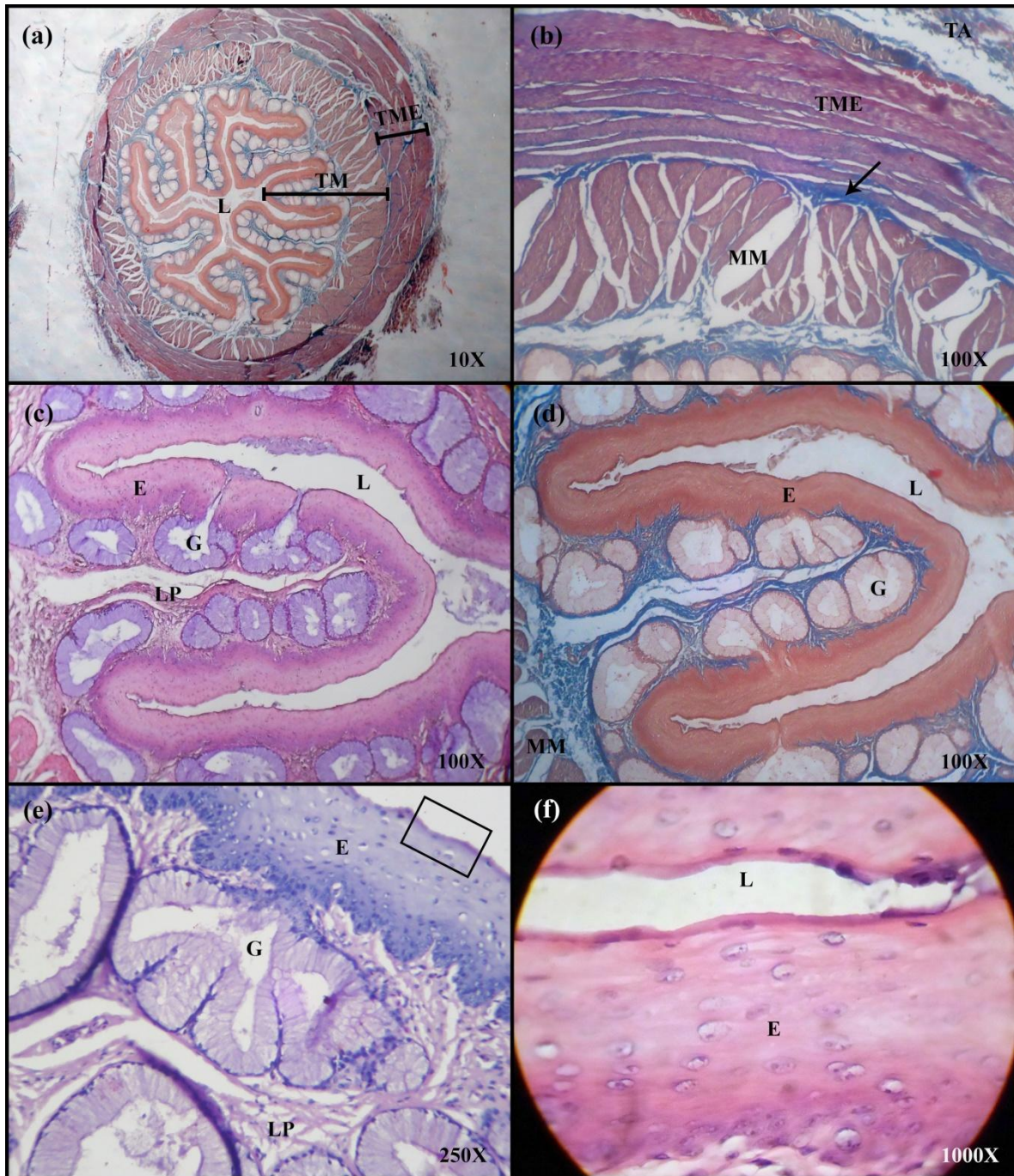


Figura 4: Corte transversal del esófago del aruco. (a) Vista panorámica, T. Masson; (b) detalle de las capas musculares, T. Masson; (c) detalle de pliegue de la mucosa, coloreado con H&E y (d) T. Masson; (e) glándula esofágica, PAS; (f) detalle del epitelio de revestimiento, H&E. L: lumen; TM: túnica mucosa; TME: túnica muscular externa; E: epitelio; LP: lámina propia; G: glándula; MM: muscular de la mucosa; TA: túnica adventicia. La flecha (→) señala la túnica submucosa. El epitelio enmarcado en el recuadro se muestra a mayor aumento en la figura (f).

En cortes transversales de una de estas estructuras tubulares macroscópicas aislada (fig. 5a), se aprecia una morfología glandular, donde la pared del tubo está constituida por células epiteliales dispuestas en cordones anastomosados que convergen en una luz limitada por tejido conectivo que presenta vasos sanguíneos (fig. 5b–c). Adicionalmente, en el lumen de estos tubos se observa una secreción holocrina, que al igual que el tejido epitelial de estas estructuras glandulares, y las glándulas halladas en el esófago, resulta levemente basófila y muestra una reacción negativa al colorear con PAS, lo cual indica la ausencia de mucinas neutras en su composición (figs. 4c,e y 5c–d).

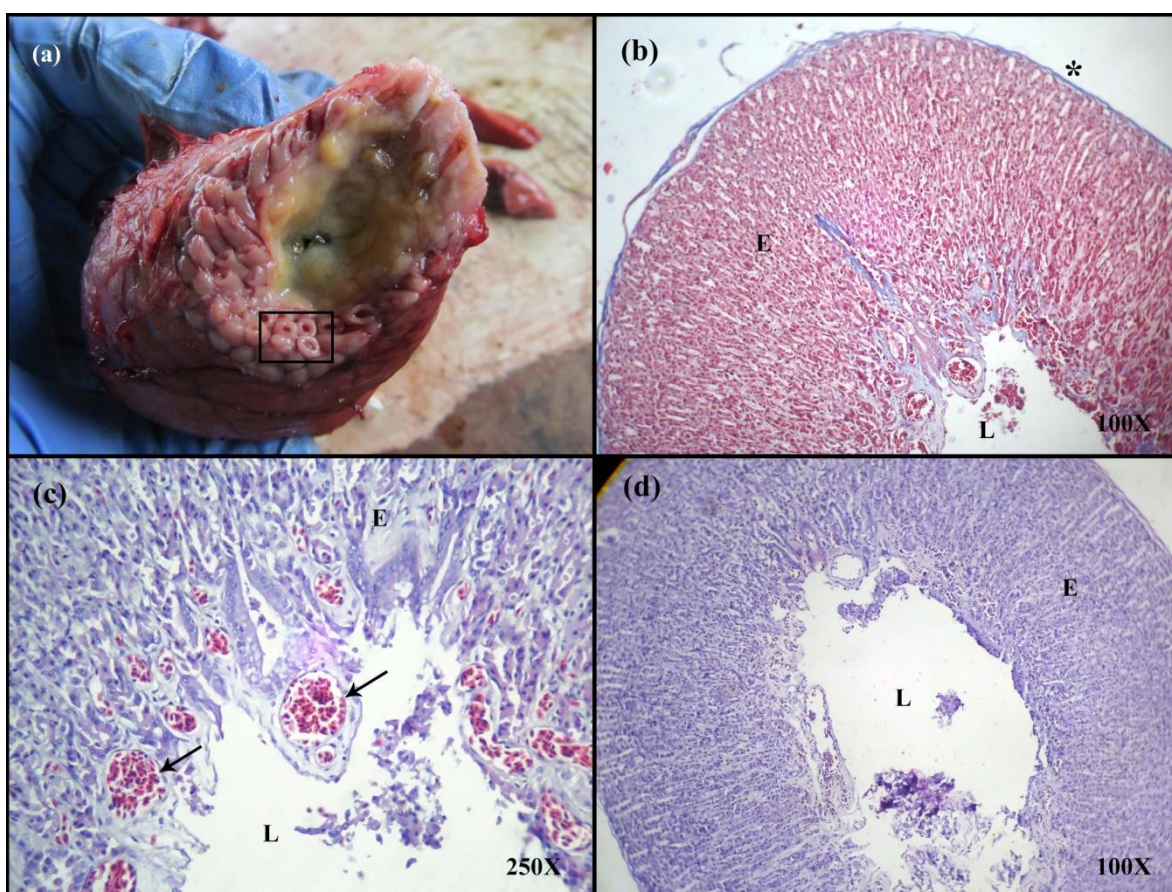


Figura 5: Corte transversal de glándulas tubulares macroscópicas de la porción anterior del *buche*. (a) Aspecto macroscópico de las estructuras tubulares; (b) vista panorámica de una estructura tubular aislada, T, Masson; (c) detalle de los vasos sanguíneos presentes hacia la luz de la glándula, H&E; (d) vista panorámica, PAS. L: lumen; E: epitelio. Las flechas (→) señalan vasos sanguíneos, y el asterisco (*) muestra la lámina de tejido conectivo que rodea los tubos.

La región posterior del *buche*, por su parte, muestra un mayor desarrollo del componente muscular. A diferencia de la porción anterior, en la estructura de la pared en esta zona es posible identificar las diferentes túnicas que la componen (fig. 6). Desde el interior hacia la periferia, se observa una capa acelular que reviste el lumen (fig. 6a). Bajo esta, se dispone el epitelio, el cual se invagina dentro de la lámina propia dando lugar a glándulas tubulares simples, a cuya secreción parece deberse la capa que recubre la luz de la cámara (fig. 6a,c–d). Los cortes obtenidos no permiten distinguir la morfología de las células epiteliales, sin embargo, dentro de las glándulas tubulares, los adenómeros están conformados por células cuboidales, de núcleo grande dispuestos hacia la superficie basal (fig. 6d). Siguiendo a esta capa glandular se ubica la muscular de la mucosa, conformada por una capa de fibras musculares orientadas longitudinalmente (fig. 6a).

La túnica muscular externa presenta dos capas relativamente gruesas de musculatura, siendo la más interna una capa de fibras circulares (circular interna), y la más periférica (más delgada que la interna), una capa de fibras orientadas longitudinalmente (longitudinal externa) (fig. 6b).

Bordeando al tubo digestivo a este nivel, se encuentra una capa de tejido conectivo que corresponde a la túnica adventicia, la cual está irrigada por vasos sanguíneos (fig. 6b).

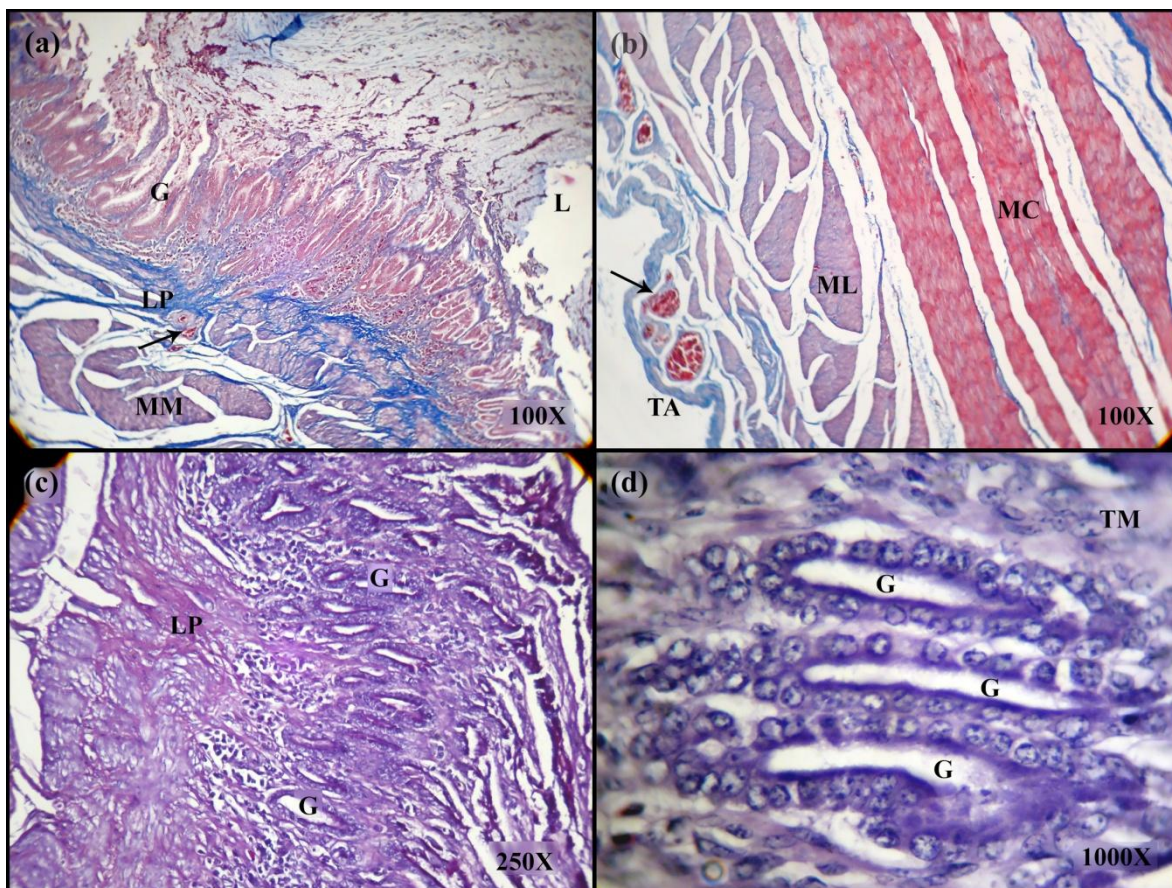


Figura 6: Corte transversal de la región posterior del *buche*. (a) Vista de la mucosa, T. Masson; (b) vista de las túnicas muscular y adventicia, T. Masson; (c) detalle de la túnica mucosa, PAS; (d) detalle de las glándulas tubulares presentes en la túnica mucosa, PAS. L: lumen; G: glándulas; LP: lámina propia; TM: túnica mucosa; MM: muscular de la mucosa; MC: musculatura circular; ML: musculatura longitudinal; TA: túnica adventicia. Las flechas (→) señalan vasos sanguíneos.

Proventrículo

La estructura microanatómica del proventrículo o estómago glandular, guarda similitud con la observada en la región posterior del *buche* (figs. 6 y 7).

En esta porción del tracto digestivo, la túnica mucosa se encuentra constituida por un epitelio columnar que se invagina dentro de la lámina propia, dando origen a glándulas tubulares que secretan una sustancia que reviste la luz del órgano (fig. 7a,c-f). Los adenómeros de las glándulas consisten en un epitelio cilíndrico simple con los núcleos

ubicados hacia la membrana basal (fig. 7c). La capa secretada por estas glándulas muestra una reacción ligeramente basófila, distinguiéndose además dos estratos en su estructura: uno basal, que exhibe un patrón longitudinal siguiendo la dirección de la secreción glandular; y otro apical, en el que la capa se ve aplanada posiblemente debido a la fricción con el alimento que ingresa a la cámara (fig. 7d). A diferencia de la región posterior del *buche*, la secreción glandular y la capa que recubre la mucosa a nivel del proventrículo, mostraron una reacción PAS +, indicando la presencia de mucinas neutras en su composición (figs. 6d y 7e–f).

Bajo la capa glandular se observa una capa relativamente delgada de fibras musculares longitudinales correspondiente a la muscular de la mucosa, la cual muestra irrigación por vasos sanguíneos (fig. 7a,c). Seguidamente se observa la túnica muscular externa compuesta por la capa circular interna y la longitudinal externa; y bordeando la periferia a este nivel del tracto digestivo, se encuentra la túnica adventicia, consistente en una capa de tejido conectivo en la que también se observan vasos sanguíneos (fig. 7a–b).

