



Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap

Sambandet mellan giraffens födosöksbeteende och matsmältningsorgan

Astrid Rudberg



Självständigt arbete i veterinärmedicin, 15 hp

Veterinärprogrammet, examensarbete för kandidatexamen Nr. 2010:82

Institutionen för biomedicin och veterinär folkhälsovetenskap

Uppsala 2010



Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap

Sambandet mellan giraffens födosöksbeteende och matsmältningssystem

The relation between foraging behaviour and anatomy of the digestive system in giraffes

Astrid Rudberg

Handledare:

Jens Jung, SLU, Institutionen för Husdjurens miljö och Hälsa

Examinator:

Désirée S. Jansson, SLU, Institutionen för biomedicin och veterinär folkhälsovetenskap

Omfattning: 15 hp

Kurstitel: Självständigt arbete i veterinärmedicin

Kurskod: VM0068

Program: Veterinärprogrammet

Nivå: Grund, G2E

Utgivningsort: SLU Uppsala

Utgivningsår: 2010

Omslagsbild: Astrid Rudberg

Serienamn, delnr: Veterinärprogrammet, examensarbete för kandidatexamen Nr. 2010:82
Institutionen för biomedicin och veterinär folkhälsovetenskap, SLU

On-line publicering: <http://epsilon.slu.se>

Nyckelord: giraff, *giraffa camelopardalis*, födosök, anatomi, matsmältning, anpassning, bladätare, gräsätare

Key words: giraffe, foraging, anatomy, digestive system, browser, grazer, adaptation, morphology

INNEHÅLLSFÖRTECKNING

Sammanfattning	1
Summary	2
Inledning.....	3
Material och metoder	4
Litteraturoversikt.....	4
Föda	4
Beteende.....	4
Anatomi	4
Huvudet.....	5
Halsen	5
Mage	6
Tarmen	7
Cirkulationen	7
Diskussion	7
Litteraturförteckning	9

SAMMANFATTNING

Då giraffens föda utgörs endast av blad, löv och knoppar, trots att det är den största idisslaren som lever idag, har dess anatomi genomgått en serie av anpassningar för att kunna överleva på denna föda. Till det yttre har den under evolutionens gång utvecklat en otrolig längd som gör att den når långt upp över alla andra idisslare, och till det inre har dess mag-tarmsystem anpassat sig efter födans egenskaper. Giraffens huvud har en avlång form och behåring på läpparna som ska skydda den från trädens stickiga försvar, en tunga som kan bli upp till en halvmeter lång, och tuggmuskler som har anpassats till den relativt lättuggade maten. Förmagarna har i sin tur minskat i storlek och kraft och fått ett anpassat utseende och utbredning på dess papiller, och tarmen har en liten ratio tunn/tjocktarm.

Giraffens cirkulation har fått anpassa sig till stora höjdskillnader, då giraffen kan sträcka sig upp till ett träd och bli mer än fyra meter lång, men i nästa stund böja sig ner för att dricka vatten på marknivå. Som följd av dess längd har dräktiga och lakterande honor, samt växande ungdjur, en väldigt hög kalcium- och fosfatomsättning i kroppen och kan därför lida brist på dessa mineraler.

Den drivande kraften bakom giraffens längdutveckling har länge sagts vara övertaget den ger vid födosök, men det finns även en annan teori som baserar sig på att den drivits av sexuell evolution.

SUMMARY

As the diet of the giraffe consists only of leaves and buds, despite being the biggest extant ruminant today, its anatomy has undergone a series of adaptations to be able to survive on this diet. Evolution has given the giraffe its impressive height which enables it to seek food far above all the other ruminants, and its digestive system has changed in ways to suit the properties of the food. The elongated shape of the head and the lips covered with hair protects the giraffe from the prickly defence of the trees, while its tongue, which can grow up to half a meter in length, helps the giraffe to reach far. The masseter muscles have also adapted to structure of the leaves and buds. The forestomachs have decreased in size and strength while their papillars have developed an appropriate appearance and spreading. The small/large intestine ratio is lower than in domestic cattle.

