UNIVERSIDAD NACIONAL DE LOJA

FACULTAD AGROPECUARIA Y DE RECURSOS NATURALES RENOVABLES

CARRERA DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

RITMO DE CECOTROFIA EN CUYES (*Cavia porcellus*)

Trabajo de tesis previo a la obtención del título de
MÉDICO VETERINARIO ZOOTECNISTA

AUTOR

José Esteban Narváez Sarango

DIRECTOR

Rodrigo Medardo Abad Guamán Ph.D.

LOJA - ECUADOR
2018

CERTIFICACIÓN DEL DIRECTOR DE TESIS

Dr. Rodrigo Medardo Abad Guamán Ph.D.
DIRECTOR DE TESIS

CERTIFICA

Que he revisado la presente tesis titulada **"RITMO DE CECOTROFIA EN CUYES (*Cavia porcellus*)"** realizada por el Sr. Egresado **JOSÉ ESTEBAN NARVÁEZ SARANGO**, la misma que **CULMINO DENTRO DEL CRONOGRAMA APROBADO**, cumpliendo con todos los lineameantos impuestos por la Universidad Nacional de Loja, por lo cual, **AUTORIZO SE CONTINUÉ CON EL TRÁMITE DE GRADUACIÓN.**

Loja, noviembre 2017

Atentamente

Rodrigo Medardo Abad Guamán Ph.D.
Director de Tesis

CERTIFICACIÓN DEL TRIBUNAL DE GRADO

RITMO DE CECOTROFIA EN CUYES (*Cavia porcellus*)

POR

José Esteban Narváez Sarango

Tesis presentada al tribunal de grado como requisito previo a la obtención del título de: MÉDICO VETERINARIO ZOOTECNISTA

HA SIDO APROBADO

MARZO 2018

Dr. Luis Antonio Aguirre Mendoza Mg.Sc.
PRESIDENTE DEL TRIBUNAL

Dr.Galo Escudero Sánchez Mg.Sc.
VOCAL

Dr. Jorky Armijos Tituana Mg.Sc.
VOCAL

AUTORIA

Yo, **JOSÉ ESTEBAN NARVÁEZ SARANGO**, declaro ser autor del presente trabajo de tesis que ha sido desarrollado con base a una investigación exhaustiva y eximo expresamente a la Universidad Nacional de Loja y a sus representantes jurídicos, de posibles reclamos o acciones legales, por el contenido de la misma; los conceptos, ideas, resultados, conclusiones, y recomendaciones vertidos en el desarrollo del presente trabajo de investigación, son de absoluta responsabilidad de su autor.

Adicionalmente acepto y autorizo a la Universidad Nacional de Loja, la publicación de mi tesis en el Repositorio Institucional-Biblioteca Virtual.

AUTOR: José Esteban Narváez Sarango

FIRMA:

CÉDULA: 1105217721

FECHA: Marzo 2018

CARTA DE AUTORIZACION DE TESIS POR PARTE DEL AUTOR PARA LA CONSULTA, REPRODUCCION PARCIAL O TOTAL Y PUBLICACION ELECTRONICA DEL TEXTO COMPLETO

Yo **José Esteban Narváez Sarango**, declaro ser el autor de la tesis titulada "RITMO DE CECOTROFIA EN CUYES (*Cavia porcellus*)", como requisito para optar al grado de Médico Veterinario Zootecnista, autorizo al Sistema Bibliotecario de la Universidad Nacional de Loja para que con fines académicos, muestre al mundo la reproducción intelectual de la Universidad, a través de la visibilidad de su contenido de la siguiente manera, en el Repositorio Digital Institucional (RDI): Los Personas puedan consultar el contenido de este trabajo en el RDI, en las redes de Información del país y del exterior, con las cuales tenga convenio la Universidad. La Universidad Nacional de Loja, no se responsabiliza por el plagio o copia de la tesis que realice un tercero, con fines académicos. Para constancia de esta autorización, en la Ciudad de Loja, a los nueve días del mes de marzo del 2018.

FIRMA:

Autor: José Esteban Narváez Sarango
Cédula de identidad: 1105217721
Dirección: Loja, Calles Faraday y Teodoro Wolf - Barrio los Ciprés
Correo electrónico: jose310913@gmail.com
Teléfono: 0997130068

DATOS COMPLEMENTARIOS

Director de Tesis:

Rodrigo Medardo Abad Guamán Ph.D.

Tribunal de Grado:

Dr. Luis Antonio Aguirre Mendoza Mg.Sc. (Presidente)
Dr. Galo Vinicio Escudero Sánchez Mg.Sc. (Vocal)
Dr. Jorky Roosevelt Armijos Tituana Mg.Sc. (Vocal)

AGRADECIMIENTOS

Expreso infinita gratitud a mis padres, base fundamental de mis logros académicos. A mi alma mater Universidad Nacional de Loja, Carrera de Medicina Veterinaria y Zootecnia, a mis maestros por brindar sus conocimientos y experiencia, por ser soporte imprescindible de mi formación académica. Al Dr. Rodrigo Abad Guaman, Tutor del Trabajo de Investigación, quien de manera desinteresada me guio pasó a paso hasta su culminación. A todos mis amigos quienes colaboraron de una u otra forma para poder alcanzar mi meta.

DEDICATORIA

A mi padre Darío que ha sido ejemplo de lucha y perseverancia, por sus consejos, sus valores, la motivación y el apoyo incondicional que me brindo. A mi madre Lucia por haberme apoyado en todo momento, por sus palabras de aliento, por los valores inculcados, por haber hecho de mí una persona de bien. A mis hermanas y sobrinos fuente inagotable de motivación y entusiasmo. A mis amigos y compañeros por estar junto a mí a lo largo de mi carrera estudiantil.

Índice general

Índice de Cuadros **X**

Índice de Figuras **XII**

RESUMEN **XIV**

ABSTRACT **XVI**

1. INTRODUCCIÓN **1**

2. REVISIÓN DE LITERATURA **4**

2.1. SISTEMA DIGESTIVO 4

2.1.1. Cavidad Oral 4

2.1.2. Esófago 4

2.1.3. Estómago 5

2.1.4. Intestino Delgado 5

2.1.5. Intestino Grueso 5

2.2. FISIOLOGÍA DIGESTIVA DE FERMENTADORES POST GÁSTRICOS 8

2.2.1. Retención de Digesta 9

2.2.2. Fermentación 9

2.2.3. Cecotrofia 10

3. MATERIAL Y MÉTODOS **18**

3.1. ANIMALES Y CONDICIONES DE ALOJAMIENTO 18
3.2. ALIMENTACIÓN 18
3.3. DISEÑO EXPERIMENTAL 19
3.4. CONFORMACIÓN E IDENTIFICACIÓN DE GRUPOS EXPERIMENTALES 19
3.5. VARIABLES DE ESTUDIO 19
3.6. TOMA Y REGISTRO DE DATOS 20
3.6.1. Momento 1 20
3.6.2. Momento 2 20
3.6.3. Momento 3 21
3.7. ANÁLISIS ESTADÍSTICO 21

4. RESULTADOS **22**

5. DISCUSIÓN **30**

6. CONCLUSIONES **32**

7. RECOMENDACIONES **33**

Bibliografía **39**

Anexos **40**

A. Anexo I: Fotografías del trabajo de campo **40**

B. Anexo II: Ejemplos de salidas de análisis estadísticos **43**

Índice de cuadros

4.1. Comparación del consumo de alimento y excreción de heces en diferentes momentos del día (Momento 1). 22

4.2. Comparación del consumo de alimento, excreción de heces y excreción de cecotrofos (g/día) en diferentes momentos del día y con la supresión de la cecotrófia (Momento 2). 23

4.3. Comparación del consumo de alimento, excreción de heces y excreción de cecotrofos (g/día) en diferentes momentos del día y con la supresión de la cecotrofia (Momento 3). 24

4.4. Cambios de los ritmos de consumo (g/hora) de alimento y de producción de heces durante 24 horas (Momento 1). 25

4.5. Efecto de evitar la cecotrofia en los ritmos de consumo de alimento, excreción de heces y excreción de cecotrofos (g/hora) durante 24 horas (Momento 2). 28

Índice de figuras

2.1. Posibles modelos de flujo de digesta en el ciego y el colon proximal. (a) es el modelo de no retención selectiva de digesta. La digesta de fluidos y partículas se mueven juntas a través de todo el intestino. (b) es el modelo de retención selectiva de digesta fluida en el ciego. La digesta fluida se transporta desde el colon proximal al ciego mediante el mecanismo de separación de lavado.(Sakaguchi, 2003) 13

2.2. Modelo esquemático de la separación del tipo "trampa de moco"de las bacterias de la digesta en el colon proximal de roedores. Las bacterias migran de la digesta al moco, que se mueven entonces dentro del surco. La mezcla de moco y bacterias en el surco es transportada en la dirección oral por movimiento antiperistáltico del surco.(Sakaguchi, 2003) 14

4.1. Ritmos (g/hora) de consumo de alimento y excreción de heces de cuyes que realizaron cecotrofia.$^{a-f}$ Muestra diferencias entre las medias (P<0,05) 26

4.2. Efecto de suprimir la cecotrofia en los ritmos (g/hora) de consumo de alimento. $^{a-c}$ Muestra diferencias entre las medias (P<0,05) 27

4.3. Efecto de suprimir la cecotrofia en los ritmos (g/hora) de excreción de heces. $^{a-c}$ Muestra diferencias entre las medias (P<0,05) 29

A.1. Instalaciones equipadas con jaulas metabólicas para el alojamiento de los cuyes en estudio. 40

A.2. Asignación al azar de los cuyes a los tratamientos planificados. 40

A.3. Cuyes con collar isabelino para evitar que realicen la cecotrofia. 41

A.4. Diferencias entre heces blandas (contenido cecal) y heces duras (heces verdaderas). 41

A.5. Cuyes realizando la cecotrofia inmediatamente después de la retirada de los collares isabelinos. 42

B.1. Salida del SAS del análisis estadístico utilizando el procedimiento MIXED para medidas repetidas. 43

RITMO DE CECOTROFIA EN CUYES (*Cavia porcellus*)

RESUMEN

Estudiar el comportamiento alimenticio de los cuyes, en cuanto al consumo de alimento, consumo de cecotrofos y excreción de heces duras, fue el objetivo del presente trabajo. Para ello se utilizaron 16 cuyes machos adultos tipo A1, los cuales fueron alojados individualmente y alimentados con una dieta comercial peletizada. Durante 24 horas y con una frecuencia de aproximadamente una hora se registro los ritmos de consumo de alimento, excreción de heces y excreción de cecotrofos. El registro de los datos se lo realizo en tres momentos. En el momento uno solo se midió el consumo de alimento y la excreción de heces. En el momento dos y tres, a la mitad de los animales se les aplicó un collar isabelino para evitar que realicen la cecotrofia. Para el análisis de los resultados se utilizo un modelo mixto de medidas repetidas. En el cual los efectos principales fueron el tratamiento, el tiempo y su interacción y el efecto aleatorio fue el animal anidado al tratamiento. Las medias fueron comparadas utilizando un t-test protegido. En el momento 1, para el consumo de alimento y la excreción de heces, no se detectó diferencias entre el día y la noche ($P \geq 0,44$). En el momento 2, evitar la cecotrofia, redujo el consumo de alimento y la excreción de heces aproximadamente al 50 % ($P \leq 0,05$). Mientras que entre el día y la noche no se detecto diferencias para el consumo de alimento, excreción de heces y excreción de cecotrofos ($P \geq 0,08$). No se detectaron diferencias entre el momento del día y permitir la cecotrofia ($P \geq 0,44$). Adicionalmente, se observo que los animales que no tenían el collar no excretaron cecotrofos. Es análisis de los ritmos de consumo de alimento mostró picos de consumo de alimento a las 12:00, 15:00 y 18:00 horas ($P < 0,001$). Por su parte la excreción de heces fue reducida en las primeras horas de la mañana,pero a partir de las 15:00 horas se incrementa la excreción de heces ($P < 0,001$). En los animales con collar isabelino no se detecto diferencias en los ritmos de excreción de cecotrofos ($P = 0,241$).