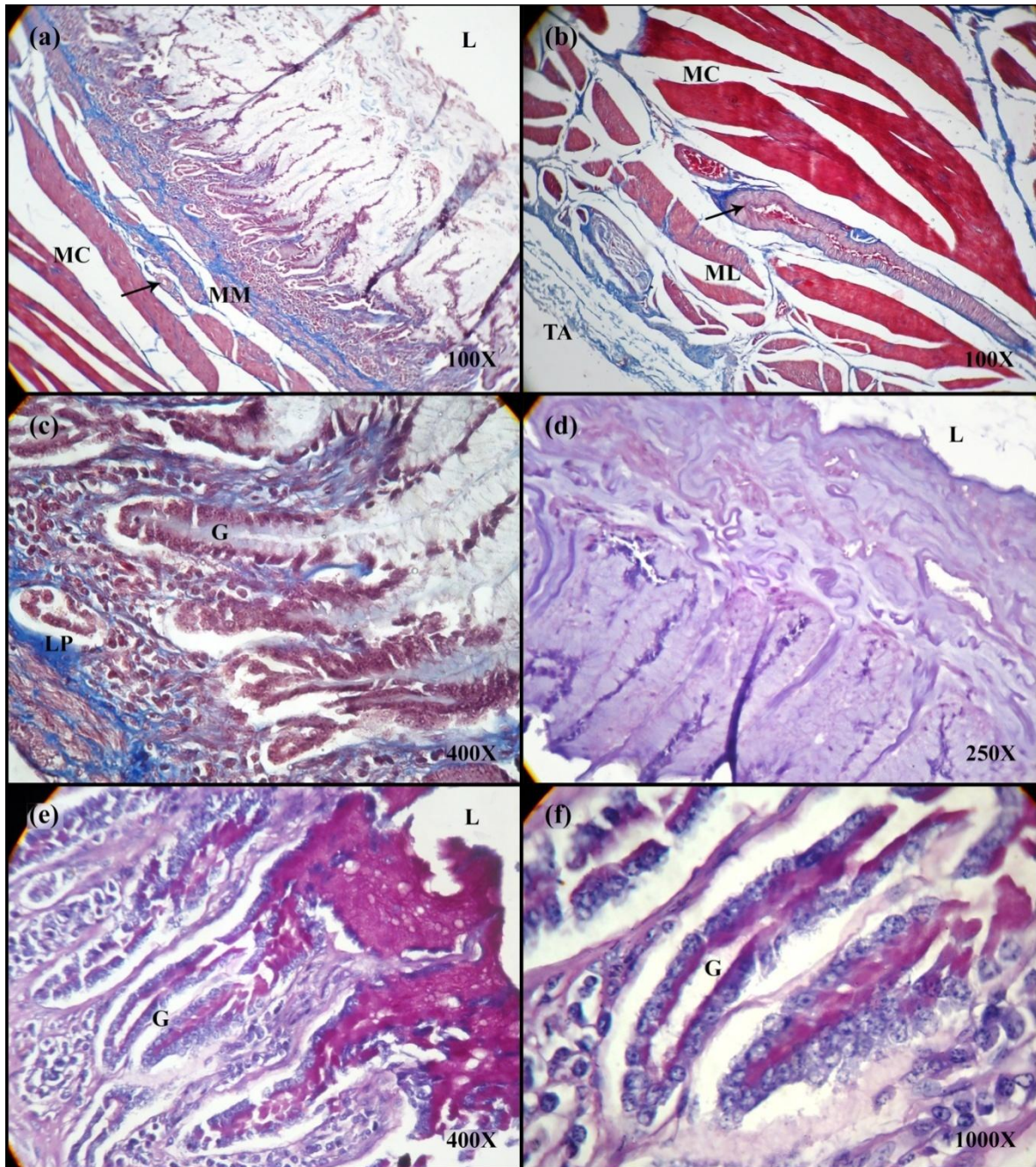


Figura 7: Corte transversal del proventrículo. (a) Vista de la túnica mucosa y parte de la muscular externa, T. Masson; (b) vista de las túnicas muscular externa y adventicia, T. Masson; (c) detalle de la mucosa, T. Masson; (d) detalle de la capa que recubre el epitelio, H&E; (e) detalle de la mucosa y parte de la secreción glandular, PAS; (f) detalle de las glándulas tubulares presentes en la mucosa a este nivel del tracto digestivo, PAS. L: lumen; G: glándulas; LP: lámina propia; MM: muscular de la mucosa; MC: musculatura circular; ML: musculatura longitudinal; TA: túnica adventicia. Las flechas (→) señalan vasos sanguíneos.

Molleja

Los cortes realizados en la región anterior y posterior del estómago muscular, no muestran variaciones estructurales entre ambas porciones. En la superficie luminal se observa la túnica mucosa constituida por un epitelio cilíndrico simple que se invagina, dando lugar a glándulas tubulares (fig. 8). Bajo el epitelio se dispone la lámina propia, constituida por tejido conectivo, seguida de la muscular de la mucosa, que consta únicamente de la capa de fibras musculares longitudinales (fig. 8a).

Por debajo de la túnica mucosa se halla la muscular externa, la cual presenta el desarrollo tanto de la capa circular interna como de la longitudinal externa (figs. 8a), similar a lo observado en la región posterior del *buche* y en el proventrículo. De igual modo, bordeando la pared del tubo digestivo a este nivel, se encuentra una capa de tejido conectivo irrigada por vasos sanguíneos, que corresponde a la túnica adventicia (no mostrado en la figura).

En el interior de la molleja, el lumen se encuentra revestido por una cutícula gástrica conocida como capa de koilina, la cual es producida por la secreción de las glándulas tubulares presentes en la mucosa, siendo posible observar el producto de secreción a lo largo de la luz glandular (fig. 8a,c–d). Al igual que en el proventrículo, la capa que reviste el lumen y la secreción encontrada en las glándulas, muestran una reacción positiva al colorear con PAS, sugiriendo así la presencia de mucinas neutras en su composición (fig. 8c–d). Las glándulas, de morfología tubular simple, se extienden dentro de la lámina propia hasta la muscular de la mucosa (figs. 8a). El epitelio secretor o adenómeros glandulares, exhiben una coloración basófila al teñir con H&E, coincidiendo con lo observado en las

diferentes regiones del tracto digestivo descritas previamente (fig. 8b).

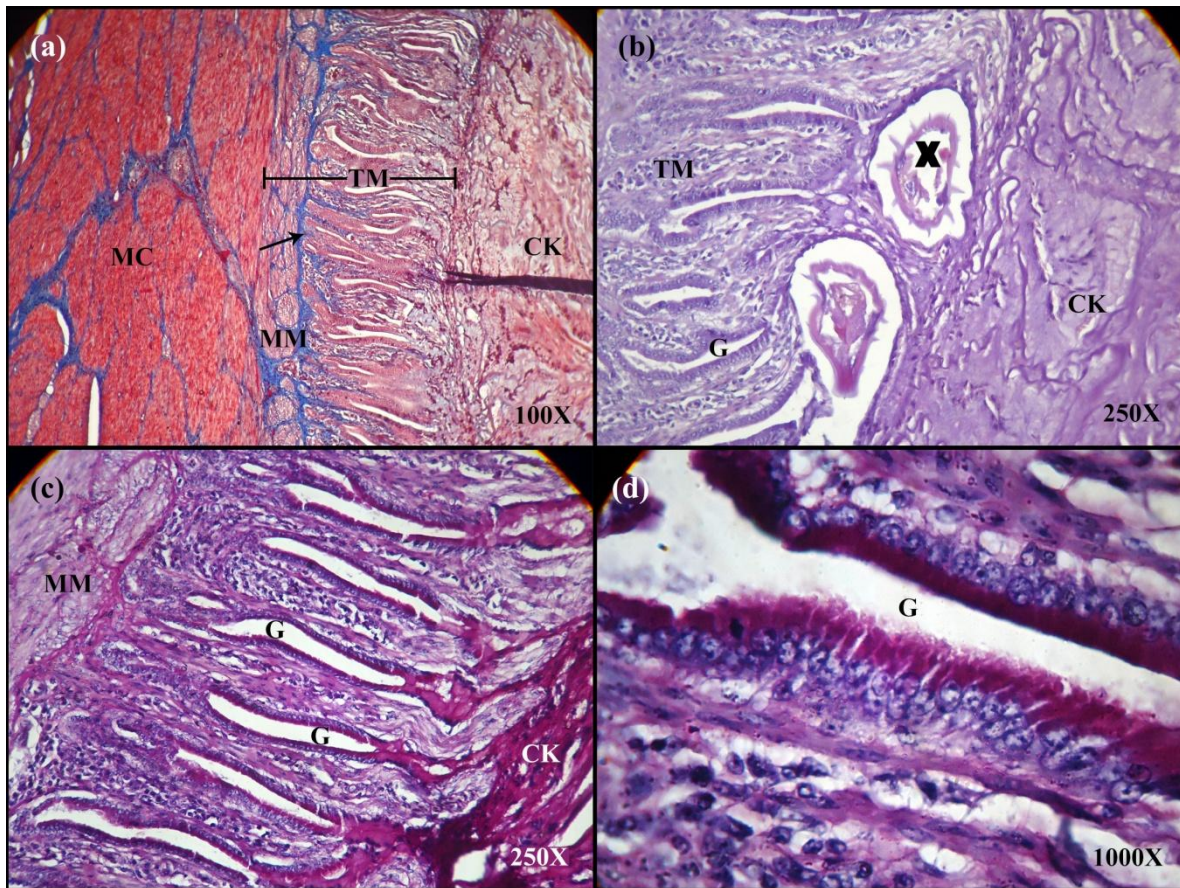


Figura 8: Corte transversal de la región anterior de la molleja. (a) Vista de la capa de koilina, la túnica mucosa y fibras circulares de la muscular externa, T. Masson; (b) detalle de la túnica mucosa con probóscides de acantocéfalos cortadas tangencialmente, H&E; (c) detalle de las glándulas tubulares presentes en la mucosa, PAS; (d) detalle del adenómero de glándulas tubulares, PAS. L: lumen; TM: túnica mucosa; CK: capa de koilina; MM: muscular de la mucosa; MC: musculatura circular; G: glándulas. La flecha (→) señala la lámina propia de la mucosa, y la equis (X) muestra la presencia de acantocéfalos a este nivel del tracto digestivo.

Cabe destacar que, en la región anterior de la molleja, entre la capa de koilina y la túnica mucosa, se obtuvieron cortes de lo que en principio parecían ser quistes de alguna especie de parásito, pero que luego fueron identificados como cortes tangenciales de la probóscide de gusanos parásitos pertenecientes al Phylum Acanthocephala (R. Guerrero, com. pers.) (fig. 8b).

Intestino delgado

En los cortes realizados en las cinco secciones del intestino delgado evaluadas, se observa que la pared del tubo digestivo está constituida por las cuatro tunicas típicas (figs. 9–13). Desde la periferia hacia el lumen se observa una túnica serosa, constituida por tejido conectivo, seguida por la túnica muscular formada por una capa interna relativamente gruesa de fibras musculares lisas dispuestas de manera circular, y una capa externa más delgada y discontinua de fibras longitudinales (figs. 9-13). Posterior a la muscular externa, se halla una fina tela submucosa, distinguible sólo en algunas regiones del intestino delgado (figs. 9c, 10b y 11b), sobre la cual se dispone la túnica mucosa constituida por una capa epitelial que se modifica dando lugar a vellosidades y glándulas intestinales, también conocidas como criptas de Lieberkühn.

Las vellosidades intestinales corresponden a evaginaciones digitiformes de la túnica mucosa que se prolongan hacia la luz del intestino delgado. La estructura microanatómica de las vellosidades consta de un centro de tejido conectivo laxo procedente de la proyección de la lámina propia de la mucosa, el cual está revestido por un epitelio cilíndrico simple. Aunque en el centro de las vellosidades pueden encontrarse células características del tejido conectivo (*e.g.* fibroblastos), en la figura 13b destacan los eritrocitos emergidos de la red de capilares presente en estas estructuras.

A lo largo del intestino delgado, las vellosidades muestran variaciones en cuanto a su morfología y cantidad relativa. En el duodeno, estas resultan ser bastante finas y numerosas (fig. 9a); mientras que en el íleo tienden a reducir tanto su número como tamaño, al tiempo que se tornan más gruesas, a medida que se descende hasta la unión con

el intestino grueso (figs. 10a–b, 11a, 12a–b y 13a–c).

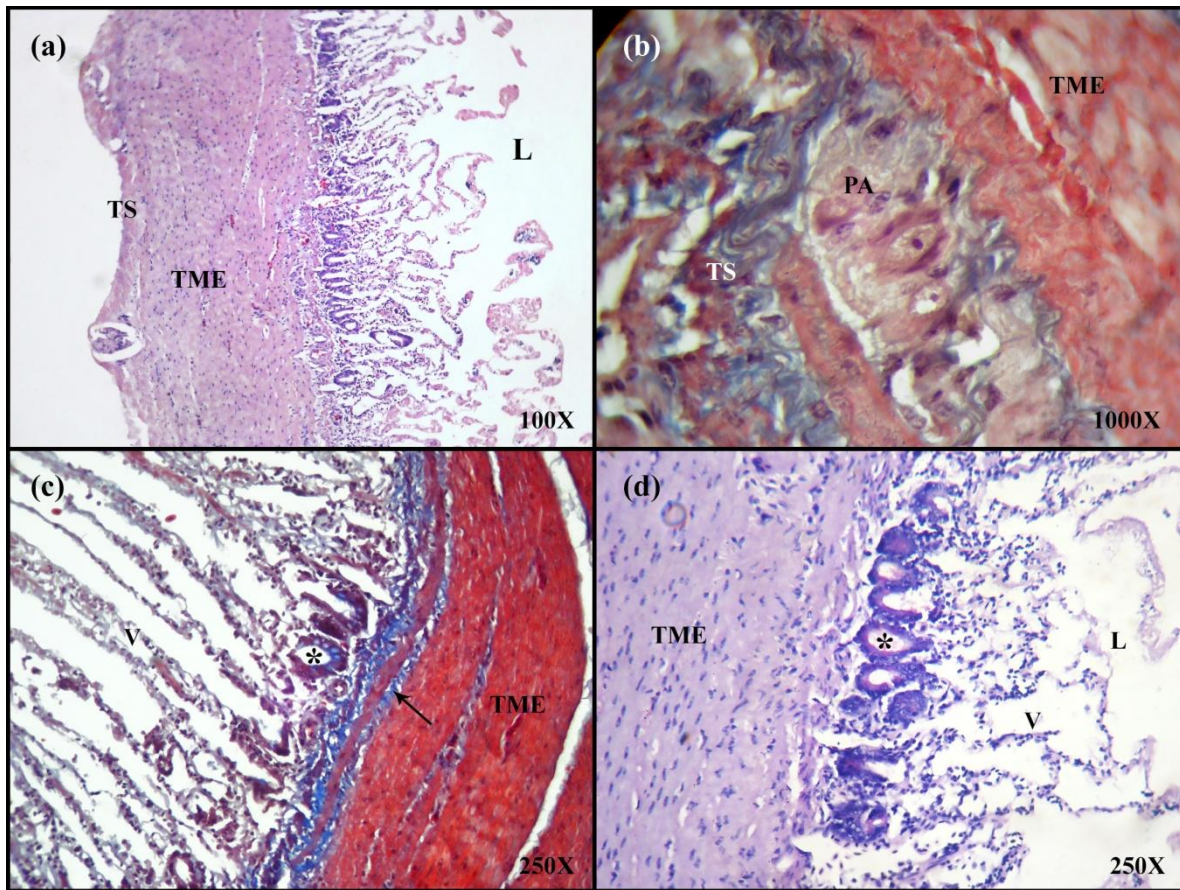


Figura 9: Corte transversal del duodeno. (a) Vista panorámica de la pared del duodeno, H&E; (b) detalle del plexo de Auerbach ubicado entre la muscular externa y la serosa, T. Masson; (c) detalle de la pared del duodeno, T. Masson; (d) vellosidades y glándulas intestinales, PAS. L: lumen; V: vellosidades; TME: túnica muscular externa; TS: túnica serosa; PA: plexo de Auerbach. El asterisco (*) indica las glándulas intestinales o criptas de Lieberkühn, y la flecha (→) señala la túnica submucosa.

Las criptas o glándulas de Lieberkühn, formadas por la invaginación de la mucosa, se aprecian como estructuras tubulares simples inmersas en la lámina propia que desembocan hacia la luz intestinal a la altura de la base de las vellosidades (figs. 9b–d, 10c, 11c–d, 12d y 13b,d). El epitelio glandular está constituido por un epitelio cilíndrico simple que es continuo con el de las vellosidades, y que puede contener diferentes tipos celulares como enterocitos, células caliciformes y células indiferenciadas. Mediante la tinción con

H&E, se determinó que los adenómeros son intensamente basófilos, a diferencia de lo observado en las glándulas halladas en la región pregástrica del tracto digestivo donde la basofilia es leve (figs. 9a, 10a, 11a, 12a,c y 13a–b), lo que sugiere una alta actividad secretora. En el interior de las criptas intestinales destaca la presencia de células caliciformes, que consisten en glándulas simples secretoras de mucina. Microscópicamente, se caracterizan por poseer forma de cáliz, con el núcleo ubicado hacia la superficie basal, y la presencia de gránulos de mucinógeno en el ápice. Al colorear con H&E los gránulos de mucinógeno se aprecian como regiones vacías en el citoplasma (figs. 13b); sin embargo, tratándose de secreciones proteicas altamente glucosiladas, muestran una reacción positiva al colorearlas con PAS (figs. 9d, 10c y 13d). En algunas glándulas intestinales es posible observar células de citoplasma basófilo ubicadas entre las células caliciformes, pudiendo tratarse de enterocitos o células indiferenciadas generadas por la actividad mitótica del tejido (figs. 10c y 12d).