The blood circulation of the giraffe has been forced to adapt to large height differences as the animal can use its whole length to eat on a tree four meters up above the ground, and then bend down and drink water at ground level. As a result of its length, lactating female giraffes and growing youngsters have an elevated turnover of calcium and phosphorus. They may therefore be subjected to mineral deficit.

The driving force behind the increase in the giraffe's length has long been said to be the advantage obtained while foraging, but there is an alternative theory based on sexual evolution.

INLEDNING

Giraffen (*Giraffa camelopardalis*) är ett djur som länge har fascinerat människan. Dess utpräglade utseende och storlek har gjort den till ett eftertraktat djur som folk vill se när de besöker Afrika. Redan 46 B.C. importerades giraffer till Europa, även om det var mycket sällsynt (Dagg & Foster, 1976). Då kallade man giraffen för ”camelopard”; stor som en kamel och fläckig som en leopard.

Giraffens ursprung och släktskap är lite oklart, och enighet saknas även kring uppdelningen av giraffens underarter. Den mest använda uppdelningen idag är att arten består av nio underarter och är baserad på skillnader i pälsens täckning, färg och den geografiska utbredningen (Dagg & Foster, 1976):

- *Giraffa camelopardalis angolensis*: Angolansk giraff, finns i Namibia och Botswana
- *G.c. antiquorum*: Kordangiraff, västra Sudan och i Centralafrikanska republiken
- *G.c. camelopardalis*: Nubisk giraff, östra Sudan och västra Etiopien
- *G.c. giraffa*: Sydafrikansk giraff, Sydafrika, Zimbabwe och Moçambique
- *G.c. peralta*: Nigeriansk giraffe, Tchad
- *G.c. reticulata*: Nätgiraff, norra Kenya och södra Somalia
- *G.c. rothschildi*: Rothschildgiraff eller Ugandagiraff, Uganda och Kenya
- *G.c. thornicrofti*: Thornicroft's giraff, Zambia (oklart om den är utdöd)
- *G.c. tippelskirchi*: Massaigiraff, södra Kenya och Tanzania

De andra klassificeringarna skiljer sig främst i om vissa underarter egentligen är samma eller inte (East & Group, 1999; Wilson & Reeder, 2005). Den senaste teorin som baserats på kartläggning av DNA påstår att det finns sex underarter istället för nio (Brown et al., 2007).

Giraffen är idag klassad av International Union for Conservation of Nature (IUCN) som ”Least Concern” vilket är den lägsta nivån av hot på deras skala bestående av sju nivåer för utrotningshotade arter (IUCN, 2010a). Detta trots att det är oklart om en av underarterna ens finns idag (Thornicroft's giraff). Problemet är att giraffen är klassad som art, och om man inte tar hänsyn till enskilda underarter är giraffen inte utrotningshotad. Den nigerianska giraffen är den enda underarten som har blivit klassificerad individuellt, och är idag klassad som ”endangered”, vilket är den fjärde nivån på skalan (IUCN, 2010b).

Giraffens främsta utmärkande drag är dess höjd och pälsäckning. Den fläckade pälsen ger giraffen kamouflage och tros även ha en termoreglerande funktion då giraffen varken kan svettas eller hässa (Mitchell & Skinner, 2003). Giraffens höjd ger i sin tur en tydlig fördel vid giraffens födosök då inget annat djur med samma föda kan nå så långt upp. Dessa två egenskaper är exempel på specialiseringar som giraffen har utvecklats genom evolution. Giraffen är en strikt bladätare (browser), vilket gör att den har ett förhållandevis litet födospektrum i relation till sin storlek. Detta gör att man kan anta att det finns andra anpassningar i matsmältningsapparatens anatomi för att kunna tillgodogöra sig födan på optimalt sätt. Jag vill därför undersöka om det finns vetenskapliga belägg för denna hypotes.

MATERIAL OCH METODER

Vid litteratursökningen användes främst databaserna som finns på SLU bibliotekets hemsida, men även sökmotorn Google. De oftast använda databaser var Web of Knowledge och Wildlife & Ecology Studies Worldwide (EBSCO). Sökorden var "giraffa" i olika kombinationer med "camelopardalis", "anatomy" och "morphology". Detta gav sökresultat som varierade mellan cirka 10 och 200 i antal. Vid ett flertal tillfällen användes referenser från artiklar där ny information hittades, och en bok lånades även via Libris.