En conclusión durante las 24 horas se observan picos de consumo de alimento que muestra un ritmo de consumo de alimento y posiblemente en la mañana el animal dedica tiempo al consumo de cecotrofos.

Palabras claves: comportamiento alimenticio, cecotrofia, cecotrofos

ABSTRACT

To study the feeding behavior of the guinea pigs, in terms of food consumption, consumption of cecotrophs and excretion of hard feces, was the objective of this study. For this purpose, 16 adult male type A1 guinea pigs were used, which were individually housed and fed a commercial pelleted diet. For 24 hours and with a frequency of approximately one hour, the rhythms of food consumption, excretion of faeces and excretion of cecotrophs were recorded. I record the data in three moments. At the time, only the consumption of food and the excretion of feces were measured. At time two and three, half of the animals were given an Elizabethan collar to prevent them from cecrophilia. For the analysis of the results, a mixed model of repeated measures was used. In which the main effects were the treatment, the time and their interaction and the random effect was the animal nested to the treatment. The means were compared using a protected t-test. At time 1, for food consumption and stool excretion, no differences were detected between day and night ($P \geq 0{,}44$). At time 2, avoid cecotrophy, reduced feed intake and excretion of feces at approximately 50 % ($P \leq 0{,}05$). While between day and night no differences were detected for the consumption of food, excretion of faeces and excretion of cecotrophs ($P \geq 0{,}08$). No differences were detected between the time of day and allow cecotrophy ($P \geq 0{,}44$). Additionally, it was observed that the animals that did not have the collar did not excrete cecotrophs. It is analysis of the food consumption rhythms showed peaks of food consumption at 12:00, 15:00 and 18:00 ($P < 0,001$). On the other hand, the excretion of feces was reduced in the first hours of the morning, but after 15:00 the excretion of feces increases ($P < 0{,}001$). In the animals with Elizabethan collar, no differences were detected in the rates of excretion of cecotrophs ($P = 0{,}241$). In conclusion during the 24 hours peaks of food consumption are observed that shows a rhythm of food consumption and possibly in

the morning the animal spends time to consume cecotrofos.

Key words: nutritional behavior, cecotrophy, cecotropes

1. INTRODUCCIÓN

Los herbívoros que viven de alimentos vegetales, ricos en fibra, tienen una parte del tracto digestivo (estómago, intestino posterior) adaptado a un compartimiento de fermentación para la degradación microbiana de celulosa y otros carbohidratos estructurales. Los animales pequeños tienen una tasa metabólica alta en relación con el tamaño corporal y su capacidad para sobrevivir con materiales fibrosos de baja digestibilidad podría estar limitada por el tamaño de su compartimento de fermentación. Sería imposible acomodar en estos pequeños animales el volumen requerido de fermentación para satisfacer sus requerimientos energéticos. Existen dos formas relativamente sencillas de solventar este problema: i) el animal podría seleccionar y consumir solo las partes más digeribles de la planta (ocurre en el caso de muchos herbívoros pequeños) y ii) también podría estar equipado con mecanismos que faciliten el paso a través del tracto digestivo de material no digerible al mismo tiempo que retiene las partes más útiles de alimento. Este último tipo de mecanismo se ha observado en varios fermentadores post-gástricos. El mecanismo puede digerir ligeramente entre las especies, pero todas pueden caracterizarse por una separación mecánica de diferentes componentes del contenido del colon y un transporte retrógrado en el colon de las partes más digeribles al ciego, donde se produce la acumulación y la fermentación (Hörnicke and Björnhag, 1980).

Adicional a la separación de material en el colón proximal se ha desarrollado la cecotrofia (reingestión de contenido cecal) y coprofagia (ingestión de heces). La cecotrofia les permite a los pequeños herbívoros reciclar nutrientes. Sin embargo, esta requiere de una alta capacidad para separar diferentes materiales en el intestino grueso. El conejo ha mostrado tener una buena capacidad de separar partículas pequeñas o solubles (para fermentarlas en

el ciego) de las partículas largas e insolubles (para ser excretadas en las heces). Esta capacidad se debe a un mecanismo de retro-lavado ("wash back") realizado en el colon proximal, como lo describe Bjornhag (1972). Gracias a esto en el conejo están bien diferenciadas las heces blandas (llamados cecotrofos, que corresponden a contenido cecal) de las heces duras (heces verdaderas). En contraste en cuyes se ha descrito un mecanismo de separación denominado de trampa de moco ("mucus trap") que suele ser menos eficiente que el retro-lavado (Pei et al., 2001). Esto ocasionaria que los cuyes posean una menor capacidad para separar las heces blandas de las duras y por ello esta en duda si el cuy es un coprofago o un cecotrofago.

Los conejos presentan un ritmo de consumo de alimento y de cecotrofos bien marcado. Principalmente en la mañana realiza la cecotrofia (de 09h00 a 13h00) y en la tarde consume alimento (a partir de las 15h00) (Carabaño et al., 2010). En cuyes no esta claramente establecido si existe algún ritmo para el consumo de alimento, consumo de heces blandas o coprofagia y excreción de heces. Los ritmos circadianos diarios de cecotrofia y consumo de alimento producen cambios del peso de los órganos digestivos y de la composición química de sus contenidos durante el día de los conejos. Esto ha permitido determinar el momento óptimo para recolectar muestras y determinar digestibilidades en diferentes partes del tracto digestivo (Ejm. para digestibilidades ileales es necesario recolectar contenidos ileales entre las 19h00 y las 21h00). La falta de homogeneidad en los procedimientos de muestreo entre los diferentes estudios conduce a dificultades para hacer comparaciones y una considerable confusión de los resultados.

Estudios previos muestran que el cuy presenta ciertas particularidades morfofisiológicas que lo distinguen de otros fermentadores post gástricos, haciéndolo un animal con características morfofisiológicas singulares. Respecto de esta área, las investigaciones se han centrado en animales de laboratorio. Únicamente los institutos y universidades de investigación peruanos han hecho un importante trabajo en la selección y mejoramiento de lineas maternas y paternas para producción de carne de cuy. Pese a esto, en este animal no se ha realizado estudios de bases fisiológicos que muestren el comportamiento alimenticio de cuyes para producción de carne, que permitan desarrollar estrategias adecuadas de ma-

nejo y estandarizar protocolos para desarrollar investigación. Es por ello que en el presente trabajo se plantearon los siguientes objetivos:

Objetivo general

- Estudiar el comportamiento alimenticio de los cuyes (*Cavia porcellus*) en cuanto al consumo de alimento, consumo de contenido cecal (heces blandas) o cagarrutas (heces duras) y excreción de heces duras.

Objetivos específicos

- Determinar si los cuyes practican la cecotrofia o la coprofagia y el momento del día en que lo realizan.
- Conocer el ritmo diario de consumo de alimento en cuyes adultos.
- Establecer los momentos del día en que se produce la mayor excreción de heces.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. SISTEMA DIGESTIVO

El sistema digestivo comienza con la cavidad oral y termina en el ano. Además, contiene órganos accesorios que ayudan en la digestión que incluyen los dientes, glándulas salivares, páncreas, hígado y vesícula biliar (Cooper and Schiller, 1975). Hay cuatro pares de glándulas salivares incluyendo la parótida, mandibular, sublingual, y molar. Los conductos de las glándulas vacían cerca de los molares (Quesenberry et al., 2012).

2.1.1. Cavidad Oral

Las paredes laterales de la boca (mejillas) incluyen las almohadillas bucales y las zonas de cerdas. Las almohadillas bucales son los bordes doblados hacia adentro de los labios que separan los incisivos de los dientes molares (Cooper and Schiller, 1975). Los cobayos no tienen bolsas para las mejillas, una lengua grande está presente, cubriendo la mayor parte de la cavidad oral y la faringe oral, sin embargo, un frenillo lingual distinto no está siempre presente (Breazile and Brown, 1976).

2.1.2. Esófago

Es un conducto destinado a impulsar el alimento de la faringe al estómago a través de un proceso llamado peristaltismo debido a las contracciones rítmicas que realizan las

paredes musculares del esófago (Harkness et al., 2002).

2.1.3. Estómago

Los cobayos son monogástricos con estómagos completamente glandulares a diferencia de otros roedores, no hay ninguna parte no glandular (Harkness et al., 2002). Las cuatro regiones del estómago incluyen: cardias, fundus, cuerpo y píloro. El esófago entra oblicuamente en la región cardíaca en la menor curvatura del estómago (Hargaden and Singer, 2012).

2.1.4. Intestino Delgado

No hay rasgos que distinguen a las tres secciones del intestino delgado (duodeno, yeyuno e íleon) que tiene aproximadamente 125 cm de longitud y es la parte más larga del tracto digestivo. De las tres secciones, el duodeno es el más corto (10 a 12 cm), el yeyuno el más largo (95 cm) y el íleon mide aproximadamente unos 10 cm (Hargaden and Singer, 2012). En el intestino delgado, los ganglios linfáticos y las placas de Peyer aumentan en número dirigiéndose distalmente a la cabeza. El intestino delgado realiza 3 funciones básicas: i. Recibe el jugo pancreático que contiene enzimas y secreta el jugo intestinal o entérico que contiene también enzimas, las cuales completan la digestión final de las proteínas y convierte los azúcares en compuestos más sencillos en el duodeno. ii. La segunda función es la de absorber el alimento digerido, y pasar los nutrimentos al torrente circulatorio. iii. Realiza una función peristáltica que fuerza al material que no es digerido a pasar al ciego.

2.1.5. Intestino Grueso

El intestino grueso no contiene ningún apéndice cecal, colon sigmoide o apéndice vermiforme y tiene aproximadamente 70 a 75 cm de longitud (Hargaden and Singer, 2012).

2.1.5.1. Ciego

La primera sección del intestino grueso, el ciego, es la mayor dilatación del tracto digestivo ocupando la mayor parte de la cavidad abdominal ventral. Posee de 15 a 20 cm de longitud y contiene aproximadamente el 65 % del volumen de contenido gastrointestinal y hasta un 15 % del peso corporal. Es responsable de que en él se sinteticen grandes cantidades de vitaminas por parte de los microrganismos (Hargaden and Singer, 2012). Localizado en el lado izquierdo de la cavidad abdominal, es un órgano semicircular de paredes delgadas tiene numerosas bolsas laterales (Haustras) y contiene una gran cantidad de músculo liso, distribuidos en tres bandas blancas longitudinales: dorsal, ventral y taenia coli medial. La taenia coli corre a lo largo del intestino grueso, el colon descendente termina en el recto que aparece similar al colon, localizada en la línea media durante aproximadamente 10 cm antes de entrar en el canal anal (Cooper and Schiller, 1975). El tiempo de tránsito es de aproximadamente 20 horas, pero puede ser muy variable (8 a 30 horas) dependiendo principalmente del tipo de dieta que consuma el animal (Jilbe, 1980). Debido a la elevada tasa metabólica de los cobayos, la cecotrofía o coprofagia se observan varias veces al día en el laboratorio y los animales se pueden observar comiendo cecotrofos (heces cecales blandas) directamente desde el ano (Ebino, 1993).