A lo largo del intestino delgado, las criptas de Lieberkühn siguen una tendencia similar al de las vellosidades en cuanto a su número, observándose en mayor proporción en el duodeno y en la porción anterior del íleo, y registrando una disminución gradual a medida que se avanza hacia el final del intestino delgado (figs. 9–13).

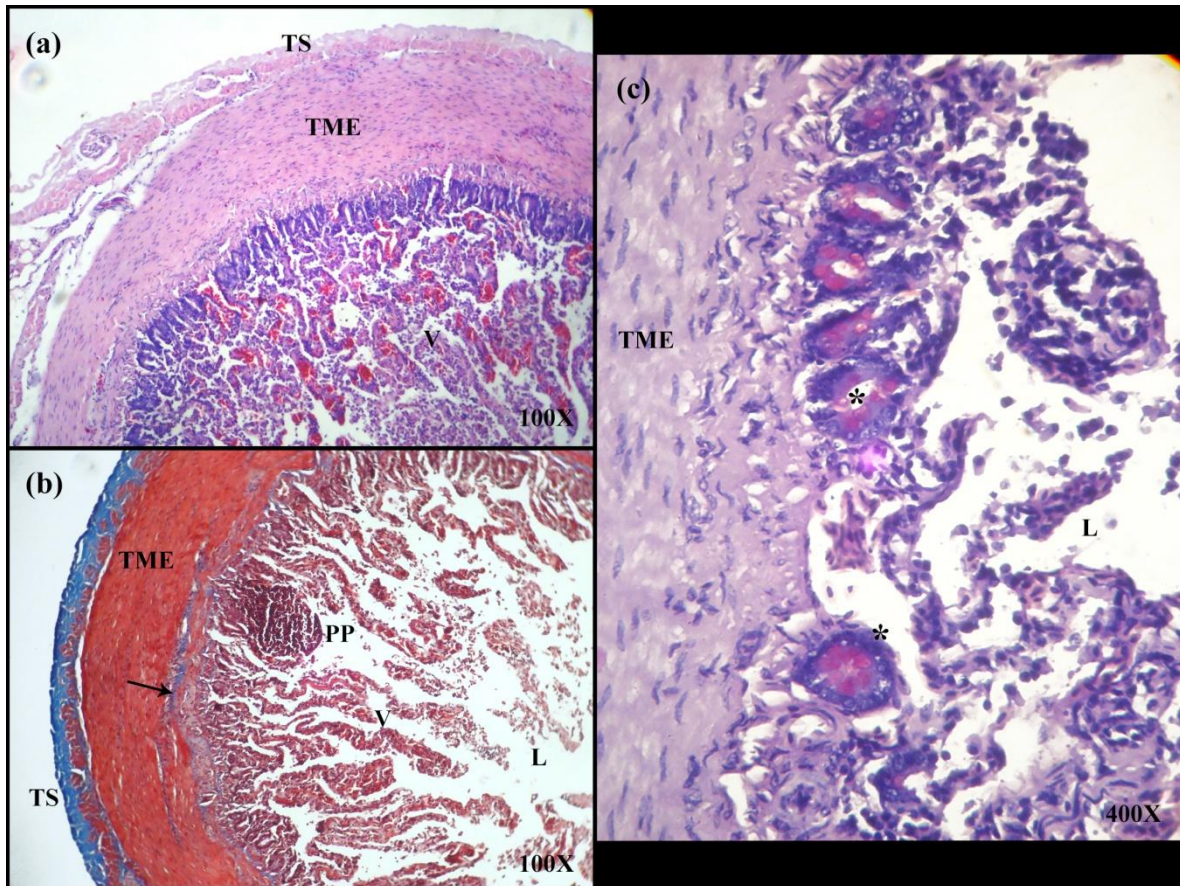


Figura 10: Corte transversal de la porción anterior del íleo. (a) Vista panorámica de la pared intestinal, coloreado con H&E y (b) T. Masson; (c) detalle de las glándulas intestinales, PAS. L: lumen; V: vellosidades; PP: placas de Peyer; TME: túnica muscular externa; TS: túnica serosa. La flecha (→) señala la túnica submucosa, y el asterisco (*) indica las glándulas intestinales o criptas de Lieberkühn.

Algunos componentes de los sistemas linfático y nervioso son también observables a nivel del intestino delgado. En cuanto al primero, en las regiones anterior y media – posterior del íleo, se distinguen cúmulos de linfocitos, caracterizados por colorearse basófilamente debido al gran volumen que ocupa el núcleo en el interior celular (figs. 10b y 12c). Estos cúmulos se originan en la lámina propia de la mucosa y se proyectan hacia la luz intestinal, formando una cúpula revestida por la lámina epitelial. Estos parches de tejido linfático se denominan placas de Peyer, y forman parte del tejido linfático asociado con los intestinos (GALT, por sus siglas en inglés, *Gut-associated lymphoid tissue*).

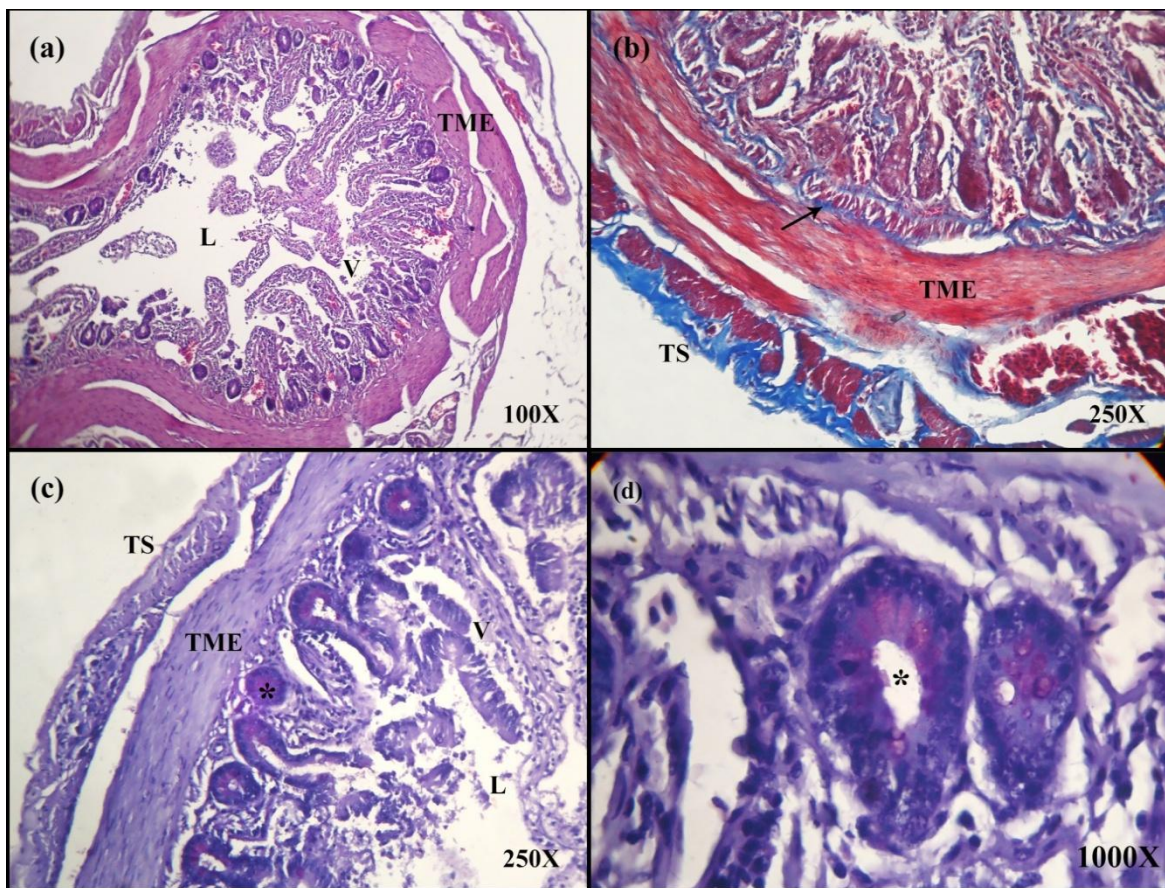


Figura 11: Corte transversal del intestino delgado a nivel del íleo medio – anterior. (a) Vista panorámica de la pared intestinal coloreada con H&E; (b) detalle de la pared intestinal, T. Masson, (c) y PAS; (d) detalle de las glándulas intestinales, PAS. L: lumen; V: vellosidades; TME: túnica muscular externa; TS: túnica serosa. La flecha (→) señala la túnica submucosa, y el asterisco (*) indica las glándulas intestinales o criptas de Lieberkühn.

Adicionalmente, en la periferia de la capa circular interna que constituye la túnica muscular externa a nivel del duodeno, se observó un paquete con somas neuronales que forman parte del sistema nervioso entérico, una división del SNA encargado de la estimulación de las fibras musculares lisas presentes a lo largo del tracto digestivo (fig. 9b). Las fibras nerviosas que inervan la muscular externa reciben el nombre de plexo mientérico o plexo de Auerbach, y son las responsables del movimiento peristáltico. Cabe destacar que estos paquetes neuronales se encuentran en los diferentes órganos que componen el tracto digestivo, sin embargo, en los cortes realizados sólo fue observable a nivel del duodeno.

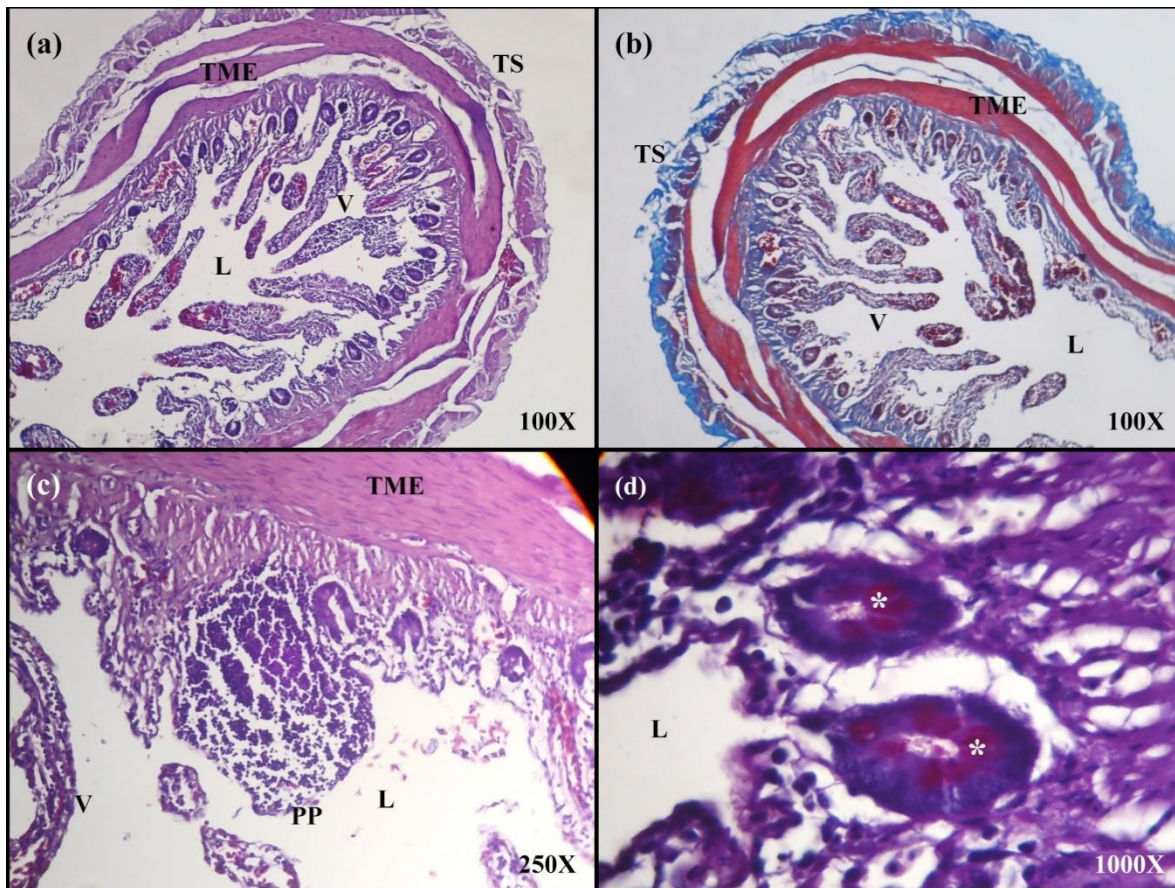


Figura 12: Corte transversal del intestino delgado a nivel medio – posterior del íleo. (a) Vista panorámica de la pared intestinal coloreada con H&E y (b) T. Masson; (c) detalle de la pared intestinal donde se observa una placa de Peyer, H&E; (d) detalle de las glándulas intestinales, PAS. L: lumen; PP: Placa de Peyer; V: vellosidades; TME: túnica muscular externa; TS: túnica serosa. El asterisco (*) indica las glándulas intestinales o criptas de Lieberkühn.

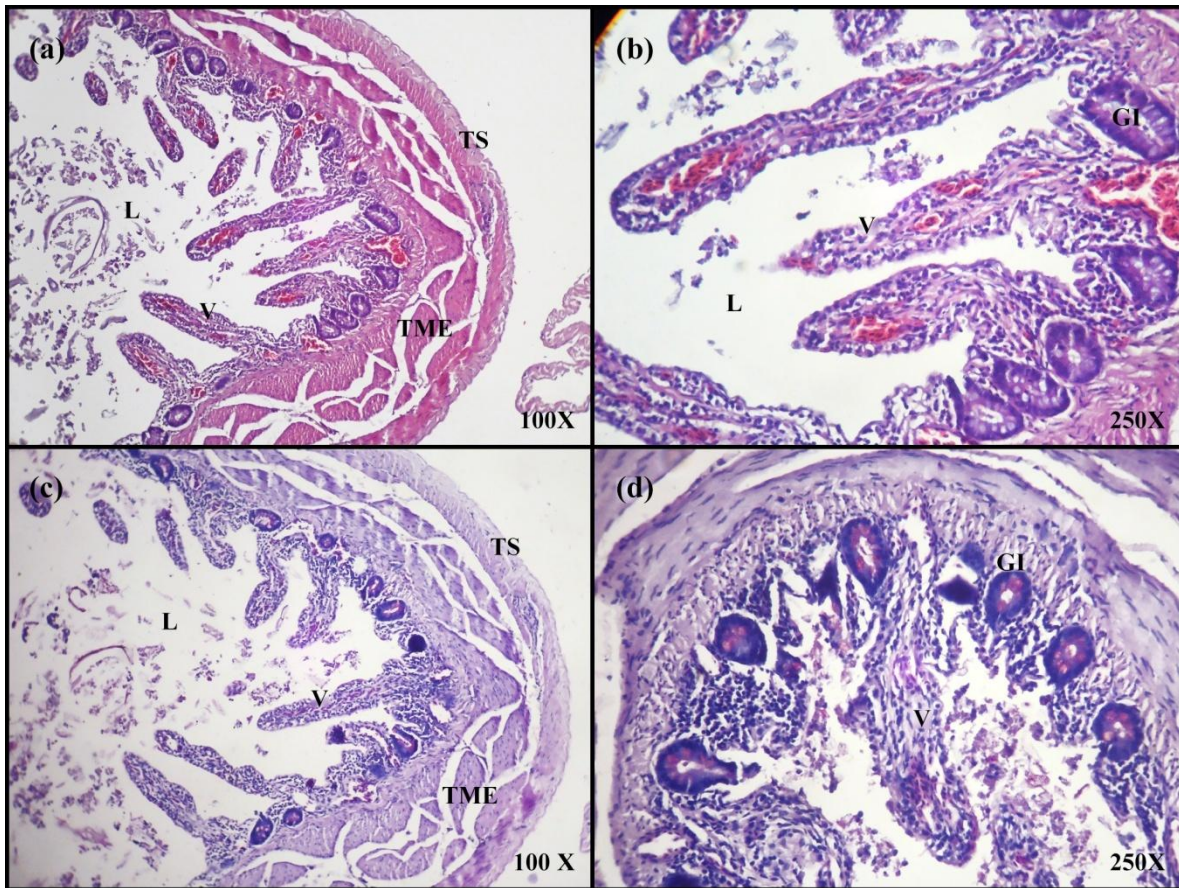


Figura 13: Corte transversal de la porción terminal del intestino delgado. (a) Vista panorámica de la pared intestinal a este nivel del tracto digestivo, H&E; (b) detalle de las vellosidades y glándulas intestinales, H&E; (c) vista panorámica, PAS; (d) detalle de las glándulas intestinales, PAS. L: lumen; V: vellosidades; TME: túnica muscular externa; TS: túnica serosa; GI: glándulas intestinales o criptas de Lieberkühn.

