



CAMÉLIDOS SUDAMERICANOS: CLASIFICACIÓN, ORIGEN Y CARACTERÍSTICAS

SOUTH AMERICAN CAMELIDS: CLASSIFICATION, ORIGEN AND CHARACTERISTICS

Pinto Jiménez, Chris Evelyn; Martín Espada, Carmen y Cid Vázquez María Dolores*.

Dpto. Sanidad Animal. Facultad de Veterinaria. Universidad Complutense de Madrid.

*Corresponding autor: Dolores Cid, lcid@vet.ucm.es

RESUMEN

Los Camélidos Sudamericanos (CSA) resisten ambientes adversos como el del altiplano andino, donde no es posible la producción económica de otras especies de animales domésticos. La producción de CSA es el principal medio de subsistencia de las comunidades campesinas que habitan en esas zonas. Pertenecen a la Familia *Camelidae* y forman los géneros *Lama* y *Vicugna*. Presentan particularidades anatómicas y fisiológicas probablemente relacionadas con su adaptación a las condiciones de escasez de oxígeno y de forrajes de las grandes alturas en las que habitan.

Palabras clave: camélidos, camélidos sudamericanos, alpaca, llama, vicuña, guanaco.

ABSTRACT

South American camelids (SAC) resist the adverse environment of Andean altiplano where economical production of other domestic species is not possible. SAC production is the most important subsistence media of the Andean communities. SAC belong to the family *Camelidae* and form the genera *Lama* and *Vicugna*. They present particular anatomic and physiological characteristics probably related to their adaptation to the restricted oxygen and forages conditions of the high altitudes where they live.

Key words: camelids, south american camelids, alpaca, llama, vicuña, guanaco.

INTRODUCCIÓN

Los Camélidos Sudamericanos (CSA) constituyen la mayor riqueza pecuaria y genética de las poblaciones andinas de Sudamérica. Las especies domésticas, alpaca y llama, son fuente de fibra, carne, y de subproductos como pieles y cuero que tienen múltiples usos industriales y artesanales, y que son indispensables para la subsistencia de un amplio sector de estas poblaciones (Fernández Baca, 2005). Incluso el estiércol de estos animales se usa como combustible para la cocción de los alimentos y como fertilizante para cultivos. La llama, por su tamaño y fortaleza, se utiliza también como animal de carga y cumple un papel importante en el transporte en las áreas rurales carentes de vías de comunicación. De las especies silvestres, vicuña y guanaco, la más importante es la vicuña que aporta fibra de excepcional calidad y cuyo aprovechamiento está regulado.

Los CSA han ocupado un papel fundamental en el desarrollo de las sociedades andinas desde las antiguas comunidades de cazadores hasta las actuales comunidades campesinas (Mengoni, 2008). Antes de la colonización los camélidos domésticos estaban ampliamente distribuidos desde las altitudes de los Andes hasta el nivel del mar. Durante la colonización sufrieron el sacrificio incontrolado y fueron desplazados por los animales domésticos introducidos por los europeos. Este hecho permanece como un claro ejemplo de imperialismo ecológico (Crosby, 1986). Como consecuencia, los CSA tanto domésticos como silvestres sufrieron una severa reducción en número y su distribución geográfica se vio drásticamente afectada, quedando reducida a las altitudes del altiplano andino (Wheeler *et al.*, 1995).

Los CSA tienen la ventaja de resistir ambientes adversos como el existente en el altiplano andino. Se estima que existen cerca de siete millones de CSA en los países andinos: Argentina, Bolivia, Chile, Colombia, Ecuador, Paraguay y Perú (Fernández Baca, 2005; Raggi, 2005). De estos CSA, el 51 % se encuentra en Perú y el 34 % en Bolivia. Solo en Perú se encuentran las cuatro especies de CSA, siendo este país el que alberga la mayor población de alpacas y vicuñas. La mayor población de llamas se encuentra en Bolivia y la de guanacos en Argentina. El interés en las llamas y alpacas ha aumentado en los últimos años en otros países incluyendo Estados Unidos, Canadá, Australia, Nueva Zelanda y algunos países europeos como el Reino Unido, Alemania, Italia y Francia (Brown, 2000; Sharpe *et al.*, 2009). También existen explotaciones de estos animales en España. En la mayoría de estos países se utilizan para la producción de fibra o como animales de compañía.

CLASIFICACIÓN

Los camélidos se clasifican en el Orden Artiodactyla, Suborden Tylopoda y Familia *Camelidae* (Wheeler, 2006; Fowler, 2008). Antiguamente se les conoció con el nombre de “Auquénidos”, término acuñado por Illiger en 1811, pero este nombre ha sido modificado por ser incorrecto, ya que en 1789 Thunberg lo había utilizado para describir un género de escarabajos (Wheeler, 2006).