LITTERATURÖVERSIKT

Föda

Som en strikt bladätare intar giraffen sin föda från den övre delen av vegetationen, dvs. blad från träd och buskar (Pellew, 1984). Den är även mycket selektiv, då den ofta väljer att äta på arter som har låg förekomst i sitt habitat. Giraffen betar främst på olika arter av acaciaträd under regnperioden och på buskar av arten *Grewia bicolor* och *Grewia fallax* under torrperioden. Denna variation korrelerar med växternas livscyklar, dvs. giraffen selekterar för växterna när de har många nya skott och färska blad. Det är även dessa växtdelar som innehåller mest fibrer och näring (Pellew, 1984).

Enligt Cameron & du Toit (2007) ger giraffens höjd den ett klart övertag i födosöksprocessen då den når i särklass mycket längre upp än andra bladätare. Detta gör de kan äta på en höjd där födotrycket är lägre, dvs. där inte lika många djur når upp. Vid lägre tryck blir inte träden lika utätta, utan mer mat finns kvar. Detta gör att giraffen får i sig mer löv per bett då den betar högre upp, jämfört med när den betar lägre ner på träd och buskar.

Beteende

En ganska förvånande observation som har gjorts i samband med giraffens födosök är att de ofta ses utföra osteofagi, dvs. ätandes eller tuggandes på skelettbitar. Detta anses vara ett tecken på mineralbrist. Denna mineralbrist kan bero på två faktorer i giraffens liv: deras ovanligt snabba skelettillväxt under uppväxten och det faktum att deras skelett utgör en större procentuell del av giraffens totala massa i jämförelse med många andra djur (Bredin et al., 2008). Då skelett byggs upp av kalcium och fosfat måste girafferna få i sig mer av detta än andra djur. Giraffens kalciumintag anses utgöras av bladen de äter, då dessa innehåller mycket kalcium, men var de får fosfat ifrån är lite mer omdebatterat. Man tror att det är fosfatbrist som driver dem till osteofagi (Pellew, 1984; Mitchell et al., 2005). Utöver det extra kalcium- och fosfatbehovet som giraffer generellt har, är det även troligt att honorna har ett ännu större behov av dem, speciellt under dräktighet och laktation. Detta påstående stöds av att de observationerna av osteofagi som har gjorts har främst involverat honor (Mitchell et al., 2005).

Anatomi

Vid morfologiska studier av giraffens matsmältningsorgan jämförs den ofta med nötkreatur som är en annan idisslare, men en gräsätande sådan. Många artiklar utgår även från skillnader mellan just gräsätande och bladätande idisslare och därför inte alltid specifikt utifrån giraffen.

Huvudet

Giraffen har en ganska avlång mule och en väldigt lång och flexibel tillhörande tunga som kan bli upp till en halvmeter lång. Dessa två karaktärsdrag kommer till stor användning då giraffen ska beta på t.ex. acaciaträden som har halvdecimeter långa taggar som försvar. Dessutom är tungan och läpparna utrustade med papiller som ger extra skydd och läpparna är mycket håriga (Dagg & Foster, 1976). Papillerna, som är små knölformade bildningar på tungan, pekar in mot munhålan och hjälper på så sätt till att hålla kvar bladen i munnen och är dessutom flera än hos något annat däggdjur. Vad gäller tuggmuskulaturen har forskare under en längre tid misstänkt att bladätande idisslare har svagare tuggmuskulatur än gräsätande, då det krävs mindre kraft för att tugga sönder blad än gräs. Clauss et al. (2008) kom fram till denna generella slutsats då de jämförde bladätare och gräsätare och giraffen visade sig följa detta mönster vid undersökning av dess tuggmuskulatur (Sasaki et al., 2001). Giraffen saknar incisiver, dvs. framtänder, i överkäken i likhet med alla andra idisslare (Janis & Ehrhardt, 1988).

Det har gjorts många undersökningar på olika korrelationer mellan kroppsvikt, födotyp, fylogeni och storleken på salivkörtlar. Hos idisslarna har man hittat att körtelmassan korrelerar negativt med antalet procent gräs i djurets föda (Hofmann et al., 2008). Bladätare har alltså större salivkörtlar än gräsätare. Giraffen fanns ha en medelstor glandula parotis och en stor glandula mandibularis i jämförelse med gräsätande idisslare. Hofmann et al. (2008) ansåg även att detta samband är ett exempel på konvergent evolution.