Intestino grueso

La pared intestinal a este nivel del tracto digestivo está constituida, desde el lumen hacia la periferia, por la túnica mucosa, la muscular externa y la serosa. La túnica mucosa está conformada por una lámina epitelial que muestra una invasión de tejido linfático difuso, conformando así un linfoepitelio (figs. 14–16). Bajo el linfoepitelio se observa la lámina propia de la mucosa, la cual se encuentra irrigada por vasos sanguíneos (figs. 14 y 15a). En la región media del intestino grueso, además de la presencia de tejido linfático

difuso, se localizan parches de mayor tamaño que corresponden a placas de Peyer (GALT organizado) (fig. 15a,c-d).

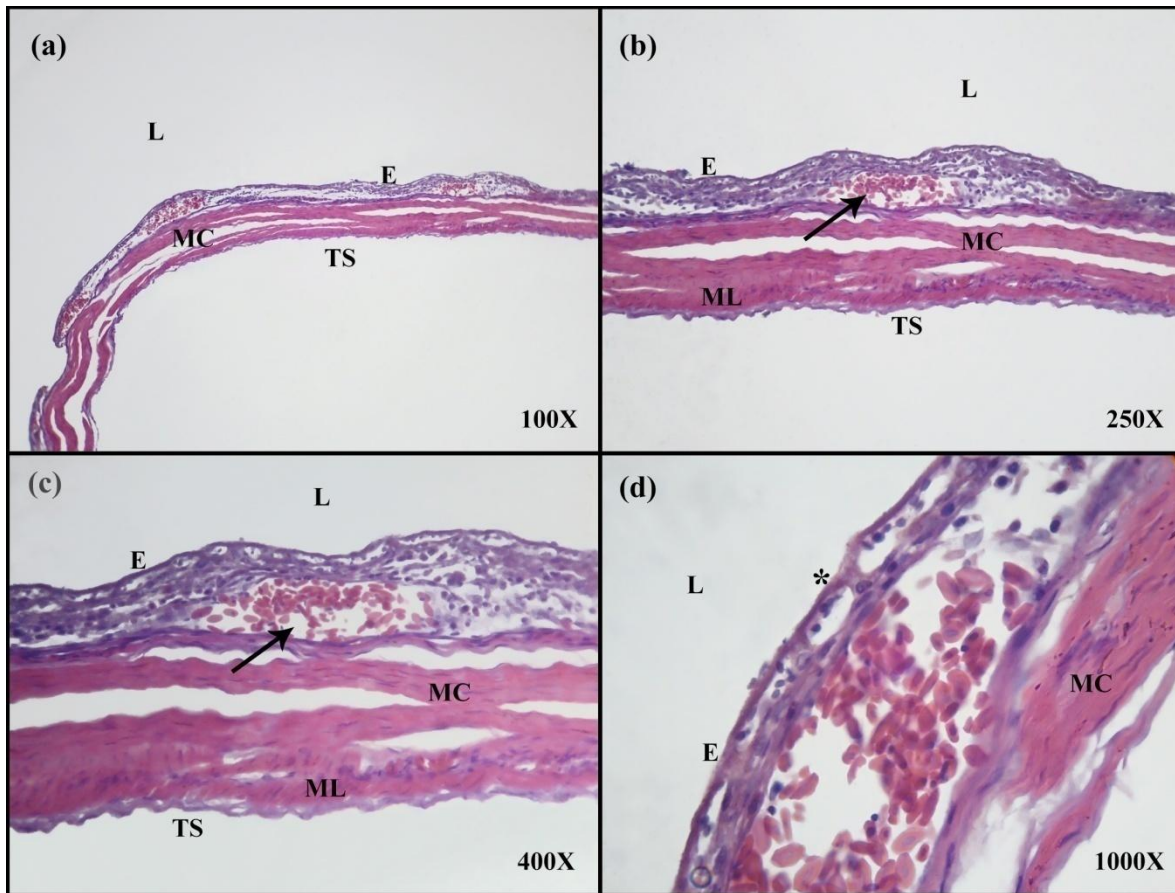


Figura 14: Corte transversal de la región anterior del intestino grueso coloreado con hematoxilina – eosina (H&E). (a) Vista panorámica; (b) detalle de la pared del intestino; (c) vista de vaso sanguíneo; (d) detalle de vasos linfáticos y sanguíneos en la mucosa intestinal. L: lumen; E: linfoepitelio; MC: musculatura circular; ML: musculatura longitudinal; TS: túnica serosa. La flecha (→) señala los vasos sanguíneos, y el asterisco (*) los vasos linfáticos observados en el epitelio.

Al igual que en el intestino delgado, la lámina muscular de la mucosa está ausente; mientras que la túnica muscular externa cuenta tanto con la lámina circular interna, como con la longitudinal externa, siendo la primera casi el doble de gruesa que la segunda en la mayor parte del intestino grueso evaluada (figs. 14c, 15b y 16a,c). Finalmente, en la periferia del intestino grueso se observa una capa de tejido conectivo correspondiente a la

túnica serosa (figs. 15b y 16b).

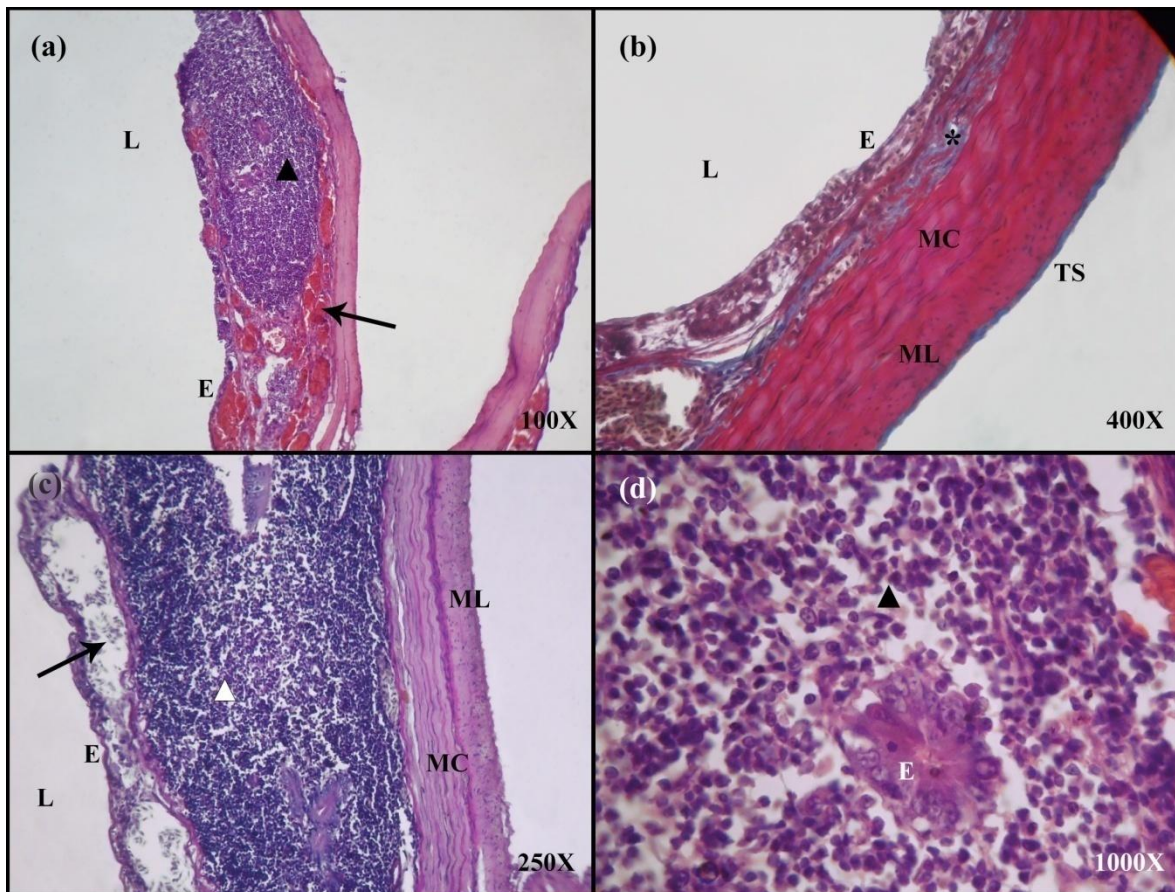


Figura 15: Corte transversal de la región media del intestino grueso. (a) Vista panorámica, H&E; (b) detalle de la pared del intestino, T. Masson; (c) vista de vasos sanguíneos en la mucosa intestinal, PAS; (d) detalle del interior de placa de Peyer, H&E. L: lumen; E: linfoepitelio; MC: musculatura circular; ML: musculatura longitudinal; TS: túnica serosa. El asterisco (*) señala la lámina propia de la mucosa, la flecha (→) apunta los vasos sanguíneos, y el triángulo (▲) identifica la placa de Peyer.

Alrededor de las placas de Peyer presentes en la porción media del intestino grueso, se evidencia un alto grado de irrigación del tejido por vasos sanguíneos (fig. 15a,c), así como pequeños vasos linfáticos ubicados hacia el borde del linfoepitelio, los cuales se observan también en la región anterior del intestino por encima del GALT difuso (fig. 14d). Un mayor aumento en el interior de las placas de Peyer permite visualizar las células

linfáticas que constituyen estos parches, caracterizadas por poseer un núcleo grande que ocupa casi la totalidad del volumen celular, y un citoplasma levemente basófilo (fig. 15d).

Finalmente, hacia la porción terminal o posterior del intestino grueso, se observaron algunas criptas de Lieberkühn dispuestas en mucha menor proporción que a lo largo del intestino delgado (fig. 16a,c). Asimismo, al colorear con PAS, estas mostraron una reacción más leve que en la primera porción del tracto intestinal (fig. 16d).

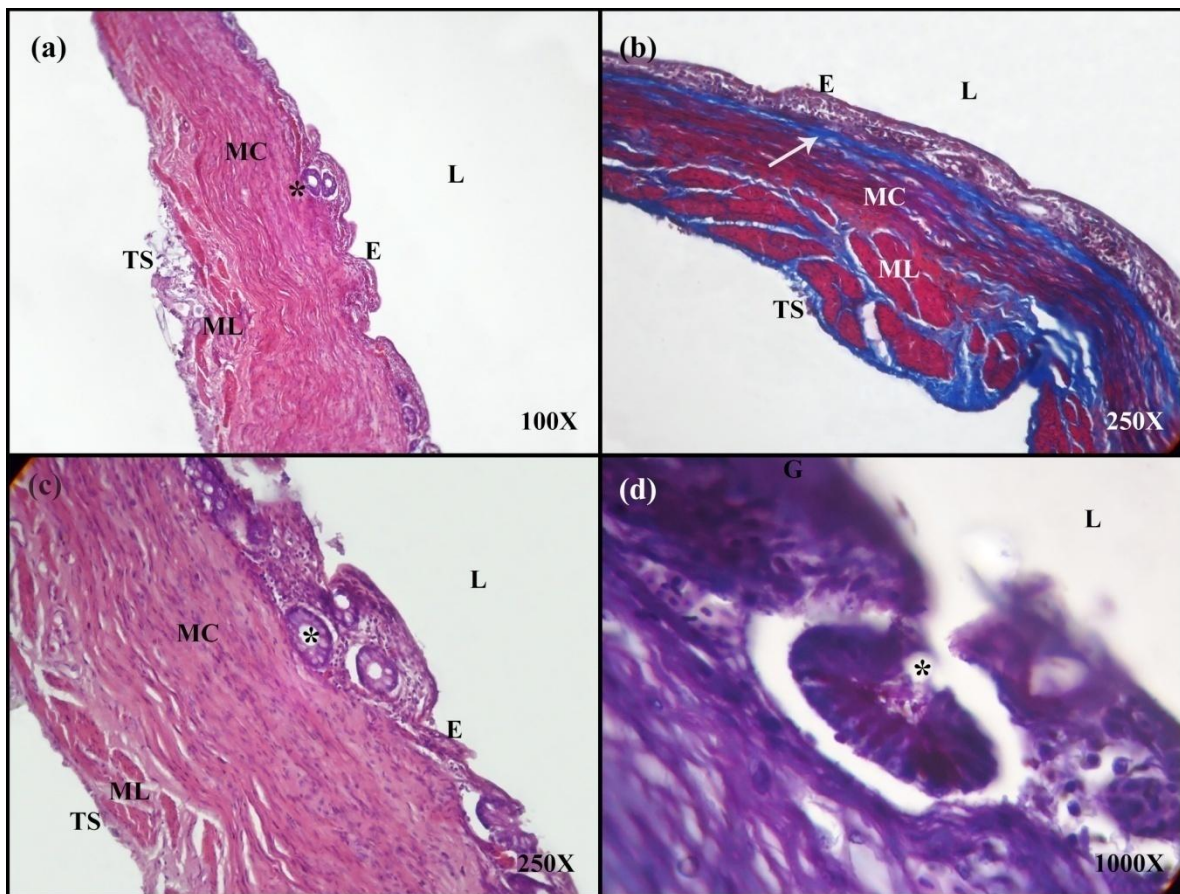


Figura 16: Corte transversal de la región posterior del intestino grueso. (a) Vista panorámica, H&E y (b) T. Masson; (c) detalle de la pared del intestino, H&E; (d) detalle de glándula intestinal, PAS. L: lumen; E: linfoepitelio; MC: musculatura circular; ML: musculatura longitudinal; TS: túnica serosa. El asterisco (*) señala las criptas de Lieberkühn.

Ciegos

Cortes histológicos a la altura de la base y el ápice de uno de los ciegos, indican que la pared está constituida, desde la superficie abluminal, por una túnica serosa seguida de una capa de fibras musculares dispuestas circularmente (observadas en forma de paquetes discontinuos debido a la orientación del corte) que corresponde a la túnica muscular externa; y una túnica mucosa, constituida por la lámina propia de tejido conectivo laxo y una lámina epitelial (figs. 17).

A diferencia de lo descrito en el resto del tracto intestinal, los ciegos no mostraron modificaciones a nivel de la mucosa en ninguna de las dos regiones estudiadas; sin embargo, en uno de los cortes obtenidos en la porción apical, se observaron dos plegamientos pronunciados de la túnica mucosa (fig. 17c).

El epitelio que reviste la cavidad luminal de los ciegos, al igual que el observado en el intestino grueso, muestra la presencia de vasos linfáticos hacia la superficie y de tejido linfático difuso en su interior, siendo catalogado entonces como un linfoepitelio (fig. 17e–f). Por debajo de este, inmersos en la capa de tejido conectivo que constituye la lámina propia, se observan vasos sanguíneos que irrigan a la mucosa, en cuyo interior se observan los eritrocitos nucleados con citoplasma intensamente acidófilo (fig. 17a–d).

La estructura microanatómica hallada en los ciegos se asemeja a la descrita en el resto del tracto intestinal, sin embargo, la presencia de un linfoepitelio y la ausencia de vellosidades lo acercan más a las características histológicas encontradas en el intestino grueso.