La familia *Camelidae* está formada por dos tribus: los *Camelini* y los *Lamini* (Stanley et al., 1994; Wheeler, 1995) (figura 1).

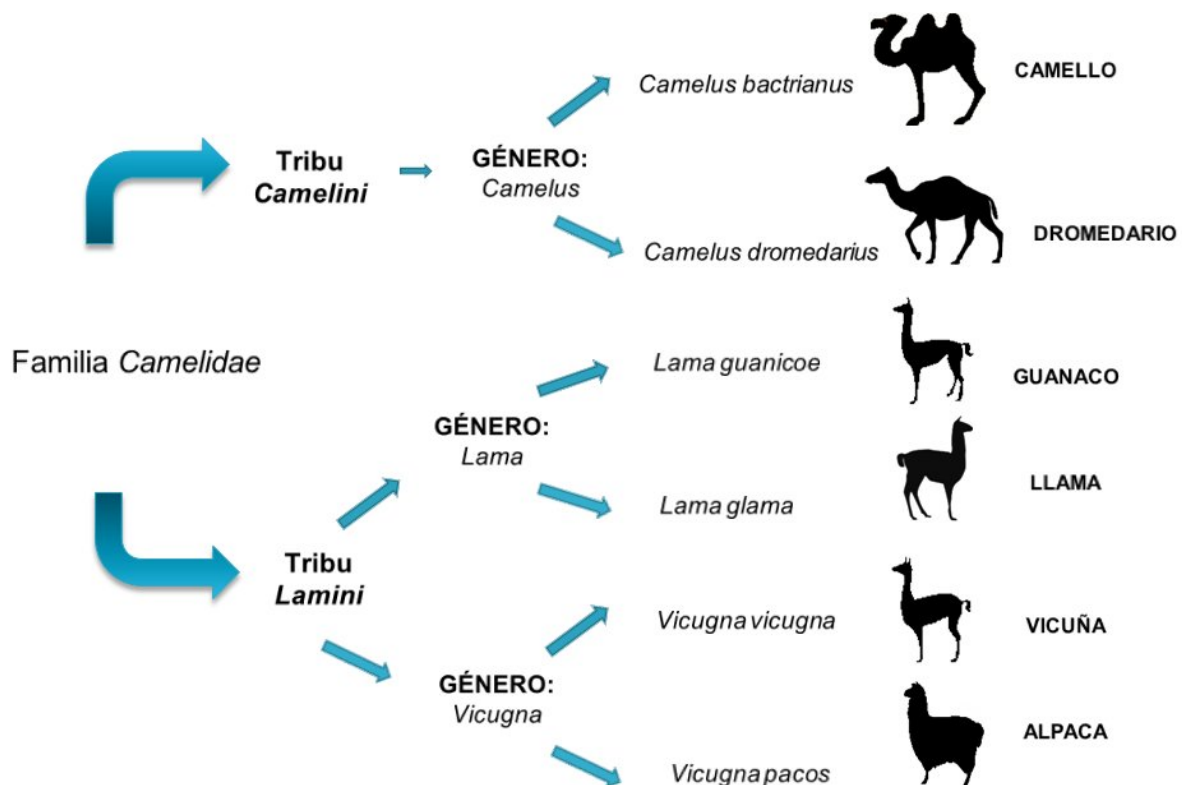


Figura 1. Clasificación de los camélidos.

La tribu *Camelini* habita en zonas desérticas de Asia y África y se conoce como camélidos del Viejo Mundo. La tribu de los *Lamini* habita en América del Sur a lo largo de la cordillera de los Andes y se conoce como Camélidos Sudamericanos (CSA) o camélidos del Nuevo Mundo. Los CSA, a diferencia de los camélidos del Viejo Mundo, carecen de joroba y son de menor tamaño.

En 1758 Linneo describió las dos especies domésticas de los CSA como *Camelus glama* (llama) y *Camelus pacos* (alpaca) y las situó junto con los camélidos del Viejo Mundo *Camelus dromedarius* (dromedario) y *Camelus bactrianus* (camello) en un solo género (Wheeler, 1995). Las dos especies silvestres de CSA, guanaco y vicuña, se describieron más tarde como *Camelus guanicoe* (Müller, 1776) y *Camelus vicugna* (Molina, 1782), respectivamente. En el 1800 Cuvier clasificó los CSA en el género *Lama* y en 1924 Miller separó la vicuña de los otros CSA creando el género *Vicugna* (Wheeler, 1995). Más recientemente, los análisis del ADN de CSA han permitido determinar que la alpaca procede de la vicuña y la llama del guanaco (Stanley *et al.*, 1994; Kadwell *et al.*, 2001). Por lo tanto, se ha reclasificado la alpaca, antes *Lama pacos*, como *Vicugna pacos* (Wheeler, 2006).