Topografía En comparación al tracto intestinal de otros mamífero, en el cobayo el ciego representa la porción más prominente y voluminosa. Muestra saculaciones y dos tenías prominentes situadas lateralmente y una tenía en el lado cóncavo, ocultas por la unión del mesenterio. La base del ciego (ampulla ceci) es ligeramente más dilatada que el resto del ciego (corpus ceci y apex). El íleon entra en esta porción anterior del ciego. La unión ileocecal se localiza en el límite aproximado entre la ampulla y corpus ceci. Distal a esta entrada al final de la ampolla se encuentra la unión cecocolica. El colon proximal, que procede de esta coyuntura, es de forma bulbosa. Las porciones más distales del colon proximal se estrechan gradualmente en diámetro. La mayor parte del ciego se designa como cuerpo del ciego (corpus ceci), su extremo ciego es el ápex ceci (Spines, 1982). La válvula ileocecal es la entrada del íleon en el ciego y la válvula cecocolical es la salida del colon desde el

ciego (Potter et al., 1956).

Anatomía macroscópica interna Las estructuras macroscópicas internas visibles en especímenes secos del ciego de cobayo incluyen, en la ampulla ceci, un pliegue de anillo que evita el orificio cecocolical, siendo más grueso en la porción inferior del orificio. En estados extremadamente dilatados, el orificio puede ensancharse mucho. Debajo del orificio cecocolical el íleon entra en la ampulla ceci como abertura de la hendidura (valva ileocaecalis) de la cual los cantos laterales se extienden a lo largo de la pared cecal. La unión entre la ampolla ceci y el corpus ceci está delineada en la pared dorsal interna por un pequeño pliegue delgado. Las placas linfáticas se dispersan en la pared cecal en el corpus y cerca de la unión del corpus y la ampolla. Pueden ser vistos macroscópicamente como protrusiones discretas en forma de montículo. El ápex ceci termina despuntado, no se forma el apéndice. Tampoco se encontró acumulación preferencial de material linfático en este sitio (Spines, 1982). La condensación del músculo longitudinal en tres bandas estrechas (teniae) puede representar una especialización que permite la mezcla y el movimiento de los contenidos, como sería favorable para una ”función de fermentación”del ciego (Spines, 1982). El haustra también ha sido interpretado como ventajoso para el proceso de fermentación, actuando como áreas para retardar el paso de la digesta y permitir así que el proceso de fermentación tenga lugar en un medio más adecuado (Langer, 1979).

Anatomía microscópica La superficie de la mucosa del ciego, en los cuyes, está cubierta por bacterias adherentes incluso luego de hacer un lavado exhaustivo. Sin embargo, la penetración de bacterias en el interior de las células nunca se ha observado (Spines, 1982). La forma estructural de la pared mucosal, tal como se encuentra en el ciego de cobayo, es especialmente valiosa cuando se produce una actividad de fermentación considerable, particularmente para la descomposición de la celulosa. Para este proceso es necesaria una población de bacterias (Savage et al., 1968; Davis et al., 1972; Leach et al., 1973; Owen and Nemanic, 1978; Koopman and Kennis, 1979; Koopman et al., 1979). Las bacterias adherentes se han demostrado en el rumiante como una fuente principal de esta población fibrolitica (Cheng and Costerton, 1980). Estas bacterias se encuentran adheridas a la pared

epitelial. Otros microorganismos se encuentran en las partículas de alimentos en el lumen. También se ha observado una estrecha relación de bacterias con la pared epitelial del ciego, observándose localizadas en las paredes intermicrovilar. El modo de adherencia puede implicar una masa envolvente de glicocálisis polisacárido (Spines, 1982).

Unión ileocecal y cecocolical La estrecha proximidad de los orificios ileocecales y cecocólicos dentro de la ampulla ceci se observa también en el ratón y la rata (Spines, 1982). Esta situación se ha interpretado como la posibilidad de un transporte rápido de contenido intestinal directamente desde el íleon hasta el colon, pasando por encima de la mayor parte del ciego. Esto ocurre posiblemente con alimentos ricos en proteínas, pero pobres en fibra. Por otro lado, los alimentos pobres en proteínas y ricos en fibra requieren una actividad de fermentación a largo plazo, para la descomposición necesaria de las fibras de celulosa. Esta última situación ocurre en el cuerpo del ciego bajo condiciones de un compartimento de fermentación óptima. Además, las estructuras internas macroscópicamente visibles también apoyan estas sugerencias. El pliegue delgado entre la ampulla y el corpus, así como el pliegue del anillo en la unión cecocolica posiblemente ayudan a canalizar el contenido intestinal en el corpus ceci o directamente en el colon. Esta suposición es también reforzada por el hecho de que al menos el anillo-plegamiento posee un elemento muscular.

2.2. FISIOLOGÍA DIGESTIVA DE FERMENTADORES POST GÁSTRICOS

En general la calidad, la cantidad, la distribución espacial y la densidad de determinados tipos de alimentos han determinado los tipos de adaptaciones dietéticas y nutricionales ecológicas, conductuales, fisiológicas y morfológicas que han evolucionado en cada especie.

2.2.1. Retención de Digesta

El compartimiento cecal en el cobayo es el sitio principal de la retención de digesta (60 % del tiempo de retención en el tracto gastrointestinal total). Esto es similar en el conejo (Pickard and Stevens, 1972; Leng et al., 1977). El contenido cecal en el cobayo se mezcla a fondo con los del colon proximal superior y ambos juntos forman un compartimiento de fermentación común que comprende aproximadamente el 6,7 % del peso corporal (Sakaguchi et al., 1985).

2.2.2. Fermentación

La forma estructural de la pared de la mucosa que se encuentra en el ciego del cobayo es especialmente valiosa debido a que se produce una considerable actividad de fermentación, sobre todo para la descomposición de la celulosa (Spines, 1982). La situación en el cuy de una población bacteriana "fija" proporciona una ventaja para los periodos de alimentación alterna de productos alimenticios con componentes pobres y ricos desde el punto de vista nutricional, especialmente en el hábitat natural. Se puede prever que las bacterias "fijas" actúan como un progenitor de población, sometidas a una rápida proliferación cuando se comen alimentos ricos en celulosa. Durante periodos de alimentación con productos alimenticios bajos en celulosa, cuando la actividad de fermentación también es baja, no es necesario mejorar la población bacteriana. Esto proporcionaría a la especie una ventaja adaptacional excepcionalmente positiva para ajuste a las condiciones de disposición y ambiente nutricional. En comparación con otros roedores examinados (conejo: (Snipes, 1979c); ratón de campo: (Snipes, 1979b); hámster (Snipes, 1979a); ratón y la rata (Snipes, 1981); Gerbil (Snipes, 1982)), la cantidad de bacterias en el ciego del cuy es sorprendentemente mayor. En comparación con otros roedores, a pesar de su mayor volumen, el ciego del cuy muestra una similitud en la estructura. Sakata and Engelhardt (1981) enfatizaron la importancia de la capa de mucina luminal para proporcionar una condición favorable para ciertos microorganismos y para formar un microambiente especial con estos micro-

organismos en la superficie epitelial. Ventajas adicionales de las bacterias en la superficie de la mucosa se han dado como ayuda a la absorción de los productos de la fermentación microbiana (McKenzie, 1978) y destoxificación de los componentes dañinos del alimento (Eberhard et al., 1975).

2.2.3. Cecotrofia

El cuy es altamente dependiente de la práctica, y la prevención de la re-ingestión puede resultar en la muerte del animal(Sharkey, 1971). Las heces ingeridas contienen más nitrógeno que las heces desechadas (Björnhag, 1981; Holtenius and Björnhag, 1985), pero morfológicamente son más difíciles de distinguir(Sharkey, 1971). Los períodos cortos de re-ingestión se dispersan durante todo el día (Björnhag, 1981; Holtenius and Björnhag, 1985), pero ocurren más a menudo en la fase de luz (Hörnicke and Björnhag, 1980; Ebino, 1993). El mecanismo de separación está en el colon proximal (Hörnicke and Björnhag, 1980; Holtenius and Björnhag, 1985).

2.2.3.1. Significado de la cecotrofia

Las ratas que son mecánicamente impedidas de reingerir sus propias heces por collares de sujeción muestran tasas de crecimiento reducidas (Barnes, 1963). Presumiblemente, algunos elementos nutricionales (como vitaminas B y aminoácidos) que no están disponibles en la dieta natural pueden ser producidos por la síntesis endofloral en el tracto digestivo inferior y reingeridos para ser asimilados en el intestino delgado (Fridericia et al., 1927). Desafortunadamente, estos micronutrientes no se han especificado con precisión (Mickelsen, 1956; Barnes, 1963). Sin embargo, los beneficios nutricionales de la coprofagia son probablemente cualitativamente similares tanto para los roedores como para los lagomorfos (Thacker and Brandt, 1955).

2.2.3.2. Mecanismos de separación del colon

Los animales pequeños necesitan mucha más energía y nutrientes por unidad de masa corporal que los animales más grandes (Kleiber, 1947). Así, cuanto más pequeño sea el animal, mayores serán los requerimientos de energía con una consiguiente mayor demanda de ingestión de más alimento por unidad de masa corporal. Por lo tanto, los animales pequeños tienen un tiempo de retención de alimentos mucho más corto, especialmente si la digestibilidad de los alimentos es baja. Los carbohidratos estructurales son la principal fuente de energía en los alimentos que comen la mayoría de los herbívoros durante períodos más largos de frío o de sequía. Los herbívoros que viven de tales alimentos dependen de la fermentación microbiana para utilizar los carbohidratos estructurales tales como celulosas y hemicelulosas y otros componentes unidos a/o protegidos por estas sustancias. El intervalo de generación de bacterias en el tracto digestivo debe ser en promedio de 0,69 veces su tiempo de retención (Hungate, 1966) para mantener su número. En los pequeños herbívoros, el tiempo necesario para multiplicar los microorganismos que habitan el tracto GI es mucho más largo que el tiempo de retención medio de los alimentos ingeridos. Estos animales se basan en mecanismos que retienen microorganismos durante un tiempo suficientemente más largo pero, al mismo tiempo, permiten que los residuos de alimentos se movilicen al siguiente compartimento rápidamente. Varias especies pequeñas de mamíferos con fermentación del intestino posterior utilizan mecanismos de separación del colon (CSM) para este propósito (Franz et al., 2011). Para aprovechar el exceso de microorganismos que se acumulan en el ciego como resultado del CSM, estos animales practican la cecotrofia, es decir, producen un tipo especial de sedimento fecal que consiste en un contenido cecal casi inalterado. Estos gránulos, cecotrofos, se consumen oralmente directamente cuando aparecen en el ano. Básicamente, existen dos tipos de CSM (Cork and Warner, 1983): un CSM de “retrolavado” que se lo encuentra en Lagomorfos, y un CSM de “trampa de moco” que se encuentra en roedores. El colon de Lagomorfos se caracteriza por tres taenia y haustrae en la primera parte del colon y una taenia con haustrae en la segunda parte del colon proximal. La secreción de fluidos y el peristaltismo retrógrado ocurren durante la fase en que se forman las heces duras (Ehrlein et al., 1983). Por lo tanto, los

fluidos, bacterias y partículas pequeñas son devueltos al ciego. A diferencia de esto, el colon de los roedores caviomorfos e histricomorfos está equipado con una peculiar estructura anatómica, el "surco colónico" o simplemente "surco" (Snipes et al., 1988). En este surco, las mucosas y las bacterias son atrapadas y transportadas de vuelta al ciego (Holtenius and Björnhag, 1985). Estos mecanismos de separación se encuentran representados en la figura 2.1 y el mecanismo de trampa de moco se represente en la figura 2.2.