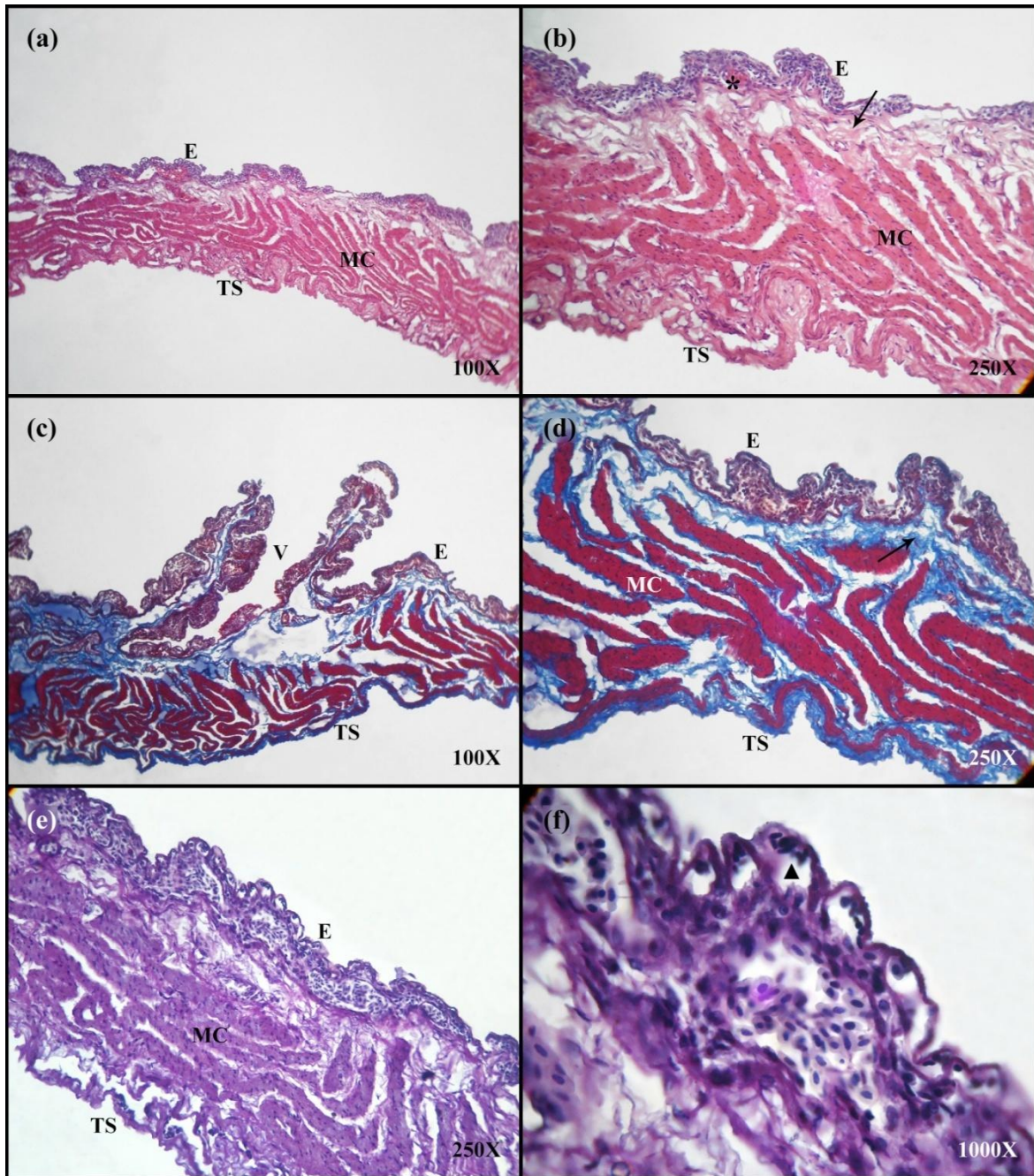


Figura 17: Corte longitudinal de ciego a nivel del ápice. (a) Vista panorámica de la pared del ciego, H&E; (b) detalle de la pared del ciego, H&E; (c) vista panorámica de porción del ciego con vellosidades, T. Masson, (d) detalle de la pared del ciego, T. Masson y (e) PAS; (f) detalle del epitelio del ciego, PAS. E: linfoepitelio; V: vellosidades; MC: musculatura circular; TS: túnica serosa. La flecha (→) señala la lámina propia de la mucosa, el asterisco (*) indica vasos sanguíneos, y el triángulo (▲) muestra vasos linfáticos.

DISCUSIÓN

Las características macroanatómicas del tracto digestivo del aruco indican una clara diferenciación externa de sus órganos, distinguiéndose seis regiones consistentes en esófago (con aparente modificación en la región posterior dando lugar a un *buche*), proventrículo, molleja, intestino delgado, intestino grueso y ciegos; lo cual coincide con lo descrito para aves (Andrew, 1959; Ziswiler y Farner, 1972; Klasing, 1998).

En cuanto a su estructura microanatómica, la composición tisular de la pared en las distintas regiones del tracto digestivo se mantiene relativamente constante, coincidiendo con el patrón general encontrado en vertebrados, y más específicamente, dentro de la clase Aves (Andrew, 1959; Eurell y Frappier, 2006; Ross y Pawlina, 2006).

Si bien la morfología del tracto digestivo se ve influenciada por la filogenia de los grupos, la dieta resulta un factor importante en la convergencia evolutiva de caracteres estructurales hasta niveles taxonómicos de familia (Ricklefs, 1996; Calchi, 1999). En este sentido, sabiendo que el aruco ingiere una dieta basada principalmente, si no absoluta, en plantas (Morse, 1975; Naranjo, 1986), es de esperarse que las características macroscópicas e histológicas halladas en su tracto digestivo se asemejen a las observadas en otras especies herbívoras, y más específicamente, folívoras.

Esófago

La principal función del esófago es el paso del alimento desde la cavidad oral hacia el proventrículo. Ziswiler y Farner (1972) y Klasing (1998) señalan que las especies que consumen ítems grandes, tales como carnívoros y frugívoros, presentan un mayor diámetro

esofágico al compararlas con especies granívoras e insectívoras. En el aruco, el diámetro esofágico en la región anterior (no reportado) resulta relativamente pequeño; sin embargo, hacia el lumen del tubo se observa una mucosa fuertemente plegada, la cual sugiere la capacidad de distensión del órgano (fig. 3a). Esta característica coincide con lo reportado en el pato de crin (*Chenonetta jubata*; Dawson y col., 1989), una especie que se alimenta principalmente de plantas; y el cernícalo común (*Falco tinnunculus*; Rajabi y Nabipour, 2009), una rapaz que caza pequeños roedores, pájaros y reptiles. En general, de acuerdo con Ziswiler y Farner (1972) y Klasing (1998), el esófago presenta un alto grado de plegamiento en especies cuyo alimento consiste en ítems voluminosos, o donde este cumple también una función de almacenamiento.

En términos histológicos, la estructura de la pared del esófago observada en el aruco coincide con la descrita por Ziswiler y Farner (1972), quienes indican que alguna de las capas musculares que constituyen tanto la lámina muscular de la mucosa como la túnica muscular externa, puede estar ausente; y que la submucosa podría además estar débilmente desarrollada (fig. 4a–b). Esta configuración es también observada en otras especies silvestres como *Falco tinnunculus* y *Columba livia* (Najabi y Rabipour, 2009). No obstante, en aves de corral se ha reportado el desarrollo tanto de la capa circular interna, como la capa longitudinal externa de la túnica muscular, así como la túnica submucosa a este nivel del tracto digestivo (Eurell y Frappier, 2006; Illanes y col., 2006).

La mucosa esofágica fuertemente plegada del aruco, está dotada de numerosas glándulas multicelulares acinosas simples ramificadas. En las aves, las glándulas presentes a lo largo del tracto digestivo suelen estar embebidas en la lámina propia de la mucosa, a

diferencia de lo observado en otros grupos de vertebrados como los mamíferos, donde se disponen en la túnica submucosa (Andrew, 1959; Shiina y col., 2005; Ross y Pawlina, 2006).

De acuerdo con Ziswiler y Farner (1972), las glándulas esofágicas secretan sustancias mucosas, las cuales lubrican el tracto digestivo y facilitan el paso del alimento. Diferentes estudios histoquímicos han revelado que el tipo de secreción puede variar entre las especies estudiadas, encontrando desde mucinas ácidas en *Colius colius* (Molina, 2005), hasta mezclas de glucoproteínas neutras, glucosaminoglicanos ácidos y sulfoproteínas en diferentes proporciones en tres especies de tinámidos (Chikilian y de Speroni, 1996), en faisánidos domésticos (Sağsöz y Liman, 2009; Scocco y Pedini, 2010) y en una especie de passeriforme perteneciente a la familia de los lánidos (Zhu, 2015). En el aruco, la reacción negativa al colorear con PAS indica la ausencia de glucoproteínas neutras, por lo que es posible que la secreción esté conformada por otros tipos de mucinas que pueden ser detectadas mediante la aplicación de técnicas histoquímicas basadas en tinciones con azul alcian, y coloraciones metacromáticas con azul de toluidina y violeta de cresilo (Chikilian y de Speroni, 1996; Molina, 2005).

Un estudio comparativo llevado a cabo por Shiina y col. (2005) indica que la presencia de glándulas esofágicas parece ser indistinta entre especies con diferentes tipos de dieta; sin embargo, Ziswiler (1985, citado en Klasing, 1998) señala que pueden existir variaciones morfológicas, presentando un mayor tamaño en especies granívoras y herbívoras. En este sentido, Calchi (1999) realiza un análisis morfométrico microanatómico a nivel del esófago, en el que considera, entre otras variables, el alto y ancho de las

glándulas en 13 especies de aves frugívoras. En su trabajo, la autora encuentra que la mayoría de las variables morfométricas no presentan diferencias significativas interespecíficas, salvo el ancho de glándula en cuatro de las especies estudiadas, reportando el menor valor en el verdín montañero (*Chlorophonia cyanea*), un ave principalmente frugívora; y el mayor valor en el tucán pico de frasco esmeralda (*Aulacorhynchus sulcatus*), una especie frugívora que puede complementar su dieta con insectos, huevos y crías de otras aves. Aun cuando pudiese pensarse una tendencia contraria a la propuesta por Ziswiler (1985, citado en Klasing, 1998), los resultados obtenidos por Calchi (1999) no permiten establecer conclusiones al respecto, dado que las especies incluidas en su estudio convergen en una dieta frugívora. Si bien en el aruco las glándulas ocupan la mayor parte de la lámina propia de la mucosa, la información disponible resulta insuficiente para establecer una posible relación con el tipo de dieta.

El epitelio que reviste la mucosa esofágica puede mostrar cierto grado de queratinización o cornificación. Según Eurell y Frappier (2006), el epitelio suele estar altamente queratinizado en especies que consumen material vegetal. Este patrón puede explicarse debido al contenido de fibra presente en este tipo de dieta, la cual se caracteriza por ser un material abrasivo que puede ocasionar daños a la mucosa. No obstante, a pesar de la dieta folívora del aruco, el epitelio a nivel del esófago no muestra grado aparente de queratinización o cornificación, pudiendo deberse a que las plantas acuáticas no requieren adaptaciones especiales como la formación de cutícula que evite la pérdida de agua, o el desarrollo de tejido de sostén, ya que el agua proporciona una matriz densa que ayuda a la flotabilidad de la planta (Ronzhina y col., 2009); por lo tanto, estas contienen una menor proporción de polisacáridos estructurales en comparación con plantas terrestres.

Adicionalmente, las mucinas secretadas por las glándulas esofágicas también pueden actuar como una barrera que protege a la mucosa de la abrasión.

En algunas especies la función de almacenamiento se ve optimizada por el desarrollo de un divertículo en forma de saco usualmente ubicado hacia la región posterior del esófago, y que recibe el nombre de buche. Ziswiler y Farner (1972) clasifican este divertículo en cuatro tipos según su morfología, considerando como buche verdadero a la cámara formada lateralmente cuando cuenta con un esfínter que regula el paso del alimento a su interior. El caso más resaltante conocido es el de la chenchena (*Opisthocomus hoazin*), donde el buche posee la capacidad de más del 50% del volumen total del tracto digestivo, y además funge como cámara de fermentación al alojar una comunidad de microorganismos capaces de degradar los carbohidratos complejos de la dieta (Grajal y col., 1989; Grajal, 1995; Godoy-Vitorino y col., 2008).

En el aruco, el divertículo hallado en la región posterior del esófago se asemeja morfológicamente al buche del periquito australiano (*Melopsittacus undulatus*; Klasing, 1998), al observarse como un ensanchamiento del tubo digestivo en su eje longitudinal, y no como un saco o bolsillo unilateral o bilobulado. No obstante, a nivel macroscópico fue posible distinguir dos regiones del divertículo: una anterior de composición glandular, y una posterior de pared muscular. En el lumen de la región anterior se encontró una sustancia de apariencia mucosa que cubría el contenido almacenado, pudiendo tratarse de la acumulación de la secreción de las glándulas esofágicas y de las glándulas presentes en la porción anterior del *buche*, la cual provee de un medio húmedo al contenido vegetal ingerido que pudiese contribuir a su ablandamiento, y por ende a la reducción del efecto

abrasivo de la fibra presente en las hojas, facilitando así su posterior digestión química y mecánica llevadas a cabo por el proventrículo y la molleja, respectivamente.

Por otra parte, en palomas se ha determinado que el buche cumple una función durante el período de cría, al producir una secreción nutritiva conocida como “leche de buche”, la cual está constituida por lípidos, proteínas y células epiteliales que se desprenden, y que es empleada para alimentar a los pichones (Hunter, 1840; Andrew, 1959; Ziswiler y Farner, 1972). En el flamenco (*Phoenicopterus ruber*) y en el pingüino emperador (*Aptenodytes forsteri*) se ha reportado una secreción merocrina producida a nivel esofágico que es igualmente transferida a los pichones durante su alimentación (Ziswiler y Farner, 1972).

Observaciones en cautiverio de una pareja reproductiva de chicagüires (*Chauna chavaria*), una de las tres especies pertenecientes a la familia Anhimidae, sugieren que al menos uno de los padres pudo haber alimentado a la cría por regurgitación (Bell y col., 1970). En este sentido, cabe la posibilidad de que la sustancia de apariencia mucosa encontrada en la región anterior del *buche* del aruco, se trate de un equivalente de la “leche de buche” o de la secreción merocrina mencionadas previamente; no obstante, para esclarecer este punto, es necesario el estudio de individuos de ambos sexos en período reproductivo en contraste con ejemplares que no se hayan reproducido durante la temporada, así como el análisis composicional de la secreción que permita evaluar la presencia de componentes nutricionales. En poblaciones colombianas del aruco se ha determinado que el período reproductivo inicia cerca de noviembre (Naranjo, 1986), sin embargo, no hay datos de este tipo disponibles para la especie en Venezuela.

A pesar de las hipótesis planteadas hasta ahora con relación a las características macroanatómicas del *buche* identificado en el aruco, y sobre sus posibles funciones; la estructura histológica del mismo, dista de la esperada. En general, la estructura microanatómica del buche guarda relación con la observada en la región anterior del esófago; aunque pudiese presentar un mayor desarrollo de las capas musculares, y las glándulas mucosas pueden estar ausentes, en menor proporción o limitadas a la región proximal al esófago (Domínguez-Bello y col., 1993; Chikilian y de Speroni, 1996; Eurell y Frappier, 2006; Rajabi y Nabipour, 2009). En el aruco, la totalidad de la superficie luminal de la mucosa del *buche* exhibe un gran número de glándulas: en la región anterior, estas se caracterizan por presentar una morfología tubular macroscópica (figs. 2b–c y 5); mientras que hacia la región posterior consisten en glándulas tubulares simples producto de la invaginación del epitelio (fig. 6).

Más aún, al comparar la estructura microanatómica del *buche* del aruco con otras cámaras del tracto digestivo, se encontró que las glándulas de la región anterior guardan semejanzas con las glándulas profundas típicas del proventrículo de diversas especies de aves, tanto silvestres como domésticas (Bezuidenhout y Van Aswegen, 1990; Calchi, 1999; Molina 2005; Nasrin y col., 2012). Por lo tanto, cabe la posibilidad de que esta porción del tracto digestivo del aruco corresponda en realidad al estómago glandular, coincidiendo entonces con lo descrito por Garrod (1876) y Beddard y Mitchell (1894), quienes señalan que en el *chicagüire* el esófago corresponde a un tubo de diámetro uniforme, y que tanto en dicha especie como en el aruco, el proventrículo es grande en relación con la molleja, conteniendo además un parche glandular ubicado en la porción anterior del divertículo, el cual es visible desde el exterior.

De acuerdo con lo anterior, la cámara identificada hasta ahora como *buche*, será considerada parte del estómago glandular, y por lo tanto, discutida en la siguiente sección.

Proventrículo

El estómago glandular o proventrículo corresponde a la primera de las dos cámaras que constituyen el aparato gástrico de las aves, cuya función principal es la secreción de los jugos gástricos que dan inicio a la digestión química de los alimentos. A nivel macroscópico se caracteriza por presentar una morfología tubular o cónica, y su posición relativa en el tracto digestivo se encuentra entre el esófago y el estómago muscular, estando separada del segundo por un istmo (Ziswiler y Farner, 1972; Turk, 1982; Hassan y Moussa, 2012). En general, el proventrículo suele presentar un menor tamaño en comparación con la molleja; sin embargo, Ziswiler y Farner (1972) y Klasing (1998) señalan que su capacidad se ve influenciada por el tamaño del alimento que compone la dieta, encontrando cámaras relativamente más grandes en Procellariiformes, ratites y algunas aves de presa. En el aruco, el proventrículo es incluso más grande que la molleja, coincidiendo con lo reportado por Beddard y Mitchell (1894) en un estudio previo realizado en esta especie, y en el chicagüire, donde Garrod (1876) lo describe como “peculiar”, indicando que es más espacioso de lo usual. Esto sugiere que, en anímidos, el estómago glandular puede fungir como una cámara de almacenamiento que compense la ausencia del buche, dado que la dieta folívora supone una ingesta elevada, la cual puede ocupar gran volumen.