Halsen

Giraffens långa hals är en av de mest utmärkande egenskaperna på hos dessa djur. Det är denna som gör att den kan nå så långt upp på träden. En bieffekt av denna extremt långa hals är att giraffen har en två meter lång halspulsåder, arteria carotis (Warren, 1974). Det finns främst två teorier om hur och varför denna utveckling har skett.

Den första teorin formulerades av Darwin (1872) och går ut på att denna utveckling är en följd av konkurrens mellan arter efter föda. Giraffen åtnjöt tydliga fördelar under sittas födosök då den kunde nå mycket högre upp än alla andra djur och utgjorde enligt Darwin ett praktexempel på evolution orsakad av födokonkurrens. Denna teori togs som sanning under en väldigt lång tid, men den var egentligen inte baserad på några vetenskapliga undersökningar. Långt senare publicerades ett arbete som tog upp möjligheten att halsen skulle vara en följd av en sexuell evolution (Simmons & Scheepers, 1996).

Simmons & Scheepers (1996) presenterade tre huvudsakliga argument till varför deras teori var mer övertygande än den gällande födokonkurrensteorin. Tidigare undersökningar visar att girafferna sällan utnyttjar hela sin längd när de söker föda, utan oftast håller sig i axelhöjd. Under den torra säsongen ökar inte heller födointaget från höga träd. Simmons & Scheepers (1996) menade att giraffen överlag inte använder sig av sin längd, vilket gör det hela till en onödig kostnad ur födoperspektiv.

Sättet som den totala längdökningen hade skett på var också ologiskt och onödigt kostsam för giraffen. Istället för att benen och halsen förlängdes i samma utsträckning i förhållande till

varandra så visade Simmons och Scheepers (1996) att halsen förlängdes mer, proportionellt sett. Detta medförde i sin tur att hjärtat behövde kompensera denna obalans med större storlek och även ett högre blodtryck. Alltså skedde förlängningen på ett onödigt kostsamt sätt för kroppen och gick emot alla logiska förutsägelser baserade på fysiologi. Den tredje anmärkningen som motsade födokonkurrensteorin var att det finns överlappning i höjden vid vilken olika bladätare tar sin föda. Författarna hävdade att om flera arter äter från samma höjd, finns det ingen konkurrens mellan dem. Om det inte finns konkurrens kan det inte heller ha varit födotrycket som var den drivande kraften bakom den kraftiga längdökningen hos giraffen. Frånvaron av konkurrens mellan bladätare trots att de äter vid samma höjd kunde förklaras av att dessa lever på en födokälla som innehåller mer protein än t.ex. gräsätare.

Som svar på detta arbete gjordes nya vetenskapliga undersökningar för att hitta bevis för Darwins ursprungsteori (Cameron & du Toit, 2007; Mitchell et al., 2009). Cameron & du Toit (2007) undersökte födotrycket på ett typiskt träd som ingick i giraffens normala föda. Undersökningen visade att giraffer fick en stor fördel genom sin höjd när det gällde födointag. Då de åt på högre höjder fick de i sig mycket mer löv per bett än då de åt vid lägre höjder eftersom dessa ofta var utätta av mindre bladätare.

Mage

Då giraffen baserar sin föda uteslutande på blad, löv och knoppar har det skett en specialisering i dess förmagar jämfört med gräsätande idisslare. Det är en generell utveckling som har upptäckts då man har jämfört bladätande och gräsätande idisslare (Clauss et al., 2003; Hofmann, 1989).

Giraffen och andra bladätare har funnits ha en mindre våm och svagare våmpapiller i jämförelse med gräsätare. Denna utveckling tros bero på de skilda fysikaliska och mekaniska egenskaper hos födan. Gräs har en tendens till att skikta sig i reticulum (nätmaget) och rumen (våmmen), till skillnad från blad och löv som fördelar sig homogent i förmagarna. Bladätare har helt enkelt inte behov av lika starka muskler i reticulorumen som gräsätarna. Andelen gräs i den naturliga födan avgör hur pass långt denna anpassning har gått. Denna utveckling anses vara en bra förklaring till varför giraffer och andra bladätare så effektivt undviker gräs i sin föda ute i det vilda. Att rumen är mindre hos giraffen och andra bladätare tros bero på att bladätare generellt har en högre passagehastighet i reticulorumen och behöver då inte ha en lika stor lagringskapacitet som gräsätare (Clauss et al., 2003).