El CSM de "retrolavado" en conejos, con secreción de fluido activo en el colon proximal, transporte de fluido retrógrado y reabsorción de fluido en el ciego (Bjornhag, 1972) probablemente tenga un efecto similar en la transferencia de solutos y partículas muy pequeñas al ciego (Jilge, 1982). Diferente de esto, el fluido es absorbido constantemente en el colon en cuyes, como se indica por un aumento constante en el contenido de materia seca de la digesta a lo largo de todo el colon (Holtenius and Björnhag, 1985). Los patrones de retención de partículas y soluto puede asumirse una situación similar para otros roedores Caviomorfos y Miomorfos (Pei et al., 2001). El CSM de "trampa de moco"podría ser menos eficiente que el CSM de "retrolavado" debido a una extracción más lenta de bacterias del tapón digestivo del colon. Esto podría traducirse en la necesidad de una sección de colon proporcionalmente mayor en roedores herbívoros en comparación con Lagomorfos, para lograr un grado suficiente de extracción de bacterias (Franz et al., 2011). En Lagomorfos se encuentra una mezcla rica en bacterias y moco junto con partículas de alimento en el surco longitudinal entre los pliegues. La concentración de nitrógeno (y consecuentemente también de microorganismos) fuera del surco disminuye a lo largo del colon proximal. Los movimientos antiperistálticos causados por la capa muscular circular en la parte inferior del surco se observan también en el cuy y la chinchilla. Estos movimientos pueden transportar la mezcla desde y a veces hacia el ciego (Franz et al., 2011). Los cecotrofos del cuy tienen una concentración de nitrógeno mayor que su contenido cecal, aproximadamente 45 en comparación con 30 mg/g de materia seca (Holtenius and Björnhag, 1985). Sin embargo, el nivel de nitrógeno de los cecotrofos está aproximadamente al mismo nivel que el contenido del surco. La cantidad de cecotrofos producidos en cada período de cecotrofia es aproximadamente igual a la cantidad estimada de contenido encontrado dentro del surco. Por lo tanto, los cecocótrofos no parecen estar hechos de materia cecal, sino de contenido

en el surco en su camino de regreso hacia el ciego (Franz et al., 2011).

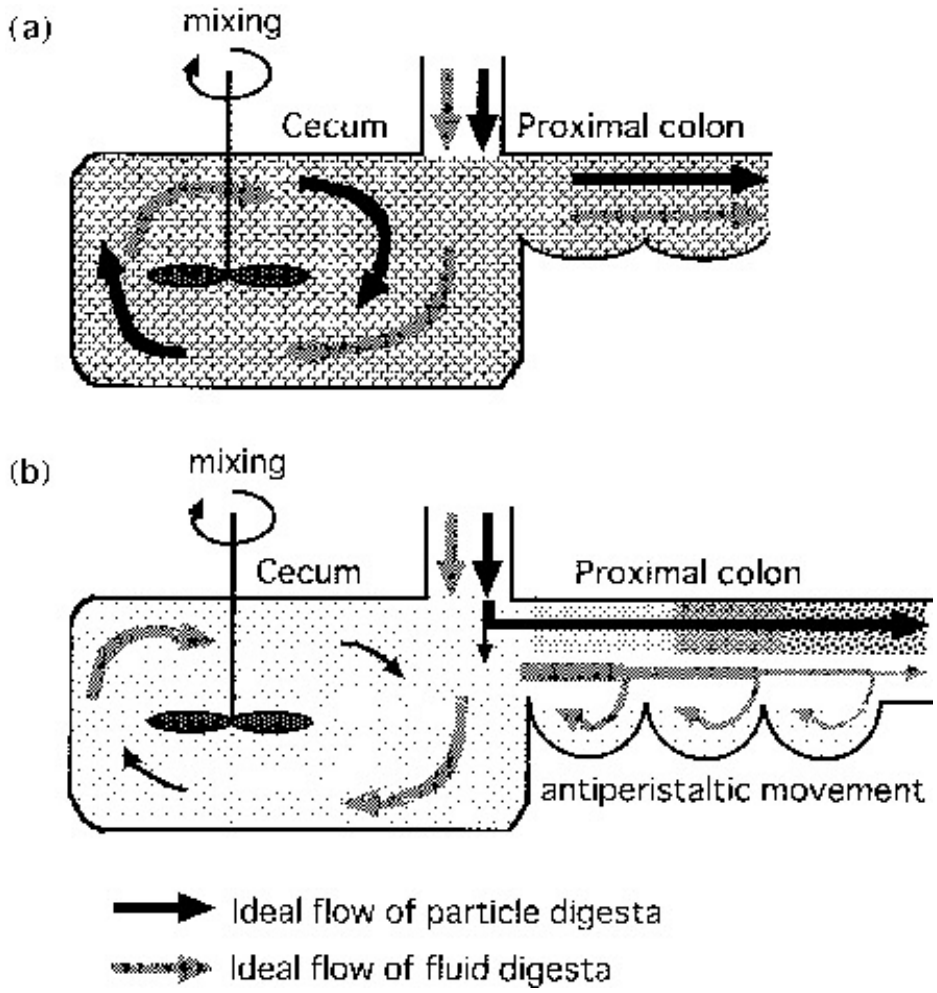

Figura 2.1: Posibles modelos de flujo de digesta en el ciego y el colon proximal. (a) es el modelo de no retención selectiva de digesta. La digesta de fluidos y partículas se mueven juntas a través de todo el intestino. (b) es el modelo de retención selectiva de digesta fluida en el ciego. La digesta fluida se transporta desde el colon proximal al ciego mediante el mecanismo de separación de lavado.(Sakaguchi, 2003)

2.2.3.3. Ritmo de Reingestión

Se ha encontrado que la coprofagia ocurre en animales recién capturados y en una amplia variedad de especies. La extensión de su uso por varias especies se correlaciona con las diferencias en la dieta. En especies relativamente más herbívoras, donde la coprofagia es más extensa, existe un patrón rítmico organizado de coprofagia que se correlaciona con el

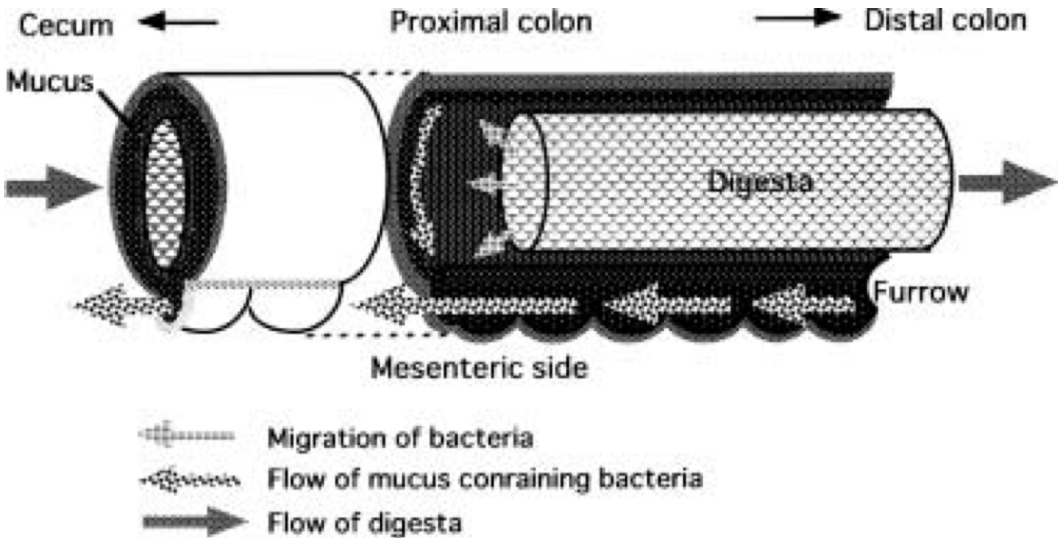

Figura 2.2: Modelo esquemático de la separación del tipo ”trampa de moco”de las bacterias de la digesta en el colon proximal de roedores. Las bacterias migran de la digesta al moco, que se mueven entonces dentro del surco. La mezcla de moco y bacterias en el surco es transportada en la dirección oral por movimiento antiperistáltico del surco.(Sakaguchi, 2003)

patrón de actividad de la especie. Las heces que son reingeridas contienen más nitrógeno y agua y menos sales que las heces no reingeridas. La variación rítmica diaria en el ambiente proporciona la presión selectiva para la organización temporal de los procesos adaptativos del comportamiento (Kenagy and Hoyt, 1979). La atención anterior se ha centrado en los patrones temporales de actividades tales como pastoreo, interacción social y otras actividades abiertas. Ahora es evidente que las especies de roedores para las cuales la coprofagia es de gran importancia exhiben un alto grado de organización temporal de este comportamiento. El momento de la coprofagia implica la interacción con eventos rítmicos externos, y con el pastoreo y la ingestión de alimentos. El momento de la coprofagia también implica la coordinación temporal interna con los procesos fisiológicos en el intestino. Aunque la ritmicidad diaria de coprofagia no ha sido reportada previamente para roedores, se han observado patrones rítmicos diarios consistentes de coprofagia en lagomorfos, tanto en el campo como en el laboratorio (Jilge, 1976, 1979) y trabajos experimentales más recientes han aclarado más la naturaleza y el alcance de esta ritmicidad en conejos (Carabaño et al., 2010).

En roedores como el *Dipodomys microps* se ha observado una marcada alternancia rítmica diaria entre una fase de reingestion de todas las heces producidas y una fase de no reingestion de heces. La coprofagia ocurrió principalmente durante un intervalo de aproximadamente 8 h del día, entre las 09:00 y las 17:00. De todas las heces re ingeridas 95 % se tomaron durante las 12 h de iluminación natural (Kenagy and Hoyt, 1979).

2.2.3.4. Características de la coprofagia en otros animales

La coprofagia es más conocida en el orden de los mamíferos Lagomorpha (conejos, liebres y pikas). Desde el descubrimiento de que los conejos domésticos producen dos tipos de heces, un tipo blando que se traga entero al pasar del ano y un tipo duro que no se consume (Morot, 1882; Madsen, 1939; Carabaño et al., 2010), este patrón se ha confirmado en una variedad de otros lagomorfos (Kenagy and Hoyt, 1979).

Los primeros estudios con ratas, cuyes y hámsters sugirieron que los roedores también re-ingieren heces, al menos ocasionalmente (Swirski, 1899; Grützner, 1905; Osborne et al., 1911; Krzywanek, 1927). Sin embargo, la coprofagia parecía ser menos marcada que en lagomorfos. El patrón de comportamiento de re-ingestión en roedores no se describió hasta que Krzywanek (1927) informó que ratas, cobayas y hámsters retiran las heces directamente del ano y las consumen. Un informe posterior sobre la ocurrencia de coprofagia en varios otros roedores fue hecho por Harder (1949). Una de las razones de la temprana impresión de que la re-ingestión era de importancia limitada en los roedores es que no se encontraron pellets fecales enteros en los estómagos de los roedores, como ocurren en lagomorfos (Madsen, 1939).

Copropagia en el ratón

Coprofagia a lo largo de toda la vida: Las hembras presentaban coprofagia a los 17 a 18 días. Unos pocos días después de que empezaron a excretar las heces de manera autónoma. El número de pellets fecales re-ingeridos alcanzó su máximo a las 5 a 6 semanas

de edad, 13 pellets/día, y disminuyó gradualmente a partir de entonces, 2,1 pellets a las 78 semanas de edad, 1,5 pellets a las 104 semanas de edad. El patrón diurno de coprofagia también cambió con la edad. Los ratones en crecimiento mostraron una actividad coprófaga vigorosa tanto en las fases de luz como de oscuridad, mientras que los animales de más de 30 semanas exhibieron menos actividad en ambas fases, especialmente en la fase oscura. Las heces demostraron ser abundantes en vitamina B12 y ácido fólico a lo largo de la vida. Estos resultados sugieren que la frecuencia de la coprofagia cambia en asociación con las necesidades nutricionales de los ratones durante el proceso de crecimiento o envejecimiento (Kenagy and Hoyt, 1979) .