La estructura microanatómica del proventrículo se distingue por presentar una mucosa engrosada donde se disponen glándulas de dos tipos: las tubulares o superficiales, secretoras de moco; y las glándulas gástricas o profundas, secretoras de ácido clorhídrico y

pepsina (Ziswiler y Farner, 1972; Turk, 1982; Klasing, 1998).

Las glándulas superficiales consisten en invaginaciones tubulares simples del epitelio dentro de la lámina propia de la mucosa, formando una capa en toda la extensión del lumen proventricular. Debajo de estas se disponen las glándulas profundas, que son estructuras compuestas constituidas por una serie de alvéolos organizados en lóbulos que se unen mediante un sistema de ductos y que desembocan al lumen en el ápice de papilas dispuestas en la superficie epitelial (Menzies y Fisk, 1963; Turk, 1982; Calchi, 1999). Klasing (1998) indica que estas glándulas se ubican en la lámina propia de la mucosa, coincidiendo con lo encontrado por Calchi (1999) en las 13 especies frugívoras estudiadas, y por Zhu (2015) en *Lanius tephronotus*; sin embargo, en el pollo (Turk, 1982; Imai y col., 1991; Eurell y Frappier, 2006) y el avestruz (Illanes y col., 2006), los lóbulos glandulares se encuentran inmersos en la túnica submucosa, separados entre sí por una delgada lámina de tejido conectivo.

En el aruco, la presencia de las glándulas tubulares y las glándulas gástricas, muestran una separación espacial dentro de la cámara proventricular. Estructuras microanatómicamente similares a los lóbulos de las glándulas gástricas fueron encontrados en la porción anterior del proventrículo (antes mencionado como región anterior del *buche*); aunque a diferencia de las glándulas profundas descritas en otras especies de aves con distintos hábitos alimenticios (Turk, 1982; Bezuidenhout y Van Aswegen, 1990; Imai y col., 1991; Calchi, 1999, Molina, 2005; Eurell y Frappier, 2006; Hassan y Moussa, 2012; Nasrin y col., 2012; Zhu, 2015), en el aruco, estas forman estructuras tubulares macroscópicas que constituyen la totalidad de la pared del órgano en esta porción del

proventrículo, encontrándose adheridas unas a otras mediante una fina capa de tejido conectivo. Las glándulas superficiales, por su parte, fueron observadas en las porciones media (antes denominada región posterior del *buche*) y posterior (considerada inicialmente como la única muestra del proventrículo) del estómago glandular, donde además las capas musculares de la pared se encuentran bien desarrolladas.

El lumen proventricular del aruco se encuentra totalmente revestido de una capa mucosa, producto de la secreción glandular. Esta capa ha sido observada también en algunas especies de tinámidos (Chikilian y de Speroni, 1996), en *Colius colius* (Molina, 2005), el avestruz (Illanes y col., 2006), *Accipiter nisus*, *Passer domesticus*, *Corvus corone* (Demirbağ y col., 2015) y *Lanius tephronotus* (Zhu, 2015). Si bien no todas estas especies se caracterizan por tener una dieta folívora como el aruco, muchas de ellas incluyen como parte de sus alimentos material vegetal, carroña o insectos, que además del exoesqueleto de quitina, pueden contener toxinas; por lo que la capa secretada pudiese cumplir una función de protección de la mucosa al constituir una barrera frente a componentes abrasivos o tóxicos de la dieta.

Mediante análisis histoquímicos realizados en las glándulas superficiales y profundas del proventrículo, así como en la capa secretada por estas en varias de las especies antes mencionadas, se ha determinado que al igual que en las glándulas esofágicas, el producto de secreción varía entre especies, encontrando diferentes proporciones de glucoproteínas neutras, ácidas, mucinas sulfatadas y carboxiladas, de acuerdo a la intensidad de reacción observada (Chikilian y de Speroni, 1996; Molina, 2005; Demirbağ y col., 2015; Zhu, 2015). Los resultados obtenidos en el aruco indican la ausencia de mucinas

neutras en las regiones anterior y media del proventrículo; sin embargo, en la región posterior se observa una reacción PAS + intensa. La disminución abrupta del diámetro en esta porción terminal del estómago glandular, así como la reacción PAS + observada también en las glándulas tubulares y la capa de koilina que revisten el lumen de la molleja, sugiere que la región posterior del proventrículo constituye una zona de transición entre ambas cámaras. Esto coincide con lo mencionado por McLellad (1993) quien indica que el istmo o zona de transición entre el proventrículo y la molleja puede presentar características histológicas de ambos órganos.

Molleja

La molleja, ubicada inmediatamente después del proventrículo, corresponde a la segunda cámara que compone el aparato gástrico de las aves. Su morfología típica consiste en un divertículo bicovenxo, con un lumen revestido por una cutícula gástrica denominada “capa de koilina”, y paredes laterales fuertemente musculares (Ziswiler y Farner, 1972). En su interior se produce la disgregación mecánica del alimento, actuando así como un órgano compensatorio ante la ausencia de aparato masticatorio en la cavidad oral de las aves. La fragmentación del alimento promueve la acción de los jugos gástricos secretados en el proventrículo, por lo que la molleja sirve también como sitio para la digestión química (Ziswiler y Farner, 1972; Klasing, 1998).

La composición tisular observada en la pared de la molleja del aruco coincide con lo establecido por Ziswiler y Farner (1972), quienes indican que algunas de las tunicas o láminas que las componen pueden estar ausentes o débilmente desarrolladas. A nivel de la mucosa se distingue un epitelio cilíndrico al igual que el reportado en otras aves herbívoras

como el pato doméstico (*Anas platyrhynchos*; Hassan y Moussa, 2012) y el avestruz (Illanes y col., 2006), el cual se invagina dentro de la lámina propia dando lugar a glándulas tubulares simples responsables de la secreción de la capa de koilina; no obstante, en el avestruz, Illanes y col. (2006) reportan glándulas túbulo-alveolares simples y ramificadas, y Calchi (1999) indica que en algunas especies frugívoras las glándulas son tubulares ramificadas. De acuerdo con Ziswiler y Farner (1972), la muscular de la mucosa suele estar ausente en esta porción del tracto digestivo, lo cual ha sido observado en diversas especies de aves frugívoras, pequeñas folívoras, anátidos y palomas (Calchi, 1999; Molina, 2005; Hassan y Moussa, 2012). En el avestruz, Illanes y col. (2006) indican que esta capa se encuentra débilmente desarrollada, observándose de manera discontinua. Los resultados obtenidos en el aruco muestran el desarrollo de la lámina longitudinal externa de la muscular de la mucosa, que debido a la ausencia de la tela submucosa, se encuentra seguida por la túnica muscular externa. Esta última consta de dos capas musculares bien desarrolladas, correspondientes a la circular interna y a la longitudinal externa. Si bien este es el arreglo típico de las capas musculares en el sistema digestivo, algunas excepciones han sido reportadas en el avestruz y el pato doméstico, donde los autores señalan que la túnica muscular de la molleja está constituida por tres capas musculares organizadas en una lámina interna con fibras longitudinales, una media de fibras circulares, y la externa orientada longitudinalmente (Illanes y col., 2006; Hassan y Moussa, 2012).

El desarrollo del componente muscular de la molleja es proporcional al espesor de la capa de koilina secretada, y muestra relación con la dieta. Una tendencia general indica que especies que consumen alimentos suaves y fácilmente digeribles, como en el caso de carnívoros, piscívoros, frugívoros y nectarívoros, presentan mollejas menos conspicuas con

musculatura uniforme usualmente similar a la encontrada a nivel del proventrículo, así como un cutícula gástrica más delgada; mientras que especies que consumen alimentos voluminosos y difíciles de digerir, como herbívoros y granívoros, cuentan con cámaras más grandes y musculares, y una capa de koilina relativamente más gruesa (Lazareff, 1949; Ziswiler y Farner, 1972; Akester, 1986; Dawson, 1989; Duke, 1997; Fowler, 1991; Klasing, 1998, Calchi, 1999; Langlois, 2003). En el aruco, la molleja se encuentra bien desarrollada, coincidiendo con lo descrito para especies herbívoras (Dawson y col., 1989; Klasing, 1999). Morfológicamente se asemeja a la reportada en el avestruz, que a su vez es comparada con el estómago muscular de especies granívoras, en las cuales se considera que se alcanza el mayor grado de desarrollo de este órgano debido a la naturaleza rígida y abrasiva del alimento que consumen (Fowler, 1991; Klasing, 1998; Langlois, 2003; Illanes y col., 2006). Sin embargo, a diferencia de esta y otras especies de ratites, así como de la mayoría de las aves cuyo aparato gástrico ha sido estudiado, en el aruco el estómago muscular es más pequeño que el proventrículo.

Las glándulas tubulares presentes en la mucosa secretan una capa relativamente gruesa de koilina que reviste el lumen, la cual mostró una reacción intensa al colorear con PAS, sugiriendo la presencia de mucinas neutras en su composición. Este resultado coincide con lo encontrado en las especies estudiadas por Chikilian y de Speroni (1996) y Demirbağ y col. (2015), quienes además de determinar la presencia de mucinas neutras en la secreción glandular y en la cutícula gástrica, detectaron otros tipos de mucosustancias que pueden encontrarse formando parte de estas en diferentes proporciones; siendo además concordante con la caracterización señalada por diversos autores quienes indican que la koilina consiste en un complejo polisacárido – proteína (Akester, 1986; Langlois, 2003).

De acuerdo con Denbow (2000), la capa de koilina que recubre la superficie luminal del estómago muscular, cumple la función de una barrera protectora de la mucosa frente a la actividad proteolítica de los jugos gástricos secretados en el proventrículo, y a las lesiones mecánicas durante el proceso de fragmentación del alimento; sin embargo, Klasing (1998) y Langlois (2003), sugieren que además de proteger la mucosa, la cutícula gástrica debido a su naturaleza queratinoide, actúa también como una superficie abrasiva que en conjunto con la musculatura fuertemente desarrollada de la molleja, interviene en el proceso de molienda del contenido. En el aruco, este proceso parece estar optimizado por la ingesta y acumulación de arena y pequeños gastrolitos, los cuales suelen encontrarse en la molleja de especies herbívoras, granívoras e insectívoras (Ziswiler y Farner, 1972; Dawson y col., 1989; Fowler, 1991; Klasing, 1998; Langlois, 2003; Illanes y col., 2006, Hassan y Moussa, 2012).

Intestino delgado

El intestino delgado es el sitio principal de digestión química y absorción de nutrientes (Ziswiler y Farner, 1972; Duke, 1997; Klasing, 1998). En mamíferos, este suele subdividirse en tres porciones correspondientes al duodeno, yeyuno e íleo, siendo esta clasificación adoptada principalmente en aves de corral (*e.g.* de Verdal y col., 2010; Incharoen, 2013; Wang y col., 2016). Algunos autores, sin embargo, señalan que la mayoría de las especies de aves no presentan una diferenciación externa ni histológica que permita identificar las tres regiones, por lo que se establece que la porción inicial del mismo que se encuentra asociada al páncreas, corresponde al duodeno, y el resto del intestino delgado se considere como íleo (Andrew, 1959; Ziswiler y Farner, 1972; Duke, 1997). No

obstante, Klasing (1998) indica que en especies donde el remanente del saco vitelino o divertículo de Meckel es observable, el yeyuno se extiende desde el final del duodeno hasta donde está ubicado este apéndice, y el íleo parte desde dicho punto hasta el sitio de unión con los ciegos y el intestino grueso. A pesar de que el divertículo de Meckel ha sido reportado en el aruco (Mitchell, 1901), este no fue identificado en el ejemplar utilizado durante el presente trabajo, por lo que la división adoptada corresponde a la primera donde sólo se distinguen dos regiones: duodeno e íleo.

A nivel histológico, la estructura de la pared intestinal hallada en el aruco coincide con la descripción general mencionada por Ziswiler y Farner (1972), quienes indican que en esta región del tracto digestivo la muscular de la mucosa y la túnica submucosa pueden estar reducidas, mientras que la túnica muscular suele estar compuesta por ambas láminas musculares, pudiendo encontrarse la longitudinal externa poco desarrollada.

El epitelio intestinal de vertebrados suele estar formado por cinco tipos celulares: enterocitos o células absortivas, células caliciformes o secretoras de moco, células enteroendocrinas, células de Paneth y células madre (Ross y Pawlina, 2006). Calchi (1999) identifica los dos primeros tipos celulares en el epitelio intestinal de las 13 especies frugívoras incluidas en su estudio; mientras que en *Colius colius*, Molina (2005) reconoce un tercer grupo morfológicamente distinto a los enterocitos y a las células caliciformes, sugiriendo que podrían tratarse de células enteroendocrinas. Las células de Paneth, quienes juegan un papel en la regulación de la microbiota intestinal mediante la secreción de enzimas con actividad bactericida, han sido reportadas en las criptas intestinales de pocas especies aves, incluyendo algunos passeriformes y el pollo (Ziswiler y Farner, 1972; Wang y

col., 2016). Los cortes realizados a nivel del intestino delgado en el aruco no muestran una preservación óptima del tejido epitelial, en especial el que reviste las vellosidades, por lo que no es posible identificar las células que lo componen de acuerdo a sus características morfológicas. No obstante, las técnicas histoquímicas empleadas permitieron diferenciar un tipo celular con citoplasma débilmente acidófilo cubriendo la mayor parte de la superficie epitelial, que corresponde a los enterocitos; y un segundo tipo de células, ubicadas dentro de las criptas de Lieberkühn, que se identificaron como células caliciformes al presentar acumulación de gránulos de mucinógeno dispuestos hacia la región apical de su citoplasma, los cuales reaccionan intensamente frente a la coloración con ácido peryódico de Schiff.

Diversos autores han planteado una relación entre la longitud del tracto intestinal en general, y la cantidad y calidad del alimento en términos nutricionales, determinando que especies que se alimentan de material vegetal suelen presentar intestinos más largos que especies carnívoras (Ziswiler y Farner, 1972; Duke, 1997; Klasing, 1998). Un estudio comparativo realizado por Ricklefs (1996) en passeriformes, confirma esta tendencia al observar que las especies netamente insectívoras poseen intestinos más cortos que especies con dietas que combinan el consumo de insectos con frutas o semillas, sugiriendo que en los primeros, la mayor parte de la digestión ocurre a nivel gástrico por la acción conjunta de la fragmentación mecánica del exoesqueleto quitinoso de los insectos y la actividad proteolítica de la enzimas digestivas; mientras que las especies que incluyen frutas o semillas, requieren de una mayor superficie de absorción relacionada con la presencia de carbohidratos complejos en los tejidos vegetales, los cuales resultan más difíciles de digerir. Previamente, Leopold (1953) determinó esta misma tendencia en dos grupos de galliformes, encontrando que las especies herbívoras capaces de sobrevivir a una dieta de

invierno caracterizada por su bajo valor nutritivo, presentan una longitud del intestino delgado 28% mayor (en promedio) que especies principalmente granívoras, las cuales no sobreviven por largo tiempo frente a una dieta de este tipo. El patrón ya descrito ha sido observado también dentro de una misma especie en función de las variaciones estacionales de la dieta de acuerdo con la disponibilidad de recursos, así como en el aumento experimental del contenido de fibra presente en el alimento (Davis, 1961; Al-Dabbagh y col., 1987; Brugger, 1991; He y col., 2015).

Algunos cambios microanatómicos han sido igualmente reportados en función de la dieta. Entre los passeriformes evaluados por Ricklefs (1996), las especies insectívoras, además de presentar intestinos más cortos que las especies con dietas mixtas, exhiben vellosidades más pequeñas. En el tordo sargento (*Agelaius phoeniceus*) y el pollo, se ha registrado un aumento en el largo de las vellosidades, así como en el espesor de la túnica muscular, al incrementar experimentalmente el contenido de fibra en la dieta (Brugger, 1991; Incharoen, 2013). El largo de las vellosidades está directamente relacionado con la superficie de absorción, el cual ha demostrado ser un factor proporcional a la calidad de la dieta. En algunas especies, como *Colius colius* (Molina, 2005) este parámetro se ve aumentado mediante la ramificación de las vellosidades.