Passagehastigheten påverkar i sin tur mikrofaunan i förmagarna, och det har visat sig att bladätare har en lägre cellulosedbrytningskapacitet än gräsätare (Clauss et al., 2003). För att väga upp detta finns det teorier om att bladätare istället har en viss tjocktarmsjäsning för att kompensera. Giraffen påstås t.o.m. inte kunna överleva endast på nedbrytningen som sker i dess förmagar, utan är beroende av den ökade nedbrytningen som sker i tjocktarmen och caecum (blindtarmen) (Hofmann, 1989).

Giraffens svagare rumenpapiller är, i motsats till gräsätarnas, jämnt utspridda över rumen. Detta ger i sin tur en större absorptionsyta (Hofmann, 1989; Clauss et al., 2009). Den jämna utspridningen är ytterligare ett tecken på att födan är homogent fördelad i förmagarna (Clauss et al., 2003).

Hofmann (1989) skriver att bladätarnas abomasum (löpmage) har en dubbelt så tjock vägg som gräsätarnas, vilket i sin tur resulterar i att den producerar mer HCl. Denna ökade HCl-produktion skall enligt Hofmann (1989) ha flera olika uppgifter; neutralisera de stora mängderna basiskt saliv som kommer med födan från förmagarna, avdöda mikroorganismer, ge en bra miljö för pepsinaktivitet, lösa upp kalcium- och fosfatsalter som finns i riklig mängd i lövverk, bryta ner tannin-proteinkomplex som växter bildar som försvar samt bryta ner resterande hemicellulosabindningar som har undgått nedbrytning i förmagen.

Tarmen

Då Pérez et al. (2009) utförde dissektioner av giraffers tarmar hittade de en ovanligt lång centrifugal gyra, som är den utåtgående delen av tjocktarmsspiralen som den uppåtstigande tjocktarmen (colon ascendens) bildar hos idisslare. Denna går ut ur spiralen och bildar sedan nio vändningar i olika former och storlekar innan den lägger sig parallellt med jejunum, den mellersta delen av tunntarmen. Med detta tillägg blir förhållandet mellan tunntarm och tjocktarm förhållandevis litet hos giraffer i jämförelse med nöt. De hittade även ett extra peritonealt veck som man inte har hittat hos någon annan idisslare än pampashjorten. Detta ligger mellan caecum och colon och kallas plica caecocolica.

Cirkulationen

Giraffens kroppsform medför att hjärtat måste pumpa upp blod till hjärnan som sitter mellan två och tre meter längre upp. Samtidigt utsätts cirkulationen för ytterligare påfrestningar varje gång djuret ska böja sig ner och dricka, eller äta från en låg buske. Giraffen sårar på benen när den ska dricka och äta i markhöjd. Detta gör att hjärtat hamnar närmare marken, vilket medför att höjdskillnaden minskar, men det har även visat sig att giraffen har tjockare blodkärl än andra däggdjur. Detta ska minska risken för att vätska sipprar ur kärlen t.ex. när giraffen böjer sig ner och på så sätt ökar drastiskt trycket i kärlen. Warren (1974) skriver också att deras cerebrospinala vätska fungerar som mottryck då giraffen böjer sig ned och att det tjocka, tättsittande skinnets mottryck spelar motsvarande roll i benen när giraffen står upprätt. Detta extravaskulära tryck hindrar vätska från att åka ur kärlen och att små blodkärl sprängs.

Giraffens hjärta kan väga upp emot 11 kg och väger mer i relation till den totala kroppsvikten än hos andra stora däggdjur (Goetz, 1955).