Coprofagia en ratones hembra en etapa reproductiva: La coprofagia en ratones hembra se observó predominantemente en la etapa reproductiva. Los ratones hembras exhibieron coprofagia con mayor frecuencia durante el embarazo y re-ingerían mayores cantidades de heces durante la preñez y la lactancia que cuando no estaban preñadas. Se descubrió que sus heces eran ricas en vitamina B12 y ácido fólico, sin embargo, no hubo fluctuaciones marcadas en los niveles de vitamina en las heces durante la preñez o lactancia en comparación con los niveles cuando los animales no estaban preñados. Los aumentos de coprofagia durante el embarazo y la lactancia parecían estar correlacionados con el aumento de las necesidades nutricionales de las hembras durante la etapa reproductiva. Sobre la base de los hallazgos en ratones machos y hembras, parece que la coprofagia aumenta en proporción a los aumentos en las necesidades nutricionales de los ratones (Kenagy and Hoyt, 1979).

Cecotrofia en el conejo En el conejo las heces blandas son excretadas según un ritmo circadiano, que es lo opuesto a la del consumo de alimento y la excreción de heces duras. La cecotrófia se produce principalmente durante el periodo de luz, mientras que el consumo de alimento y la excreción de heces duras ocurre durante la oscuridad (Carabaño et al., 2010).

La fracción de digesta que tiene baja digestibilidad no es rentable para los animales pe-

queños para fermentar, porque el tiempo requerido es demasiado largo. Sólo las fracciones más fácilmente digeribles deben ser retenidas junto con los microorganismos. Esto implica una separación de las diferentes fracciones de la digesta. Las fracciones retenidas de la digesta se devuelven hacia y sobre todo hacia el ciego. El propósito es concentrar el esfuerzo digestivo en la fracción potencialmente más fermentable de la digesta. Muchos pequeños herbívoros han desarrollado adaptaciones anatómicas y funcionales en su intestino grueso para hacer posible la separación y el flujo retrógrado (Björnhag, 1981). Al formar las heces duras, el movimiento antiperistaltico del haustra (una estructura de la pared: Tres haustras en la parte oral, y una sola haustra en la parte aboral del colon proximal) se activa y desvía el líquido y las partículas de alimento fino ($<$100 mm) de digesta de nuevo al ciego (Bjornhag, 1972; Björnhag, 1981). Como resultado, las partículas grandes ($>$100 mm) se acumulan en la digesta, que se forman en heces duras alrededor del *fusus coli* (Bjornhag, 1972; Ehrlein et al., 1983). Las heces duras están así secas y compuestas principalmente de partículas de alimentos grandes poco digeribles. Cuando se forman las heces blandas, el movimiento del haustra se reduce y el movimiento peristáltico envía la digesta en gran medida hacia adelante, donde luego se convierte en heces blandas alrededor del *fusus coli* (Ehrlein et al., 1983). Así las heces blandas proceden de los materiales retenidos y fermentados en el ciego mientras el mecanismo de separación es activado. El tiempo de paso de la parte aboral del colon proximal al ano es ligeramente más de 2 horas independientemente de los tipos de heces (Hörnicke and Björnhag, 1980).

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1. ANIMALES Y CONDICIONES DE ALOJAMIENTO

Diez y seis cuyes machos, tipo A1, fueron utilizados para este estudio. Los animales tenían aproximadamente 10 semanas de edad con pesos promedios de 865 ± 83 g (media $\pm$ desviación estándar). Los animales fueron obtenidos de la finca San Ignacio, localizada en la parroquia Purununa del cantón Gonzanamá (Loja-Ecuador). El trabajo experimental se lo llevo a cabo en la Quinta Experimental Punzara de la Universidad Nacional de Loja (Ubicada a 2.100 msnm y con un temperatura anual promedio de 15,5^{o}C).

Los animales fueron ubicados en jaulas metabólicas en una habitación bajo condiciones semicontroladas. Las temperaturas de la habitación fluctuaron entre 18 a 22^{o}C y la humedad relativa entre 54 a 80 %. Para mantener estas condiciones se utilizó un calentador eléctrico semiautomático. Las jaulas metabólicas fueron construidas con malla galvanizada electro soldada de aproximadamente 405 x 510 x 320 mm. Cada jaula estuvo equipada con un comedero y bebedero de tetina independiente.

3.2. ALIMENTACIÓN

Los animales recibieron un 100 % de un balanceado comercial que contenía un 12 % de Proteína Cruda, 4 % de extracto etéreo y 36 % de fibra neutro detergente en base a materia

seca. El agua se suministró ad-libitum. Previo a empezar las mediciones durante 7 días los animales fueron adaptadas a las dietas. El alimento siempre estuvo a libre disposición.

3.3. DISEÑO EXPERIMENTAL

Se utilizó un diseño completamente aleatorizado. En la que cada animal fue asignado a cada uno de los dos tratamientos al azar. Se verificó que las medias de los pesos no presentaran diferencias significativas y que las desviaciones estándares fuesen homogéneas entre los dos grupos experimentales.

3.4. CONFORMACIÓN E IDENTIFICACIÓN DE GRUPOS EXPERIMENTALES

Se conformaron dos grupos experimentales. Al primer grupo experimental conformado por 8 animales se los identificó como grupo control. Mientras que el segundo grupo, conformado de igual forma por 8 animales, se les colocó un collar para suprimir la cecotrofia.

3.5. VARIABLES DE ESTUDIO

Las variables de estudio fueron:

1. Ritmo de consumo de alimento.
2. Ritmo de excreción de heces
3. Ritmo de excreción de cecotrofos

3.6. TOMA Y REGISTRO DE DATOS

La medición se realizó en tres momentos posteriores a los siete días de adaptación al alimento.

3.6.1. Momento 1

En este primer momento se midió el consumo de alimento y la excreción de heces en los 16 cuyes, sin aplicar el collar para prevenir la cecotrofia. Las mediciones se llevaron a cabo durante 24 horas con intervalos de una hora. Las mediciones empezaron a partir de las 10h00 AM.

El consumo de alimento se registro estimando la diferencia entre el peso del alimento entregado al inicio del ensayo y el residuo en el lapso de una hora durante 24 horas. La excreción de heces se determino pesando la producción de heces a cada hora mediante una balanza electrónica de precisión (Shimadzu, modelo BL-320H).

3.6.2. Momento 2

Posterior a la medición del momento 1, se dejo descansar a los animales por 24 horas. Luego de este periodo se coloco a 8 animales un collar isabelino para evitar que estos animales consuman cecotrofos, teniendo cuidado que los animales puedan acceder con facilidad al alimento.

El consumo de alimento se registro de forma similar al momento 1. Las excretas se las separo como heces duras y cecotrofos, de acuerdo a sus características físicas y se fue registro de forma separada su producción durante 24 horas con intervalos de una hora.

3.6.3. Momento 3

Posterior al momento 2 a los animales se les retiro el collar isabelino y durante 7 días se los dejo descansar. En el momento 3 se registro la producción de heces blandas y duras, y consumo de alimento. Al igual que el momento dos se coloco el collar isabelino y se midió de forma similar el consumo de alimento, excreción de heces y cecotrofos.

3.7. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para analizar en cada hora: i) los ritmos de consumo de alimento, ii) la producción de heces blandas iii) la producción de heces duras; se utilizó un modelo de medidas repetidas, en el que los efectos fijos fueron el tratamiento (Si le permite la cecotrofia vs. No se le permite la cecotrofia), el tiempo y la interacción de los mismos, y el efecto aleatorio el animal (como unidad experimental) anidados a los tratamientos. Para comparar las medidas se utilizó un t-test protegido. Probabilidades del 0,05 al 0,1 fueron consideradas tendencias, del 0,01 a 0,05 fueron consideradas significativas y $< 0,01$ fueron consideradas altamente significativas.

Para realizar los análisis estadísticos se utilizó el paquete estadístico SAS (SAS University Edition versión 2017).

4. RESULTADOS

Los resultados obtenidos en los tres momentos se los muestra en los siguientes cuadros y figuras, de forma separadas para cada momento. Los primeros resultados que se muestra corresponde a una comparación del consumo de alimento, excreción de heces y de cecotrofos comparando las horas de luz (de 06:00 a 18:00) y las de oscuridad (de 18:00 a 06:00). Los resultados finales muestran los ritmos de consumo de alimento durante las 24 horas, registrados con una frecuencia aproximada de una hora.

En el cuadro 4.1 se muestran los resultados de consumo de alimento y excreción de heces en las horas de luz en comparación a las horas de oscuridad de los 16 animales utilizados en el experimento. En el momento 1 para el consumo de alimento y la excreción de heces no se detectó diferencias entre el día y la noche ($P \geq 0,44$). Los animales consumieron 46,9 g/día de alimento. En lo que respecta a excreción de heces. Se obtuvo una excreción diaria de 22,9 g/día de heces duras.

Cuadro 4.1: Comparación del consumo de alimento y excreción de heces en diferentes momentos del día (Momento 1).

	Día	**Noche**	**EEM**[1]	***P-valor***
Consumo de alimento, g	24,1	22,8	1,91	0,63
Excreción de heces, g	10,5	12,4	1,70	0,44

[1] Error estándar de la media, n=16

En el cuadro 4.2 se muestran los resultados de consumo de alimento, excreción de heces y excreción de cecotrófos en diferentes momentos del día y como se ven afectados cuando a los animales se les coloca un collar isabelino para evitar la cecotrofia. Evitar la cecotrofia, redujo el consumo de alimento y la excreción de heces aproximadamente al 50 % ($P \leq$

$0,05$). Mientras que entre el día y la noche no se detecto diferencias para el consumo de alimento, excreción de heces y excreción de cecotrofos ($P \geq 0,08$). No se detectaron diferencias entre el momento del día y permitir la cecotrofia ($P \geq 0,44$). Adicionalmente, se observo que los animales que no tenían el collar no excretaron cecotrofos.

Cuadro 4.2: Comparación del consumo de alimento, excreción de heces y excreción de cecotrofos (g/día) en diferentes momentos del día y con la supresión de la cecotrófia (Momento 2).

	Consumo de alimento	**Excreción de heces**	**Excreción de cecotrofos**
Momento del día			
Día	17,0	6,98	1,33
Noche	20,3	9,39	2,24
Restricción de la cecotrofia			
Sin restricción	24,6	11,4	0
Con restricción	12,6	4,97	3,57
Momento x restricción			
Día sin restricción	23,6	10,5	0
Día con restricción	10,3	3,47	2,68
Noche sin restricción	25,6	12,3	0
Noche con restricción	15,0	6,47	4,48
Error estándar de la media			
Momento del día,	3,36	1,76	1,00
Restricción de la cecotrofia,	3,10	2,11	1,06
Momento x restricción,	3,33	2,49	1,40
P-valor			
Momento del día	0,081	0,216	0,497
Restricción de la cecotrofia	0,016	0,050	0,032
Momento x restricción	0,444	0,752	0,497

En la cuadro 4.3 se muestran los resultados de consumo de alimento, excreción de heces y excreción de cecotrofos en diferentes momentos del día y cuando se suprime la cecotrofia usando un collar isabelino por segunda vez. El consumo mostró diferencias entre el día y la noche y entre los animales que no realizaron y los que sí hicieron la cecotrofia (P=0,001). Los animales en el día solo consumieron el 28 % del consumo total; mientras que en la noche se consumió el 72 % del alimento. El consumo en el día represento el 39 % del consumo de la noche. Además, el consumo se vio afectado cuando se utilizó los

collares isabelinos para evitar la cecotrofia. En los animales la supresión de la cecotrofia redujo el consumo de alimento en un 71 % (22,2 vs 6,48 g). En lo que respecta a excreción de heces no se detectó diferencias entre el día y la noche, o entre los animales con o sin collar isabelino. Obteniéndose una excreción media diaria de 31,5 g/día de heces duras. La excreción de heces blandas se observó principalmente en la noche ($P = 0,05$). Se excreto 13,3 g/día, de los cuales un 29 % se produjeron en el día y un 71 % en la noche. La excreción de heces en fresco represento un 61 % del consumo y la excreción de heces blandas (cecotrofos) un 30 %.