Con base en lo discutido hasta ahora, en términos morfológicos, el intestino delgado del aruco se asemeja al esperado en especies herbívoras, representando cerca del 73% de la longitud total del tracto digestivo. El valor reportado coincide con lo descrito por Beddard y Mitchell (1894) en la misma especie, y por Garrod (1876) en el chajá (*Chauna torquata*), una de las dos especies de su género hermano, y que de acuerdo con Morse (1975), presenta

una dieta igualmente folívora. En cuanto a la estructura microanatómica, la mucosa intestinal apunta hacia el aumento de la superficie de absorción mediante la proyección de vellosidades digitiformes. Cualitativamente se pudo determinar una tendencia a la reducción en cantidad y tamaño de las vellosidades a medida que se avanzaba hacia la porción caudal del intestino delgado, siendo este patrón también observado en el avestruz (Illanes y col., 2006). No obstante, para establecer comparaciones más precisas entre gremios alimenticios, en cuanto a las características histológicas del tracto intestinal, es necesario incluir estudios morfométricos que permitan establecer relaciones alométricas entre las medidas intestinales y la talla de los individuos.

Intestino grueso

El intestino grueso suele ser relativamente corto en las aves (Mitchell, 1901; Ziswiler y Farner, 1972; Duke, 1997). Ziswiler y Farner (1972) señalan que en passeriformes, este comprende entre el 3 y 10% del largo del intestino delgado. En diferentes familias de aves frugívoras (Calchi, 1999), *Colius colius* (Molina, 2005), y pequeños folívoros como *Phytotoma rara* (López-Calleja y Bozinovic, 2000), *Saltator coerulescens* (Rodríguez-Ferraro y col., 2007) y *Saltator orenocensis* (García-Amado y col., 2011), la longitud del intestino grueso resulta prácticamente despreciable, pudiendo corresponder a un pequeño segmento que comunica al íleo con la cloaca.

De acuerdo con los resultados obtenidos, en el aruco, la longitud del intestino grueso equivale a casi el 15% de la longitud del intestino delgado. Si bien este valor no parece significativo, Mitchell (1901) lo compara con lo observado en ratites como el emú, donde el intestino grueso sí podría estar diferenciado en colon y recto. Más aún, al

contrastar la capacidad relativa (estimada como el porcentaje del peso lleno respecto al peso total del tracto digestivo) de ambas cámaras, el intestino grueso ocupa el 28%, mientras que el intestino delgado, a pesar de su gran longitud, corresponde al 24%. Esto sugiere que el intestino grueso pudiese actuar como un espacio de almacenamiento donde el contenido ya procesado por las enzimas gástricas e intestinales, se someta a un proceso de fermentación microbiana antes de ser desechado definitivamente. Este mecanismo para la digestión del material vegetal fue sugerido también por Leopold (1953), al observar que especies de tetraónidos adaptados a una dieta de bajo contenido calórico y alto contenido de fibra, poseen un intestino grueso 30% más largo que faisánidos adaptados a una dieta principalmente granívora. Dawson y col. (1989) detectaron ácidos grasos volátiles en el recto de *Chenonetta jubata*, lo que indica que en el intestino grueso sí puede producirse el proceso de fermentación.

La estructura microanatómica encontrada en el intestino delgado del aruco, se mantiene en esta porción. Pocos estudios histológicos han incluido una descripción de esta cámara intestinal, destacando los realizados por Bezuidenhout y Van Aswegen (1990) e Illanes y col. (2006) en el avestruz, y por Hamdi y col. (2013) en *Elanus caeruleus*. En ambas especies los autores indican que la mucosa se encuentra revestida por un epitelio cilíndrico o columnar simple, que cuenta con células caliciformes y glándulas intestinales. En el aruco, el epitelio está invadido por un gran número de células linfáticas, por lo que se ha catalogado como un linfoepitelio; y las glándulas intestinales se encuentran en menor proporción que lo observado en el intestino delgado, coincidiendo esto último con la tendencia mencionada por Denbow (2000).

Además del tejido linfático intraepitelial, en la lámina propia de la mucosa intestinal (íleo e intestino grueso) pudieron distinguirse cúmulos de linfocitos correspondientes a placas de Peyer. La presencia de linfocitos difusos o agregados ha sido reportada a lo largo del tracto digestivo de diversas especies de aves (Befus y col., 1980; Bezuidenhout y Van Aswegen, 1990; Illanes y col., 2006; Hamdi y col., 2013; North y col., 2016). De acuerdo con Lillehoj y Trout (1996), ambos componentes forman parte del tejido linfático asociado a los intestinos, una parte del sistema inmune que tiene como función principal la defensa de la mucosa gastrointestinal.

Ciegos

En la unión entre los intestinos delgado y grueso pueden encontrarse insertos lateralmente los ciegos, los cuales consisten en un par de sacos tubulares cuyo extremo caudal se ubica hacia la porción terminal del íleo, y se une a este mediante el mesenterio (MacNab, 1973). De acuerdo con Clench y Mathias (1995), estos suelen ser más largos en especies herbívoras y omnívoras, mientras que en carnívoros y granívoros la longitud es variable. Aunque los autores señalan que este no es un patrón estricto, algunos estudios arrojan una relación directa entre el largo de los ciegos y el contenido de fibra presente en la dieta. Quizás el caso más destacado sea el descrito por Leopold (1953), donde registra una longitud 136% mayor en especies de tetraónidos capaces de sobrevivir a una dieta de invierno, que en faisánidos que se alimentan principalmente de semillas. En anseriformes, estudios comparativos y experimentales han mostrado tendencias similares a la obtenida por Leopold (1953) (Miller, 1975; Barnes y Thomas, 1989). De acuerdo con Parra (1978), el aumento en la capacidad de almacenamiento a nivel pregástrico o en este caso, intestinal,

sugiere la formación de cámaras de fermentación. En mamíferos con fermentación postgástrica, los ciegos suelen ser el principal sitio de digestión de la fibra vegetal por parte de microorganismos asociados al tracto digestivo.

La dieta estrictamente folívora del aruco induce a esperar la presencia de ciegos relativamente largos con relación al tamaño corporal de esta especie; sin embargo, los resultados obtenidos en el presente trabajo indican que la longitud de los ciegos equivale sólo al 2% del largo del intestino delgado. A pesar de reportar valores similares, en publicaciones previas estos han sido catalogados como moderados (Mitchell, 1901) o como moderados o poco desarrollados (McLelland, 1989), considerando más apropiada la categoría asignada por el último autor.

Naik (1962, citado en Clench y Mathias, 1995), clasifica a los ciegos en cinco tipos de acuerdo con sus características histológicas y morfológicas: *ciegos intestinales*, cuando su estructura microanatómica es similar a la hallada en el intestino delgado; *glandulares*, cuando están bien desarrollados y presentan un gran número de células caliciformes; *linfáticos*, caracterizados por ser pequeños y con numerosos linfocitos; *vestigiales*, si son muy pequeños y el lumen es reducido; y *ausentes*, cuando el tracto intestinal no muestra el desarrollo de estos apéndices. Ziswiler y Farner (1962) y Clench y Mathias (1995) señalan que en anseriformes en general, los ciegos son del tipo intestinal y de longitud moderada o larga; no obstante, debido a su tamaño y a la presencia de tejido linfático intraepitelial, los ciegos del aruco podrían catalogarse como ciegos linfáticos, lo que sugiere una función inmunológica en la regulación de la microbiota intestinal, y en la producción de inmunoglobulinas y anticuerpos (Clench y Mathias, 1995).

Si bien la longitud registrada de los ciegos del aruco resulta más pequeña de lo esperado, no se puede descartar la ocurrencia del proceso de fermentación microbiana en su interior. De acuerdo con Dawson y col. (1989), aunque *Chenonetta jubata*, un anseriforme principalmente folívoro, parece no presentar modificaciones estructurales notables en su tracto digestivo con relación a una dieta de bajo contenido calórico, es decir: no presenta divertículos de almacenamiento a nivel pre o postgástrico, y el tracto intestinal resulta relativamente corto; concentraciones importantes de ácidos grasos volátiles, el principal producto de la fermentación bacteriana, fueron detectadas en los ciegos, que de acuerdo a su longitud pudiesen ser considerados como moderados (8% del largo del intestino delgado). En el aruco, en cambio, esta función pudiese ser compartida con otras regiones del tracto intestinal como el intestino grueso, y la porción caudal del íleo; no obstante, otros estudios son requeridos para esclarecer las estrategias digestivas de esta ave frente al consumo exclusivo de plantas.

Posibles estrategias digestivas del aruco frente a la dieta folívora

Si bien la información anatómica e histológica desprendida del presente trabajo acerca del tracto digestivo del aruco no permite establecer relaciones morfofuncionales precisas con respecto a la dieta folívora, brinda un primer enfoque a partir del cual pueden desprenderse diversas hipótesis de investigación para estudios futuros.

Como se ha mencionado con anterioridad, la dieta herbívora supone un aumento en el espacio de almacenamiento dentro del tracto digestivo, que se traduce en el alargamiento de sus órganos o la formación de divertículos, lo cual a su vez está relacionado con el proceso de fermentación bacteriana (Parra, 1978; Karasov, 1990). De acuerdo con Parra

(1978), los herbívoros y folívoros pueden catalogarse dentro de dos grupos de acuerdo a la estrategia digestiva empleada y a la posición relativa de la porción alargada del tracto digestivo que funja como cámara de fermentación. El primer grupo consiste en los fermentadores pregástricos, donde el tracto digestivo posee una alta capacidad en la región anterior al estómago; y el segundo, corresponde a los fermentadores postgástricos, caracterizados por presentar una región intestinal mucho más larga (Parra, 1978). En aves, la chenchena es la única especie conocida que entra en la categoría de fermentadores pregástricos al poseer un buche que aloja microorganismos capaces de degradar los carbohidratos complejos de la dieta (Grajal, 1989; Godoy-Vitorino y col., 2008); mientras que el resto de las especies herbívoras se consideran fermentadores postgástricos, o se ha determinado que emplean otro tipo de estrategias digestivas como las reportadas en pequeños folívoros, donde el tracto digestivo suele ser sencillo (similar al de aves frugívoras) y con ciegos vestigiales, en los que difícilmente pueda ocurrir el proceso de fermentación microbiana (Lopez-Calleja y Bozinovic, 2000; Rodríguez-Ferraro y col., 2007; García-Amado y col., 2011).

Las características macroanatómicas del tracto digestivo, ubican al aruco en el grupo de fermentadores postgástricos, al contar con un tracto intestinal extenso similar al descrito en otras especies herbívoras de mediano y gran tamaño con fermentación a nivel de intestinos y ciegos, como ha sido reportado en la perdiz nival (*Lagopus muta*; Gesaway, 1976), el pato de crin (*Chenonetta jubata*; Dawson y col., 1989) y el avestruz (Swart y col., 1993). No obstante, estudios con relación al contenido de fibra de la dieta, el tiempo de retención del alimento en el tracto digestivo, y más directamente, enfocados en la asimilación de celulosa, hemicelulosa y lignina, así como la caracterización de la

microbiota asociada al tracto digestivo del aruco, pueden ofrecer información más certera acerca de las estrategias digestivas empleada por esta ave frente a una dieta estrictamente folívora.

Por otra parte, McLelland (1979, citado en Denbow, 2000) establece que existen dos extremos en la anatomía del aparato gástrico de las aves con relación a la dieta. De acuerdo con el autor, el primer caso corresponde a lo observado en especies cuya dieta consta de alimentos relativamente suaves y fácilmente digeribles (*e.g.* aves carnívoras, piscívoras y frugívoras), donde el proventrículo y la molleja suelen estar muy próximos entre sí, y alguna de las dos cámaras pudiese estar más desarrollada que la otra. En el segundo tipo de estómago, característico de omnívoros, insectívoros, herbívoros y granívoros, cuya dieta se compone de alimentos voluminosos y abrasivos, y en ocasiones de bajo valor nutritivo, el proventrículo suele ser relativamente pequeño y la molleja está bien desarrollada, encontrándose ambas cámaras separadas por un istmo o zona intermedia. En este caso, el aruco cumple parcialmente con las características del estómago tipo II, ya que en descripciones previas (Beddard y Mitchell, 1894) y en el presente trabajo, se ha determinado que el proventrículo presenta un mayor tamaño que la molleja.

La notable capacidad del estómago glandular en comparación con la molleja, así como la ausencia de buche en el aruco y en una de las especies de *Chauna*, sugieren una posible función de almacenamiento por parte del proventrículo en los anímidos. Autores indican que en el ganso canadiense (*Branta canadensis*) y pato de crin (*Chenonetta jubata*), los componentes de la hemicelulosa se ven afectados por la acción enzimática e hidrolítica de los jugos gástricos secretados en esta región del tracto digestivo (Buchsbaum y col.,

1986; Dawson y col., 1989). En este sentido, la restricción de las glándulas gástricas al inicio del estómago glandular, y la comunicación hacia una cavidad muscular contigua, induce a pensar en un mecanismo en el que la ingesta del alimento estimule la secreción del pepsinógeno y el ácido clorhídrico en la porción anterior del proventrículo, provocando la impregnación del contenido al ingresar a la cámara, y promoviendo su almacenamiento y maceración en un divertículo previo a su paso hacia la molleja, donde en conjunto con la acción mecánica, pueda iniciarse la digestión parcial de los constituyentes de la fibra vegetal.

En términos histológicos, el aruco sigue el patrón descrito para aves en general (Ziswiler y Farner, 1972). Cualitativamente pudieron determinarse semejanzas estructurales con especies herbívoras; sin embargo, la inclusión de análisis morfométricos que permitan normalizar la data en función del tamaño corporal mediante la determinación de relaciones alométricas, facilitaría la comparación interespecífica e intergremial con estudios de este tipo ya reportados.

CONCLUSIONES

- El tracto digestivo del aruco muestra una clara diferenciación externa de sus órganos, identificándose seis regiones correspondientes a esófago, proventrículo, molleja, intestino delgado, intestino grueso y ciegos, las cuales presentan características morfológicas similares a las descritas en especies herbívoras.
- La cámara identificada a nivel macroscópico como *buche*, mostró características similares a las del proventrículo, por lo que fue considerado como tal.
- A diferencia de lo reportado en la mayoría de las aves, el proventrículo del aruco es más grande que la molleja, lo cual sugiere que puede actuar como una cámara de almacenamiento dado el carácter voluminoso de su dieta y la ausencia de buche. Adicionalmente, los dos tipos glandulares característicos de este divertículo se encuentran separados por regiones, encontrando a las glándulas gástricas en la porción anterior del proventrículo, mientras que las glándulas tubulares se disponen en la mucosa de las porciones media y posterior.
- La molleja del aruco muestra un fuerte desarrollo del componente muscular, siendo comparable con la de especies herbívoras y granívoras.
- El tracto intestinal del aruco presenta una extensión del 83% de la longitud total de tracto digestivo, contando con un intestino grueso largo en comparación con lo reportado en la mayoría de las aves.
- La descripción microanatómica del tracto digestivo del aruco coincide con lo descrito en aves, a excepción de la separación glandular a nivel del proventrículo.

- Características como el espesor de las capas musculares en las dos cámaras que constituyen el aparato gástrico, y las vellosidades intestinales en relación a la longitud del intestino delgado, sugieren un vínculo directo con la dieta herbívora.

RECOMENDACIONES

- Para dar continuidad a este estudio, se recomienda incluir un mayor número de individuos donde estén representados ambos sexos.
- Con la finalidad de reducir la sobreestimación de la capacidad relativa de los órganos que constituyen el tracto digestivo del aruco, se sugiere considerar el peso lleno y el peso vacío de los mismos, o trabajar directamente con el peso del contenido.
- Se recomienda incluir análisis cuantitativos como la toma de medidas morfométricas a nivel microanatómico, y la determinación de relaciones alométricas entre estas y la talla del aruco, lo cual permitiría comparar con las medidas reportadas en otras especies con diferentes dietas.
- La información morfológica puede ser complementada con estudios fisiológicos (*e.g.* estimación del tiempo de retención del alimento dentro del tracto digestivo o la determinación del porcentaje de la asimilación de celulosa, hemicelulosa y lignina), o microbiológicos y moleculares (*e.g.* caracterización de la microbiota asociada al tracto digestivo del aruco), que permitan realizar inferencias más certeras en cuanto a las estrategias digestivas del aruco frente a la dieta folívora.