DISKUSSION

Enligt litteraturen som finns har giraffen genomgått en hel del specialiseringar i sin anatomi. Många av dem är generella specialiseringar som kan återfinnas hos alla bladätande idisslare, men andra är specifika för giraffen. Det är framförallt huvudet och även halslängden som kan ses som mer specifika, men även det faktum att giraffen har ett extra veck i tarpaketet.

Den svagare tuggmuskulaturen kan vara en förklaring till varför giraffer vid de tillfällen de har huvudet nere på marknivå inte äter gräs utan bara äter på buskar och andra låga växter. Det skulle annars vara logiskt att passa på att äta gräs när man ändå har huvudet nere vid marken, men om giraffen inte kan tugga sönder det så kan den inte heller tillgodogöra sig det. Dessutom innehåller gräs mycket mindre kalcium än blad, vilket skulle göra det svårare för giraffen att uppfylla sin dagliga kvot av kalcium (Pellew, 1984). Förutom den låga

kalciumphalten har gräs även en mycket lägre proteinhalt än blad och knoppar. Alltså skulle giraffen vara tvungen att äta en större volym gräs än löv och knoppar för att få i sig samma mängd protein. Detta skulle inte vara möjligt på grund av den begränsade kapaciteten som giraffens förmagar har. Man kan säga att giraffens anatomi har blivit så pass specialiserad att den numera inte skulle kunna leva på gräs. Den höga proteinhalten i den föda giraffen väljer ut är antagligen anledningen till att den kan vara så selektiv i sin föda i det vilda, trots att den är så stor.

Att bladätande idisslare generellt sett har större salivkörtlar än de gräsätande verkar kunna förklaras på olika sätt. Hofmann (1989) resonerar kring tanken på att det bl.a. är den ökade passagefarten som gör att bladätare måste producera mer saliv för att få tillräckligt av den buffrande effekt som denna ger i rumen. Bufferten behövs då bakterierna i rumen frisätter fria fettsyror, vilket resulterar i ett sjunkande pH. Men samtidigt har bladätarna en större absorptionsyta och kan uppta dessa fettsyror snabbt. Resonemanget är inte fullständigt konsekvent även för författaren själv. Men han tar även upp tanken att saliven kan vara ett motförsvar mot växternas egna kemiska försvar. Salivet i sig ger en utspädning av maginnehållet, vilket underlättar passagen av födan.

Hofmanns (1989) påstående att bladätare har en tjockare abomasumvägg och producerar mer HCl har jag inte hittat i någon annan artikel. Detta gör att jag inte har kunnat kontrollera om påståendet är allmänt vedertaget idag.

Den eventuella kompensatoriska tjocktarmsjäsningen som sker i giraffens tarm skulle kunna förklara varför ration tunn/tjocktarm är mindre hos giraff än hos nöt. Den längre tjocktarmen är ett måste för att kunna ha kemiska processer där. En längre tjocktarm ger ett större tarmpaket, vilket skulle kunna förklara det extra peritoneala vecket som finns hos giraffer. Samma veck finns hos hästar (Dyce et al., 2002). Dessa har även en väldigt stor caecum. Då båda dessa djur är stora kan det tänkas att det extra peritoneala vecket skulle kunna vara till för att ge stabilitet till caecum.

En annan tänkbar anpassning som man eventuellt skulle kunna tillskriva giraffen är att den rör sig väldigt långsamt. Även när den galopperar verkar det ske i ultrarapid. Detta skulle kunna vara ett sätt att motverka stora fluktuationer i blodtrycket.

Det finns en hel del litteratur rörande min frågeställning, men tyvärr är mycket endast generella skillnader mellan bladätare och gräsätare. Informationen är väldigt spridd då det inte ha gjorts någon sammanhängande granskning av giraffens digestionsanatomi och en del av materialet är gammalt vilket har gjort det mer svårtillgängligt. Dessa begränsningar i informationskällorna har försvårat mitt arbete. En uppdatering och sammanställning av underlaget borde göras inom rimlig tid.