Cuadro 4.3: Comparación del consumo de alimento, excreción de heces y excreción de cecotrofos (g/día) en diferentes momentos del día y con la supresión de la cecotrofia (Momento 3).

	Consumo de alimento	**Excreción de heces**	**Excreción de cecotrofos**
Momento del día			
Día	8,09	14,2	1,91
Noche	20,6	17,3	4,72
Restricción de la cecotrofia			
Sin restricción	22,2	13,2	0
Con restricción	6,48	18,3	6,63
Momento x Restricción			
Día sin restricción	15,6	9,42	0
Día con restricción	0,560	19,0	3,82
Noche sin restricción	28,9	17,0	0
Noche con restricción	12,4	17,6	9,44
Error estándar de la media			
Momento del día,	2,46	2,02	1,12
Restricción de la cecotrofia,	2,72	2,44	1,29
Momento x restricción,	3,49	2,86	1,59
P-valor			
Momento del día	0,001	0,160	0,053
Restricción de la cecotrofia	0,001	0,160	0,003
Momento x restricción	0,824	0,520	0,053

En el cuadro 4.4 y figura 4.1 se muestran los ritmos de consumo de alimento y excreción de heces durante 24 horas, con una frecuencia de monitoreo de aproximadamente una hora y llevada a cabo en el momento 1 (no se utilizo el collar isabelino en ninguno de los

animales). Las mayores variaciones de los ritmos de consumo de alimento se observaron durante las horas de luz. Los ritmos de consumo de alimento más altos se observaron a las 12.00, 15:00 y 18:00 horas ($P < 0,001$). Los ritmos más bajos de consumo de alimento se observaron entre la 07:00 a 08:00 horas AM.

Cuadro 4.4: Cambios de los ritmos de consumo (g/hora) de alimento y de producción de heces durante 24 horas (Momento 1).

Rango de hora	**Consumo de alimento**	**Excreción de heces**
10:00 - 11:00	2,65^{cd}	0,0118^{f}
11:00 - 12:00	4,41^{a}	0,558^{cdef}
12:00 - 13:00	0,834^{gh}	0,312^{ef}
13:00 - 14:00	1,75^{a}	0,664^{cdef}
14:00 - 15:00	3,26^{bc}	1,80^{a}
15:00 - 16:00	1,91^{def}	1,83^{a}
16:00 - 17:00	1,69^{efg}	1,91^{a}
17:00 - 18:00	3,77^{ab}	1,57^{ab}
18:00 - 22:00	2,46^{cde}	1,72^{ab}
22:00 - 23:00	2,09^{def}	0,900^{bcde}
23:00 - 00:00	1,62^{efg}	1,30^{abc}
00:00 - 01:00	1,22^{fgh}	1,24^{abcd}
01:00 - 02:00	1,84^{def}	0,530^{cdef}
02:00 - 03:00	2,38^{cde}	0,620^{cdef}
03:00 - 04:00	1,81^{def}	0,464^{def}
04:00 - 05:00	1,97^{def}	0,494^{cdef}
05:00 - 06:00	1,30^{fgh}	0,604^{cdef}
06:00 - 08:00	0,441^{h}	0,118^{ef}
08:00 - 09:00	1,16^{fgh}	0,635^{cdef}
09:00 - 10:00	1,60^{efg}	0,414^{def}
Error estándar de la media, n=8	0,355	0,312
P-valor	<0,001	<0,001

$^{a-f}$ Muestra diferencias entre las medias cuando se compara las medias de las columnas (P<0,05)

En el cuadro 4.5 y figuras 4.2 y 4.3 se muestra el efecto de suprimir la cecotrofia en el consumo de alimento, excreción de heces y de cecotrofos, medidas en el momento 2. La utilización de collares isabelinos evita que los animales consuman cecotrofos. Sin embargo, evitar esta actividad evidencio una reducción del consumo de alimento en un 50 % ($P = 0,019$) y tendió a reducirse la excreción de heces ($P = 0,099$). Se observo variaciones para el ritmo de consumo de alimento y excreción de heces durante el día ($P \geq 0,029$);

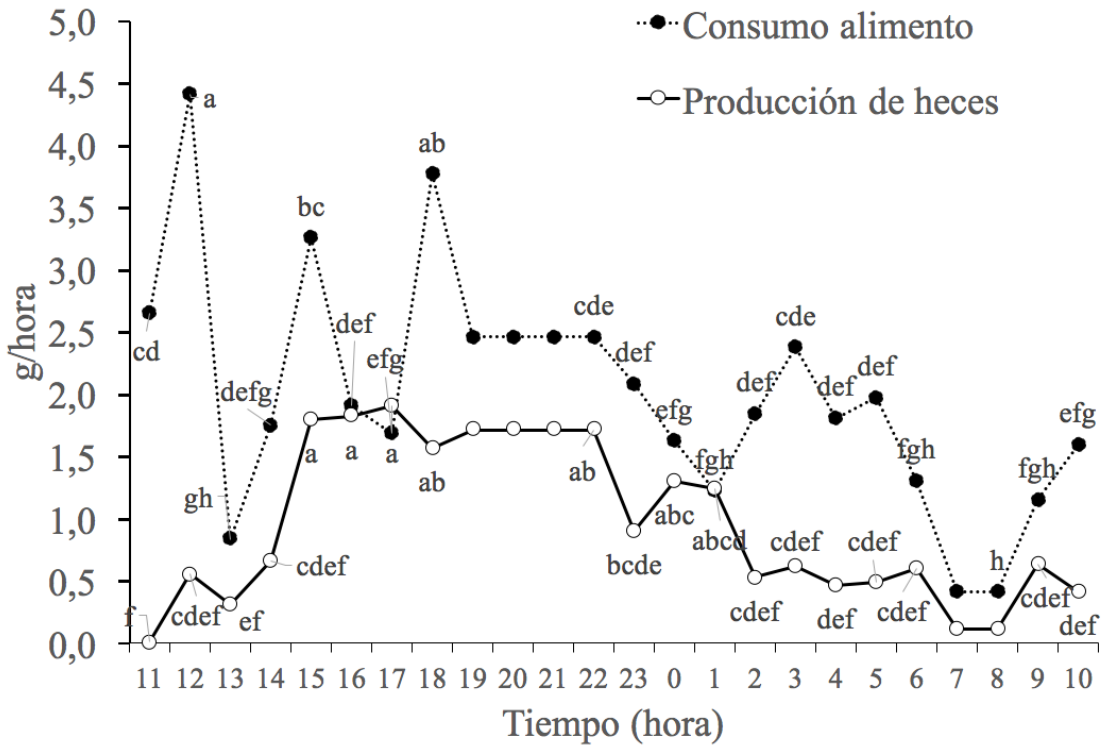

Figura 4.1: Ritmos (g/hora) de consumo de alimento y excreción de heces de cuyes que realizaron cecotrofia.$^{a-f}$ Muestra diferencias entre las medias (P<0,05)

mientras que, para la excreción de heces blandas no se detectaron diferencias en los ritmos de excreción durante el día ($P = 0,241$). No se detecto interacción, para el consumo de alimento, entre la realización de la cecotrofia y la hora de medición ($P = 0,285$) y como se observa en la figura 4.2 los ritmos de consumo de alimento son paralelos a pesar de que el grupo que no consumio cecotrofos redujo el consumo de alimento.

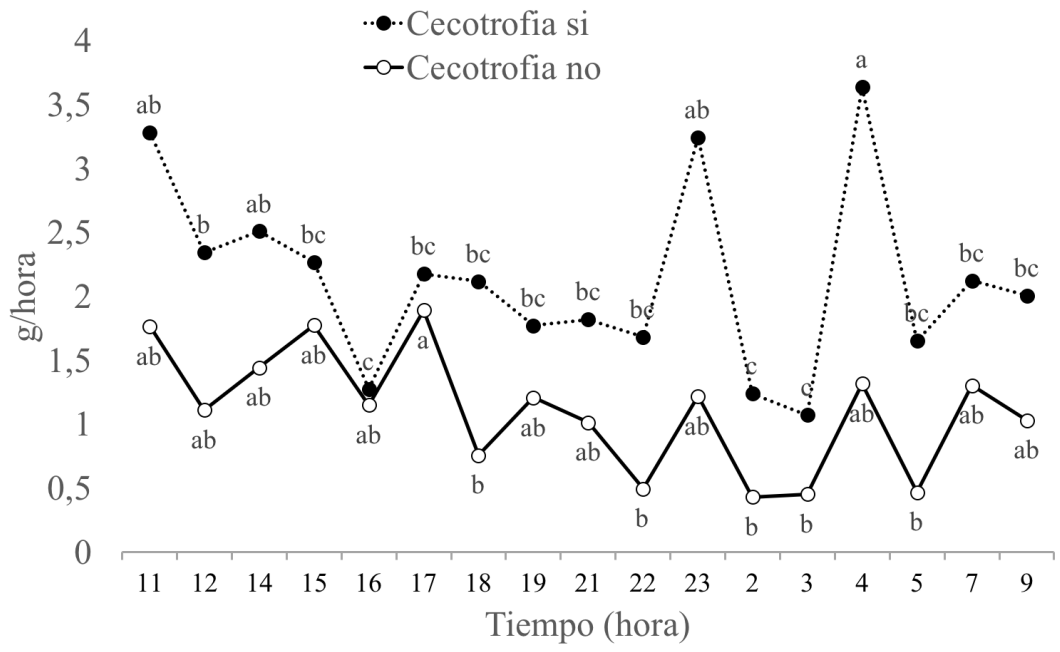

Figura 4.2: Efecto de suprimir la cecotrofia en los ritmos (g/hora) de consumo de alimento. $^{a-c}$ Muestra diferencias entre las medias (P<0,05)

Cuadro 4.5: Efecto de evitar la cecotrofia en los ritmos de consumo de alimento, excreción de heces y excreción de cecotrofos (g/hora) durante 24 horas (Momento 2).