BIBLIOGRAFÍA

- Akester, A.R. 1986. Structure of the glandular layer and koilin membrane in the gizzard of the adult domestic fowl (*Gallus gallus domesticus*). *J. Anant.* **147**:1-25.
- Al-Dabbagh, K.Y., Jiad, J.H., Waheed, I.N. 1987. The influence of diet on the intestine length of the White-Cheeked Bulbul. *Ornis Escandinavica* **18**:150-152.
- Andrew, W. 1959. Textbook of comparative histology. Oxford University Press.
- Alexander, R.McN. 1993. The relative merits of foregut and hindgut fermentation. *J. Zool. Lond.* **231**:391-401.
- Barnes, G., Thomas, G. 1987. Digestive organ morphology, diet, and guild structure of North American Anatidae. *Can. J. Zool.* **65**:1812-1817.
- Barrow, J.H., Black, J.M., Walter, W.B. 1986. Behaviour patterns and their function in the Horned Screamer. *Wildfowl* **37**:156-162.
- Beddard, F.E. 1886. On some points in the anatomy of *Chauna chavaria*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 178-181.
- Beddard, F.E., Mitchell, P.C. 1894. On the anatomy of *Palamedea cornuta*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 536-557.
- Befus, A.D., Johnston, N., Leslie, G.A., Bienenstock, J. 1980. Gut-associated lymphoid tissue in the chicken. I. Morphology, ontogeny, and some functional characteristics of Peyer's patches. *J. Immunol.* **125**:2626-2632.
- Bell, J., Bruning, D., Winnegar, A. 1970. Black-necked Screamers seen feeding a chick. *The Auk* **87**:805.
- Bezuidenhout, A.J., Van Aswegen, G. 1990. A light microscopic and immunocytochemical study of the gastrointestinal tract of the Ostrich (*Struthio camelus* L.). *Onderstepoort J. Vet. Res.* **57**:37-48.
- Brugger, K.E. 1991. Anatomical adaptation of the gut to diet in Red-Winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *The Auk* **108**:562-567.
- Buchsbaum, R., Wilson, J., Valiela, I. 1986. Digestibility of plants constituents by Canada Geese and Atlantic Brant. *Ecology* **67**:386-393.
- Calchi, R. 1999. Estudio comparativo del tracto digestivo de aves frugívoras. Tesis de Maestría, Universidad Simón Bolívar, Miranda, Venezuela.

- Chikilian, M., de Speroni, N.B. 1996. Comparative study of the digestive system of three species of Tinamou. I. *Crypturellus tataupa*, *Nothoprocta cinerascens*, and *Nothura maculosa* (Aves: Tinamidae). *J. Morphol.* **228**:77-88.
- Clench, M.H., Mathias, J.R. 1995. The avian cecum: a review. *Wilson Bull.* **107**:93-121.
- de Verdal, H., Mignon-Grasteau, S., Jeulin, C., Le Bihan-Duval, E., Leconte, M., Mallet, S., Martin, C. y colaboradores. 2010. Digestive tract measurements and histological adaptation in broiler lines divergently selected for digestive efficiency. *Poultry Science* **89**:1955-1961.
- Dawson, T.J., Johns, A.B., Beal, A.M. 1989. Digestion in the Australian Wood Duck (*Chenonetta jubata*): a small avian herbivore showing selective digestion of the hemicellulose component of fiber. *Physiol. Zool.* **62**:522-540.
- Davis, J. 1961. Some seasonal changes in morphology of the Rufous-sided Towhee. *The Condor* **63**(4):313-321.
- Demirbağ, E., Çinar, K., Tabur, M.A., Aşti, R.N. 2015. Histochemical structure of stomach (proventriculus and gizzard) in some bird species. *SDU J. Nat. Appl. Sci.* **19**(2):115-122.
- Denbow, D.M. 2000. Gastrointestinal anatomy and physiology. Págs 299–325. En: Whittow, G.C. (ed.) *Sturkie's avian physiology*. Academic Press, Quinta Edición, San Diego, E.U.A.
- Domínguez-Bello, M.G., Ruíz, M.C., Michelangeli, F. 1993. Evolutionary significance of foregut fermentation in the hoatzin (*Opisthocomus hoazin*; Aves: Opisthocomidae). *J. Comp. Physiol. B* **163**:594-601.
- Duke, G.E. 1997. Gastrointestinal physiology and nutrition in wild birds. *Proc. Nutr. Soc.* **56**:1049-1056.
- Eurell, Jo A., Frappier, B.L. 2006. *Dellmann's textbook of veterinary histology*. Blackwell Publishing, Sexta Edición, Iowa, E.U.A.
- Fowler, M.E. 1991. Comparative clinical anatomy of Ratites. *J. Zoo Wildlife Med.* **22**(2):204-227.
- García-Amado, M.A., Rodríguez-Ferraro, A., Bosque, C. 2011. Dieta y eficiencia digestiva del Lechero pechiblanco *Saltator orenocensis*. *Rev. Venez. Ornitol.* **1**:4-16.
- Garrod, A.H. 1876. On the anatomy of *Chauna derbiana*, and on the systematic position of the screamers (Palamedeidae). *Proc. Zool. Soc. Lond.* **44**:189-200.

- Gasaway, W.C. 1976. Cellulose digestion and metabolism by captive Rock Ptarmigan. *Comp. Biochem. Physiol.* **54A**:467-474.
- Godoy-Vitorino, F., Ley, E.R., Gao, Z., Pei, Z., Ortiz-Zuazaga, H., Pericchi, L.R., García-Amado, M.A. y colaboradores. 2008. Bacterial community in the crop of the Hoatzin, a Neotropical folivorous flying bird. *Appl. Environ. Microbiol.* **74**:5905-5912.
- Grajal, A. 1995. Structure and function of the digestive tract of the Hoatzin (*Opisthocomus hoazin*): a folivorous bird with foregut fermentation. *The Auk* **112**:20-28.
- Grajal, A., Strahl, S.D., Parra, R., Domínguez, M.G., Neher A. 1989. Foregut fermentation in the Hoatzin, a Neotropical leaf-eating bird. *Science* **245**:1236-1238.
- Hamdi, H., El-Ghareeb, A.W., Zaher, M., AbuAmod, F. 2013. Anatomical, histological and histochemical adaptations of the avian alimentary canal to their food habits: II- *Elanus caeruleus*. *J. Sci. Eng. Res.* **4(10)**:1335.
- Hassan, S.A., Moussa, E.A. 2012. Gross and microscopic studies on the stomach of domestic duck (*Anas platyrhynchos*) and domestic pigeon (*Columba livia domestica*). *J. Vet. Anat.* **5(2)**:105-127.
- He, L.W., Meng, Q.X., Li, D.Y., Zhang, Y.W., Ren, L.P. 2015. Effect of different fibre sources on performance, carcass characteristics and gastrointestinal tract development of growing Greylag geese. *Br. Poultry Sci.* **56**:88-93.
- Holliday, M.A., Potter, D., Jarrah, A., Bearg, S. 1967. The relation of metabolic rate to body weight and organ size. *Pediat. Res.* **1**:185-195.
- Hunter, J. 1840. Observations on certain parts of the animal economy: inclusive of several papers from the philosophical transactions, etc. Haswell, Barrington, and Haswell.
- Illanes, J., Fertilio, B., Chamblas, M., Leyton, V., Verdugo, F. 2006. Descripción histológica de los diferentes segmentos del aparato digestivo del avestruz (*Sthrutio camelus var. domesticus*). *Int. J. Morphol.* **24(2)**:205-214.
- Imai, M., Shibata, T., Moriguchi, K., Yamamoto, M., Hayama, H. 1991. Proventricular glands in fowl. *Okajimas Folia Anat. Jpn.* **68(2-3)**:155-160.
- Incharoen, T. 2013. Histological adaptations of the gastrointestinal tract of broilers fed diets containing insoluble fiber from rice hull meal. *Am. J. Anim. Vet. Sci.* **8(2)**:79-88.
- Karasov, W.H. 1990. Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. *Studies in Avian Biology* **13**:391-415.
- Kehoe F.P., Ankney, C.D. 1985. Variation in digestive organ size among five species of

- diving ducks (*Aythya* spp.). *Can. J. Zool.* **63**:2339-2342.
- Klasing, K.C. 1998. Comparative avian nutrition. Cab International.
- Kleiber, M. 1947. Body size and metabolic rate. *Physiol. Rev.* **27**:511-541.
- Langlois, I. 2003. The anatomy, physiology, and diseases of the avian proventriculus and ventriculus. *Vet. Clin. Exot. Anim.* **6**:85-111.
- Lazareff, A.E. 1949. The comparative histology of the esophagus and stomach of birds of different food habits. Tesis de maestría, University of British Columbia, Vancouver, Canadá.
- Leopold, A.S. 1953. Intestinal morphology of gallinaceous birds in relation to food habits. *J. Wildl. Manage.* **17**:197-203.
- López-Calleja, M.V., Bozinovic, F. 2000. Energetics and nutritional ecology of small herbivorous birds. *Rev. Chil. Hist. Nat.* **73**:411-420.
- Lillehoj, H.S., Trout, J.M. 1996. Avian gut-associated lymphoid tissues and intestinal immune responses to *Eimeria* parasites. *Clin. Microbiol. Rev.* **9**(3):349-360.
- McLelland, J. 1989. Anatomy of the avian ceca. *J. Exp. Zool.* **3**:2-9.
- McLelland, J. 1993. Apparatus digestorius. Págs 301-327. En: Baumel, J.J., King, A.S., Breazile, J.E., Evans, H.E., Vanden Berge, J.C. (eds.) Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium. Publications of the Nuttall Ornithological Club, E.U.A.
- McNab, J.M. 1973. The avian caeca: a review. *Worlds Poult. Sci. J.* **29**(3):251-263.
- McNab, B.K. 1978. Energetics of arboreal folivores: physiological problems and ecological consequences of feeding on an ubiquitous food supply. Págs 153-162. En: Montgomery, G.G. (ed.) The ecology of arboreal folivores. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C., E.U.A.
- Menzies, G., Fisk, A. 1963. Observations on the oxyntico-peptic cells in the proventricular mucosa of *Gallus domesticus*. *Quart. J. micr. Sci.* **104**(2):207-215.
- Miller, M.R. 1975. Gut Morphology of Mallards in relation to diet quality. *J. Wildl. Manage.* **39**(1):168-173.
- Mitchell, P.C. 1901. On the intestinal tract of birds; with remarks on the valuation and nomenclature of zoological characters. *Trans. Linn. Soc. Lond.* **8**:173-275.
- Molina Altuve, B.J. 2005. Análisis histológico del tubo digestivo de una especie de ave

- folívora de pequeño tamaño endémica del sur de África; *Colius colius* (Aves: Coliidae). Tesis de licenciatura, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Morse, D.H. 1975. Ecological aspects of adaptive radiation in birds. *Biol. Rev.* **50**:167-214.
- Morton, E.S. 1978. Avian arboreal folivores: why not? Págs 123-130. En: Montgomery, G.G. (ed.) The ecology of arboreal folivores. Smithsonian Inst. Press. Washington, D.C., E.U.A.
- Moss, R. 1989. Gut size and the digestion of fibrous diets by tetraonid birds. *J. Exp. Zool. Suppl.* **3**:61-65.
- Naranjo, L.G. 1986. Aspects of the biology of the Horned Screamer in Southwestern Colombia. *Wilson Bull.* **98**:243-256.
- Nasrin, M., Siddiqi, M.N.H., Masum, M.A., Wares, M.A. 2012. Gross and histological studies of digestive tract of broilers during postnatal growth and development. *J. Bangladesh Agril. Univ.* **10(1)**:69-77.
- North, M.A., Movassaghi, A.R. Smits, J.E.G. 2016. Anatomy and histology of the gastrointestinal tract of European Starlings (*Sturnus vulgaris*). *Avian Biol. Res.* **9(4)**:257-264.
- Parker, T.A. 1982. Observations of some unusual rainforest and marsh birds in southeastern Peru. *Wilson Bull.* **94**:477-493.
- Parra, R. 1978. Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores. Págs 205-229. En: Montgomery, G.G. (ed.) The ecology of arboreal folivores. Smithsonian Inst. Press. Washington, D.C., E.U.A.
- Prophet, E.B., Mills, B., Arrintong, J.B., Sobin, L.H. 1995. Métodos histotecnológicos. Instituto de Patología de las Fuerzas Armadas de los Estados Unidos de América (AFIP). Washington D.C., E.U.A.
- Rajabi, E., Nabipour, A. 2009. Histological study on the oesophagus and crop in various species of wild bird. *Avian Biol. Res.* **2(3)**:161-164.
- Rayner, J.M.V. 1982. Avian flight energetics. *Ann. Rev. Physiol.* **44**:109-119.
- Ricklefs, R.E. 1996. Morphometry of the digestive tracts of some passerine birds. *The Condor* **98**:279-292.
- Rodríguez-Ferraro, A., García-Amado, M.A., Bosque, C. 2007. Diet, food preferences, and digestive efficiency of the Grayish Saltator, a partly folivorous passerine. *The Condor*

109:824-840.

- Ronzhina, D.A., Ivanov, L.A., Lambers, G., P'yankov, V.I. 2009. Changes in chemical composition of hydrophyte leaves during adaptation to aquatic environment. *Russ. J. Plant Physiol.* **56(3)**:355-362.
- Ross, M., Pawlina, W. 2006. Histología: texto y atlas. Correlación con biología molecular y celular. Wolters Kluwer, Séptima Edición, Barcelona, España.
- Sağsöz, H., Liman, N. 2009. Structure of the oesophagus and morphometric, histochemical-immunohistochemical profiles of the oesophageal gland during the post-hatching period of Japanese Quails (*Coturnix coturnix japonica*). *Anat. Histol. Embryol.* **38**:330-340.
- Schmidt-Wellenburg, C.A., Engel, S., Visser, G.H. 2008. Energy expenditure during flight in relation to body mass: effects of natural increases in mass and artificial load in Rose Coloured Starlings. *J. Comp. Physiol.* **178**:767-777.
- Scocco, P., Pedini, V. 2010. Histochemical characterisation of complex carbohydrates expressed in the alimentary tract of chickens. *Vet. J.* **185**:228-230.
- Shiina, T., Shimizu, Y., Izumi, N., Suzuki, Y., Asano, M., Atoji, Y., Nikami, H. y col. 2005. A comparative histological study on the distribution of striated and smooth muscles and glands in the esophagus of wild birds and mammals. *J. Vet. Med. Sci.* **67(1)**:115-117.
- Swart, D., Mackie, R.I., Hayes, J.P. 1993. Fermentative digestion in the Ostrich (*Struthio camelus var. domesticus*), a large avian species that utilizes cellulose. *S. Afr. J. Anim. Sci.* **23(5)**:127-135.
- Turk, D.E. 1982. The anatomy of the avian digestive tract as related to feed utilization. *Poultry Science* **61**:1225-1244.
- Waite, D.W., Deines, P., Taylor, M.W. 2012. Gut microbiome of the critically endangered New Zealand parrot, the Kakapo (*Strigops habroptilus*). *Plos One* **7(4)**: e35803.
- Wang, L., Li, J., Li Jr, J., Li, R.X., Lv, C.F., Li, S., Mi, Y.L., y colaboradores. 2016. Identification of the Paneth cells in chicken small intestine. *Poultry Sci.* **0**:1-5.
- Weller, M.W. 1967. Notes on some marsh birds of Cape San Antonio, Argentina. *Ibis* **109**:391-411.
- Ziswiler, V., Farner, D.S. 1972. Digestion and digestive system. En: Farner, D.S y King. J.R. (eds.) Avian biology, Volumen 2. Academic Press, New York, E.U.A.

Zhu, L. 2015. Histological study of the oesophagus and stomach in Grey-backed Shrike (*Lanius tephronotus*). *Int. J. Morphol.* **33**(2):459-464.

Recursos electrónicos:

Arnosky, S. 2006. *Anhima cornuta* [En línea] Disponible en: http://animaldiversity.org/accounts/Anhima_cornuta/ (Consultado el 17 de noviembre de 2017).

BirdLife International. 2017. Species factsheet: *Anhima cornuta*. [En línea] Disponible en: <http://datazone.birdlife.org/species/factsheet/22679723> (Consultado el 16 de noviembre de 2017).

Brady, S. 2010. Southern Screamer (*Chauna torquata*), version 1.0. En: Schulenberg, T.S. (ed.) Neotropical Birds. [En línea] Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, E.U.A. <https://doi.org/10.2173/nb.souscr1.01> (Consultado el 17 de noviembre de 2017).

Pailand, N. 2010. Horned Screamer (*Anhima cornuta*), version 1.0. En: Schulenberg, T.S. (ed.) Neotropical Birds. [En línea] Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, E.U.A. <https://doi.org/10.2173/nb.horscr1.01> (Consultado el 17 de noviembre de 2017).