LITTERATURFÖRTECKNING

- Bredin, I.P., Skinner, J.D. & Mitchell, G. (2008). Osteophagia provide giraffes with phosphorus and calcium? *The Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, 75(1), 1-9.
- Brown, D.M., Breneman, R.A., Koepfli, K.P., Pollinger, J.P., Milá, B., Georgiadis, N.J., Louis, E.E.Jr., Grether, G.F., Jacobs, D.K. & Wayne, R.K. (2007). Extensive population genetic structure in the giraffe. *BMC Biology*, 5(1), 57.
- Cameron, E.Z. & du Toit, J.T. (2007). Winning by a neck: tall giraffes avoid competing with shorter browsers. *The American Naturalist*, 169(1), 130-135.
- Clauss M., Hofmann, R.R., Streich, W.J., Fickel, J. & Hummel, J. (2008). Higher masseter muscle mass in grazing than in browsing ruminants. *Oecologia*, 157, 377-385.
- Clauss, M., Lechner-Doll, M. & Streich, W.J. (2009). The intraruminal papillation gradient in wild ruminants of different feeding types: Implications for rumen physiology. *Journal of Morphology*, 270(8), 929-942.
- Clauss, M., Lechner-Doll, M. & Streich, W.J. (2003). Ruminant diversification as an adaptation to the physicommechanical characteristics of forage. *Oikos*, 102(2), 253-262.
- Dagg, A.I. & Foster, J.B. (1976). *The giraffe : its biology, behavior and ecology*, New York.
- Darwin, C. (1872). *The Origin of Species*. Signet Classic.
- Dyce, K.M., Sack, W.O. & Wensing, C.J.G. (2002). *Textbook of Veterinary Anatomy 3rd edition*. 3. uppl., Saunders.
- East, R. & Group, I.U.F.C.O.N.A.N.R.A.S. (1999). *African antelope database 1998*, IUCN.
- Goetz, R.H. (1955). Preliminary observations on the circulation in the giraffe. *Transactions. American College of Cardiology*, 5, 239-248.
- Hofmann, R.R. (1989). Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78(4), 443-457.
- Hofmann, R.R., Streich, W.J., Fickel, J., Hummel, J. & Clauss, M. (2008). Convergent evolution in feeding types: Salivary gland mass differences in wild ruminant species. *Journal of Morphology*, 269(2), 240-257.
- IUCN, Giraffa camelopardalis (Giraffe). [online] (2010a). Tillgänglig: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/9194/0> [Mars 27, 2010].
- IUCN, Giraffa camelopardalis ssp. peralta (Niger Giraffe, Nigerien Giraffe, West African Giraffe). [online] (2010b). Tillgänglig: <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/136913/0> [Mars 27, 2010].
- Janis, C.M. & Ehrhardt. (1988). Correlation of relative muzzle width and relative incisor width with dietary preference in ungulates. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 92(3), 267-284
- Mitchell, G., van Schalkwyk, O.L. & Skinner, J.D. (2005). The calcium and phosphorus content of giraffe (*Giraffa camelopardalis*) and buffalo (*Syncerus caffer*) skeletons. *Journal of Zoology*, 267(01), 55.
- Mitchell, G., van Sittert, S.J. & Skinner, J.D. (2009). Sexual selection is not the origin of long necks in giraffes. *Journal of Zoology*, 278(4), 281-286.

- Mitchell, G., Skinner, J.D. (2003) On the origin, evolution and phylogeny of giraffes *Giraffa camelopardalis*. *Trans Roy Soc S Afr.* 2003;58:51–73
- Pellew, R. (1984). The Feeding ecology of a selective browser, the giraffe (*Giraffa camelopardalis tippelskirichi*). *Journal of zoology*, 202(Jan), 57-81.
- Pérez, W., Lima, M. & Clauss, M. (2009). Gross Anatomy of the Intestine in the Giraffe (*Giraffa camelopardalis*). *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 38(6), 432-435.
- Sasaki, M., Endo, H., Kitamura, N., Yamada, J., Yamamoto, M., Arishima, K. & Hayashi, Y. (2001). The Structure of the Masseter Muscle in the Giraffe (*Giraffa camelopardalis*). *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 30(5), 313-319.
- Simmons, R.E. & Scheepers, L. (1996). Winning by a Neck: Sexual Selection in the Evolution of Giraffe. *The American Naturalist*, 148(5), 771-786.
- Warren, J.V. (1974). The physiology of the giraffe. *Scientific American*, 231(5), 96-100, 105.
- Wilson, D.E. & Reeder, D.M. (2005). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*, JHU Press.