Rango de	**Consu. alimento**		**Excre. Heces**		**Excre. cecotrofos**	
Hora	**C.**[1] **si**	**C. no**	**C. si**	**C. no**	**C. si**	**C. no**
10:00 - 11:00	$3{,}28^{ab}$	$1{,}76^{ab}$	$2{,}28^{a}$	$0{,}338^{ab}$	0	0,986
11:00 - 12:00	$2{,}34^{b}$	$1{,}11^{ab}$	$1{,}32^{bc}$	$0{,}730^{ab}$	0	0,556
12:00 - 14:00	$2{,}51^{ab}$	$1{,}44^{ab}$	$0{,}515^{bc}$	$0{,}389^{ab}$	0	0,230
14:00 - 15:00	$2{,}27^{bc}$	$1{,}78^{ab}$	$0{,}767^{bc}$	$0{,}503^{ab}$	0	0,075
15:00 - 16:00	$1{,}27^{c}$	$1{,}15^{ab}$	$0{,}342^{b}$	$0{,}681^{ab}$	0	0,000
16:00 - 17:00	$2{,}17^{bc}$	$1{,}89^{a}$	$0{,}484^{bc}$	$0{,}297^{ab}$	0	0,027
17:00 - 18:00	$2{,}12^{bc}$	$0{,}76^{b}$	$0{,}526^{bc}$	$1{,}071^{a}$	0	0,034
18:00 - 19:00	$1{,}77^{bc}$	$1{,}20^{ab}$	$0{,}379^{c}$	$0{,}315^{ab}$	0	0,285
19:00 - 21:00	$1{,}82^{bc}$	$1{,}01^{ab}$	$0{,}334^{c}$	$0{,}200^{ab}$	0	0,134
21:00 - 22:00	$1{,}68^{bc}$	$0{,}496^{b}$	$0{,}392^{c}$	$0{,}585^{ab}$	0	0,135
23:00 - 02:00	$1{,}24^{c}$	$0{,}432^{b}$	$0{,}457^{bc}$	$0{,}204^{ab}$	0	0,136
02:00 - 03:00	$1{,}07^{c}$	$0{,}453^{b}$	$0{,}591^{bc}$	$0{,}051^{b}$	0	0,043
03:00 - 04:00	$3{,}63^{a}$	$1{,}32^{ab}$	$0{,}994^{bc}$	$1{,}02^{a}$	0	0,408
04:00 - 05:00	$1{,}65^{bc}$	$0{,}467^{b}$	$1{,}71^{ab}$	$0{,}011^{b}$	0	0,308
05:00 - 07:00	$2{,}12^{bc}$	$1{,}30^{ab}$	$1{,}78^{ab}$	$0{,}031^{b}$	0	0,405
07:00 - 09:00	$2{,}00^{bc}$	$1{,}03^{ab}$	$1{,}62^{abc}$	$0{,}600^{ab}$	0	0,689
Promedio	2,13	1,11	0,910	0,445	0	0,268
Error estándar de la media						
Cecotrofia	0,273		0,186		0,075	
Hora	0,321		0,265		0,130	
Cecotrofia x Hora	0,455		0,375		0,184	
P-valor						
Cecotrofia	0,019		0,099		0,241	
Hora	$< 0,001$		0,029		0,229	
Cecotrofia x Hora	0,285		0,003		0,229	

$^{a-c}$ Muestra diferencias entre las medias cuando se compara las medias de las columnas (P<0,05)

[1] C.: Cecotrofia (Si le permite o no se le permite realizar cecotrofia)

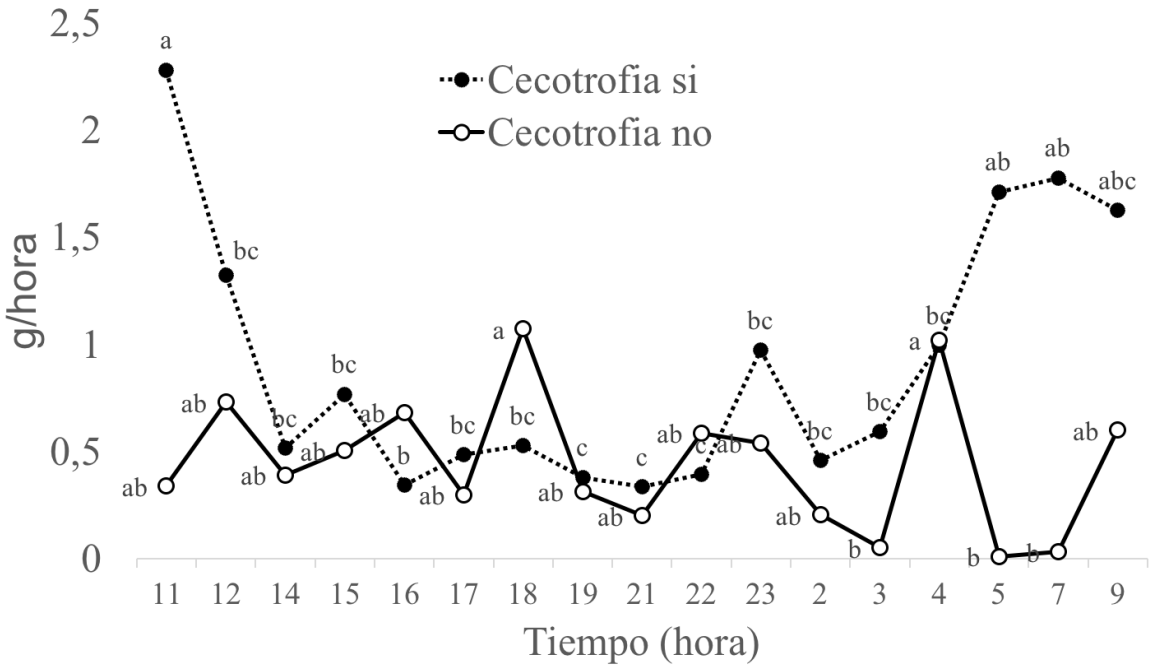

Figura 4.3: Efecto de suprimir la cecotrofia en los ritmos (g/hora) de excreción de heces. $^{a-c}$ Muestra diferencias entre las medias (P<0,05)

5. DISCUSIÓN

A pesar de que existe la creencia de que los cuyes, como roedores, consumen una mayor cantidad de alimento durante la noche. En este estudio se observo que, cuando los animales poseen una dieta a libre disposición, no muestran diferencias en el consumo de alimento entre el día y la noche; sin embargo, los ritmos de consumos de alimento durante el día presentan mayores variaciones.

Se ha demostrado que los cuyes aquí estudiados exhiben un patrón de consumo de la alimentación similar al de los conejos mantenidos en condiciones similares (Carabaño et al., 2010), aunque el ritmo en los cobayos parece ser más pronunciado. Esto se aplica particularmente a los picos de alimentación que ocurre en ambas especies en el período de luz natural. Sin embargo parece que factores mediambientales fácilmente pueden modificar el comportamiento alimenticio de los cuyes como se observo en el presente estudio. Estudios realizados sobre ritmos de consumo de alimento, muestran que incluso condiciones sociales afectaron a los ritmos de consumo (Sakaguchi, 2003). Cuyes mantenidos en forma individual mostraron diferentes ritmos de consumo de alimento respecto de cuyes alojados de forma colectiva.

En estudios de regulación metabólica, se está poniendo cada vez más énfasis en la frecuencia de la alimentación. Sin embargo, casi todos estos estudios se han llevado a cabo en ratas y conejos, prestando especial atención a las diferencias metabólicas entre los animales alimentados con harina y los alimentados ad libitum. Puede existir un enfoque alternativo al comparar las diferencias metabólicas entre diferentes especies en relación con sus patrones de alimentación natural, particularmente con respecto a la extensión y naturaleza de las fluctuaciones diurnas. Como la rata tiene un único período principal de alimentación du-

rante las 24 horas del día (Horton et al., 1974), es necesario realizar estudios metabólicos comparativos con especies que también muestren un patrón diurno en la alimentación, pero con múltiples picos de actividad alimentaria como es el caso de cuyes y conejos.

Los cuyes muestran una mayor dependencia a la cecotrofia respecto a otras especies. La supresión de esta actividad en los cuyes afecta de forma severa al consumo de alimento y en poco tiempo los animales sufren una descompensación, que en trabajos previos incluso pueden llegar a la muerte de los animales (Sharkey, 1971). La dependencia de esta especie a la cecotrofia dificulto determinar los ritmos de cecotrofia en cuyes, lo que impidió determinar picos de producción de excreción de cecotrofos. A pesar de esto parece que los cuyes muestran un comportamiento alimenticio similar a los conejos, incluso para el consumo de cecotrofos, lo que crea la necesidad de buscar otras estrategias para determinar los ritmos de consumo de cecotrofos.

Por su parte la excreción de heces parece ser dependientes de los ritmos de consumo de alimento y del consumo de cecotrofos. En los momentos donde se consume los cecotrofos es reducida la excreción de heces. En la mañana se observa una reducida excreción de heces que se relaciona con los picos de producción cecotrofos como sucede en los conejos (Carabaño et al., 2010).

6. CONCLUSIONES

Los resultados contrastados de la presente investigación nos han permitido desarrollar las siguientes conclusiones:

- El consumo de alimento y excreción de heces se lo hace en la misma proporción en el día como en la noche y en patrones similares a los de los conejos.
- Los ritmos de consumo de alimento son más fluctuantes durante las horas de luz.
- Condiciones de manejo de los animales puedes modificar los ritmos de consumo y excreción de heces
- Los cuyes son cecotrofagos, aunque posiblemente menos eficiente que los conejos.
- La cecotrofia en los cuyes es una actividad de vital importancia.
- No se detecto picos de producción de cecotrofos, posiblemente debido a la fuerte descompensación que sufren los cuyes al reprimir la cecotrofia.

7. RECOMENDACIONES

De la experiencia obtenida en el presente trabajo se han desarrollado las siguientes recomendaciones.

- Continuar y fortalecer los trabajos de investigación en fisiología digestiva y nutrición en cuyes.
- Desarrollar más investigaciones sobre comportamiento alimenticio en cuyes, teniendo en cuenta factores que pueden afectar los ritmos de consumo de alimento y excreción de cecotrofos (como el alojamiento colectivo de los animales).
- Enfocar estudios en conocer más sobre la importancia de la cecotrofia en cuyes.
- Establecer protocolos metodológicos de investigación para trabajar en cuyes, que permitan obtener resultados estandarizados y comparables.

Bibliografía

Barnes, R. (1963). Decreased growth rate resulting from prevention of coprophagy. In *Fed. Proc.*, volume 22, pages 125–128.

Bjornhag, G. (1972). Separation and delay of contents in the rabbit colon. *Swedish Journal of Agricultural Research*.

Björnhag, G. (1981). Separation and retrograde transport in the large intestine of herbivores. *Livestock Production Science*, 8(4):351–360.

Breazile, J. and Brown, E. (1976). Anatomy. In Wagner, J. and Manning, P., editors, *The Biology of the Guinea Pig*, pages 53–62. New York.

Carabaño, R., Pique, J., Menoyo, D., and Badiola, I. (2010). The digestive system of the rabbit. In de Blas, C. and Wiseman, J., editors, *Nutrition of the Rabbit*. CABI, UK.

Cheng, K. and Costerton, J. (1980). Adherent rumen bacteria—their role in the digestion of plant material, urea and epithelial cells. In *Digestive physiology and metabolism in ruminants*, pages 227–250. Springer.

Cooper, G. and Schiller, A. L. (1975). *Anatomy of the guinea pig*. Harvard University Press.

Cork, S. J. and Warner, A. (1983). The passage of digesta markers through the gut of a folivorous marsupial, the koalaphascolarctos cinereus. *Journal of comparative physiology*, 152(1):43–51.

Davis, C. P., Mulcahy, D., Takeuchi, A., and Savage, D. (1972). Location and description of spiral-shaped microorganisms in the normal rat cecum. *Infection and immunity*, 6(2):184–192.

Eberhard, I., McNamara, J., Pearse, R., and Southwell, I. (1975). Ingestion and excretion of eucalyptus punctata dc and its essential oil by the koala, phascolarctos cinereus (goldfuss). *Australian Journal of Zoology*, 23(2):169–179.

Ebino, K. Y. (1993). Studies on coprophagy in experimental animals. *Experimental Animals*, 42(1):1–9.

Ehrlein, H., Reich, H., and Schwinger, M. (1983). Colonic motility and transit of digesta during hard and soft faeces formation in rabbits. *The Journal of physiology*, 338(1):75–86.

Franz, R., Kreuzer, M., Hummel, J., Hatt, J.-M., and Clauss, M. (2011). Intake, selection, digesta retention, digestion and gut fill of two coprophageous species, rabbits (oryctolagus cuniculus) and guinea pigs (cavia porcellus), on a hay-only diet. *Journal of animal physiology and animal nutrition*, 95(5):564–570.

Fridericia, L., Freudenthal, P., Gudjonnsson, S., Johansen, G., and Schoubye, N. (1927). Refection 1, a transmissible change in the intestinal content, enabling rats to grow and thrive without vitamin b in the food. *Epidemiology & Infection*, 27(1):70–102.

Grützner, P. (1905). Ein beitrag zum mechanismus der magenverdauung. *Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, 106(10-12):463–522.

Harder, W. (1949). Zur morphologie und physiologie des blinddarmes der nagetiere. *Verh. Dtsch. Zool. Ges*, 2:95–109.

Hargaden, M. and Singer, L. (2012). Anatomy, physiology, and behavior. In *The Laboratory Rabbit, Guinea Pig, Hamster, and Other Rodents*, pages 575–602. Elsevier.

Harkness, J. E., Murray, K. A., and Wagner, J. E. (2002). Biology and diseases of guinea pigs. In *Laboratory Animal Medicine (Second Edition)*, pages 203–246. Elsevier.

Holtenius, K. and Björnhag, G. (1985). The colonic separation mechanism in the guinea-pig (cavia porcellus) and the chinchilla (chinchilla laniger). *Comparative biochemistry and physiology. A, Comparative physiology*, 82(3):537–542.

Hörnicke, H. and Björnhag, G. (1980). Coprophagy and related strategies for digesta utilization. In *Digestive physiology and metabolism in ruminants*, pages 707–730. Springer.

Horton, B. J., Turley, S. D., and West, C. E. (1974). Diurnal variation in the feeding pattern of rabbits. *Life sciences*, 15(11):1895–1907.

Hungate, R. (1966). The rumen and its microbes academic press new york and london.

Jilge, B. (1976). The entrainment of circadian soft faeces excretion in the rabbit. *Biological Rhythm Research*, 7(3):229–235.

Jilge, B. (1979). The entrainment of caecotrophy-rhythm of the rabbit following 6-and 12-h phase-shifts of the zeitgeber. *Chronobiologia*, 6(1):33–38.

Jilge, B. (1982). Rate of movement of marker particles in the digestive tract of the rabbit. *Laboratory animals*, 16(1):7–11.

Kenagy, G. and Hoyt, D. F. (1979). Reingestion of feces in rodents and its daily rhythmicity. *Oecologia*, 44(3):403–409.

Kleiber, M. (1947). Body size and metabolic rate. *Physiological reviews*, 27(4):511–541.

Koopman, J. and Kennis, H. (1979). Characterization of anaerobic cecal bacteria of mice. *Zeitschrift fur Versuchstierkunde*.

Koopman, J., Kennis, H., and van Druten, J. (1979). The role of the cecum in the gastro-intestinal colonization resistance in mice. *Zeitschrift fur Versuchstierkunde*, 21(4):192–196.

Krzywanek, F. W. (1927). Vergleichende untersuchungen über die mechanik der verdauung ii. mitteilung. röntgenologische studien am omnivoren nager (ratte). *Archiv für Tierheilkunde (Berlin)*, 55:523–536.

Langer, P. (1979). Functional gastric anatomy of macropod marsupials. In *Annales de Recherches Vétérinaires*, volume 10, pages 476–479.

Leach, W., Lee, A., and Stubbs, R. (1973). Localization of bacteria in the gastrointestinal tract: a possible explanation of intestinal spirochaetosis. *Infection and immunity*, 7(6):961–972.

Leng, E., Clauss, W., and Hörnicke, H. (1977). Colon passage time in rabbits in relation to the formation of caecotrophes. *Transboundary and Emerging Diseases*, 24(4):324–332.

Madsen, H. (1939). Does the rabbit chew the cud? *Nature*, 143(3632):981.

McKenzie, R. (1978). The caceum of the koala, phascolarctos cinereus: Light, scanning and transmission electron microscopic observations on its epithelium and flora. *Australian journal of zoology*, 26(2):249–256.

Mickelsen, O. (1956). Intestinal synthesis of vitamins in the nonruminant. In *Vitamins & hormones*, volume 14, pages 1–95. Elsevier.

Morot, C. (1882). Des pelotes stoacales des leporides. *Mem. Soc. Centr. Med. Vet.*, 12:139–239.

Osborne, T. B., Mendel, L. B., and Ferry, E. L. (1911). *Feeding experiments with isolated food-substances*. Number 156. Carnegie institution of Washington.

Owen, R. and Nemanic, P. (1978). Antigen processing structure of the mammalian intestinal tract: an sem study of lymphoepithelial organs. *Scanning Electron Microscopy 1978/*, pages 367–378.

Pei, Y., Wang, D., and Hume, I. (2001). Selective digesta retention and coprophagy in brandt's vole (microtus brandti). *Journal of Comparative Physiology B*, 171(6):457–464.

Pickard, D. and Stevens, C. (1972). Digesta flow through the rabbit large intestine. *American Journal of Physiology-Legacy Content*, 222(5):1161–1166.

Potter, G. E., Rabb, E., Gibbs, L. W., and Medlen, A. (1956). Anatomy of the digestive system of guinea pig (cavia porcellus). *Bios*, pages 232–234.

Quesenberry, K. E., Donnelly, T. M., and Mans, C. (2012). Biology, husbandry, and clinical techniques of guinea pigs and chinchillas. In *Ferrets, Rabbits, and Rodents (Third Edition)*, pages 279–294. Elsevier.

Sakaguchi, E. (2003). Digestive strategies of small hindgut fermenters. *Animal Science Journal*, 74(5):327–337.

Sakaguchi, E., Becker, G., Rechkemmer, G., and Engelhardt, W. v. (1985). Volume, solute concentrations and production of short-chain fatty acids in the caecum and upper colon of the guinea pig. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 54(1-5):276–285.

Sakata, T. and Engelhardt, W. v. (1981). Luminal mucin in the large intestine of mice, rats and guinea pigs. *Cell and tissue research*, 219(3):629–635.

Savage, D. C., Dubos, R., and Schaedler, R. W. (1968). The gastrointestinal epithelium and its autochthonous bacterial flora. *Journal of Experimental Medicine*, 127(1):67–76.

Sharkey, M. (1971). Some aspects of coprophagy in rabbits and guinea pigs fed fresh lucerne. *Mammalia*, 35(1):162–168.

Snipes, R., Hörnicke, H., Björnhag, G., and Stahl, W. (1988). Regional differences in hindgut structure and function in the nutria, myocastor coypus. *Cell and tissue research*, 252(2):435–447.

Snipes, R. L. (1979a). Anatomy of the cecum of the dwarf hamster (phodopus sungorus). *Anatomy and embryology*, 157(3):329–346.

Snipes, R. L. (1979b). Anatomy of the cecum of the vole, microtus agrestis. *Anatomy and embryology*, 157(2):181–203.

Snipes, R. L. (1979c). Anatomy of the rabbit cecum. *Anatomy and embryology*, 155(1):57–80.

Snipes, R. L. (1981). Anatomy of the cecum of the laboratory mouse and rat. *Anatomy and embryology*, 162(4):455–474.

Snipes, R. L. (1982). Anatomy of the cecum of the gerbil meriones unguiculatus (mammalia, rodentia, cricetidae). *Zoomorphology*, 100(3):189–202.

Spines, R. L. (1982). Anatomy of the guinea-pig cecum. *Anatomy and embryology*, 165(1):97–111.

Swirski, G. (1899). Ueber die resorption und ausscheidung des eisens im darmcanale der meerschweinchen. *Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, 74(9-10):466–510.

Thacker, E. J. and Brandt, C. S. (1955). Coprophagy in the rabbit: One figure. *The Journal of nutrition*, 55(3):375–385.

A. Anexo I: Fotografías del trabajo de campo

Figura A.1: Instalaciones equipadas con jaulas metabólicas para el alojamiento de los cuyes en estudio.

Figura A.2: Asignación al azar de los cuyes a los tratamientos planificados.

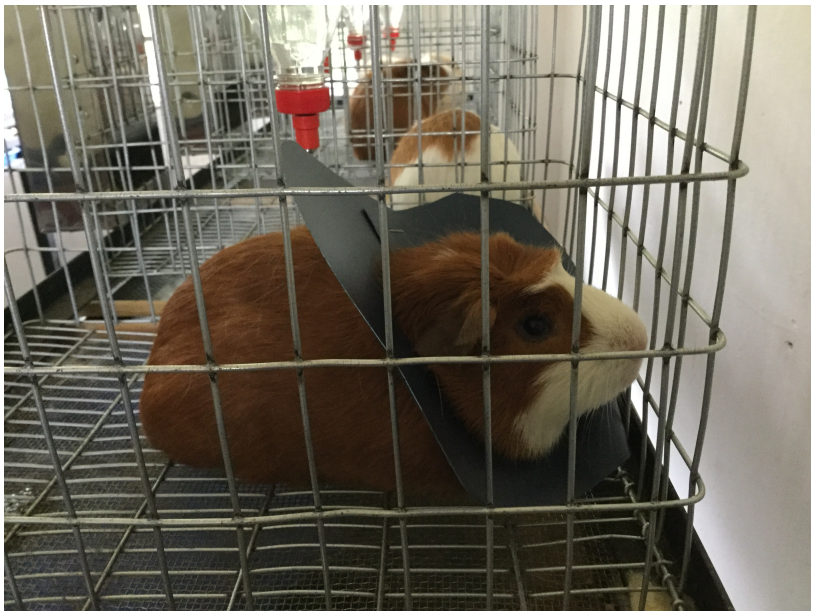

Figura A.3: Cuyes con collar isabelino para evitar que realicen la cecotrofia.

Figura A.4: Diferencias entre heces blandas (contenido cecal) y heces duras (heces verdaderas).

Figura A.5: Cuyes realizando la cecotrofia inmediatamente después de la retirada de los collares isabelinos.

B. Anexo II: Ejemplos de salidas de análisis estadísticos

Procedimiento Mixed

Información del modelo	
Conjunto de datos	WORK.IMPORT
Variable dependiente	Consumo
Estructura de covarianza	Simetría compuesta heterogenea
Efecto de asunto	Animal(TTO)
Método de estimación	REML
Método de varianza del residual	Nada
Método SE de efectos fijos	Basado en el modelo
Método de grados de libertad	Between-Within

Información del nivel de clase		
Clase	Niveles	Valores
TTO	2	Con Sin
Animal	16	1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16
Hora	17	2 3 4 5 7 9 11 12 14 15 16 17 18 19 21 22 23

Estadísticas de ajuste	
Verosimilitud -2 Res Log	745.5
AIC (Mejor más pequeño)	781.5
AICC (Mejor más pequeño)	784.7
BIC (Mejor más pequeño)	795.4

Test del ratio de verosimilitud del modelo nulo		
DF	Chi-cuadrado	Pr > ChiSq
17	120.18	<.0001

Test de tipo 3 de efectos fijos				
Efecto	DF Num	Den DF	Valor F	Pr > F
TTO	1	14	6.62	0.0221
Hora	16	224	3.47	<.0001
TTO*Hora	16	224	1.04	0.4119

Figura B.1: Salida del SAS del análisis estadístico utilizando el procedimiento MIXED para medidas repetidas.