En la actualidad los CSA incluyen las dos especies domésticas alpaca (*Vicugna pacos*) y la llama (*Lama glama*) y las dos especies silvestres guanaco (*Lama guanicoe*) y la vicuña (*Vicugna vicugna*). El guanaco presenta dos subespecies *Lama guanicoe cacsilencis* (Norte) y *Lama guanicoe guanicoe* (Sur) (Gonzales *et al.*, 2006; Marin *et al.*, 2006). La vicuña presenta también dos subespecies, *Vicugna vicugna mensalis* (Norte) y *Vicugna vicugna vicugna* (Sur). Existen dos razas de alpacas, Huacaya de vellón esponjoso y la Suri de pelo lacio, y dos razas de llamas, la Chaku (enlanado) y la Kara (pelo apretado con poca fibra).

ORIGEN

Los Camélidos aparecieron en América del Norte hace 45 millones de años aproximadamente a partir de un pequeño antecesor de 30cm de talla (*Protylopus petersoni*) (Stanley *et al.*, 1994) (figura 2). La tribu de los *Lamini*, representada por fósiles del género *Pliauchenia*, se originó entre 9 y 11 millones de años atrás en las praderas del oeste de América del Norte (Harrison, 1985). A partir de este antecesor apareció el género *Hemiauchenia* hace aproximadamente 10 millones de años (Webb, 1974). Algunas especies de este género migraron hacia América del Sur durante la transición del Plioceno al Pleistoceno hace aproximadamente tres millones de años (Wheeler, 1995). En la misma época, hace alrededor de tres millones de años, antecesores de los camélidos de la tribu de los *Camelini* emigraron a Asia por el estrecho de Behring, donde continuó el proceso de evolución y domesticación hasta los camellos y dromedarios actuales.



Figura 2. Origen los camélidos.

En América del Sur la separación entre los géneros *Lama* y *Vicugna* ocurrió hace dos millones de años aproximadamente (Wheeler, 1995), donde la domesticación tuvo lugar mucho tiempo después. Aunque se acepta por la mayoría de los investigadores que el origen de la domesticación de los CSA se restringe a los Andes, todavía no existe acuerdo en cuanto a la cronología y si existieron uno o varios centros de domesticación (revisado en Mengoni, 2008). La mayoría de la información arqueológica sobre la domesticación proviene de la región central de los Andes (Perú), de varios sitios de la Puna de Junín. Estas investigaciones sitúan la domesticación entre los 9000 y los 2500 años a.C. y a una altura de 4000 metros sobre el nivel del mar (msnm) (Wheeler *et al.*, 1995; Wheeler, 1996). El estudio de la zona sur central de los Andes complementa y amplía la información obtenida a partir del estudio de la zona central y sugiere que los camélidos eran fundamentales para la mayoría de los grupos humanos que ocupaban la región Andina sobre los 3000 msnm alrededor del 8500 a.C. (Mengoñi, 2008). Del proceso de caza de animales silvestres se derivó a un proceso de explotación de los animales domésticos que permitió a las comunidades indígenas proveerse de lana, carne, cuero, combustible (heces) y medicinas (piedras bezoares o cálculos intestinales). Junto a estos productos, los CSA fueron importantes en sus mitos y creencias, sobre todo durante el imperio incaico. En la actualidad, los CSA domésticos y silvestres continúan siendo un elemento central en las comunidades campesinas a lo largo de los Andes.

ADAPTACIÓN A LA HIPOXIA DE ALTURA

Algunas de las particularidades anatómicas y fisiológicas que presentan los CSA probablemente estén relacionadas con su adaptación a las condiciones de escasez de oxígeno y de forrajes en las grandes alturas en las que habitan. En algunos mamíferos, incluidos la especie humana, la hipoxia debida a la baja presión de las elevadas altitudes induce un grado moderado de hipertensión arterial pulmonar, pero esto no ocurre en los CSA (Williams, 1994). Estos animales manifiestan solamente un leve aumento de la presión arterial pulmonar en respuesta a la altura en comparación con la presión de las mismas especies viviendo a nivel del mar (Harris *et al.*, 1982; William, 1994). Generalmente, en los mamíferos la respuesta hipertensora a la hipoxia alveolar lleva asociadas alteraciones en la estructura de las partes periféricas del árbol arterial pulmonar que consisten en una anormal muscularización de las arteriolas pulmonares (Williams, 1994). En los CSA las arterias pulmonares tienen una pared muy delgada y las arteriolas pulmonares tienen una pared que consiste en una única lámina elástica (Harris *et al.*, 1982). Varios estudios realizados en llamas adultas y en sus fetos indican que estos animales están genéticamente adaptados a la hipoxia hipobárica de la altura (Giussani *et al.*, 1999; Llanos *et al.*, 2003 y 2007; Herrera *et al.*, 2008). También se ha propuesto que un aumento en la producción de monóxido de carbono pulmonar actuaría como un potente vasodilatador, protegiendo a estos animales en el período neonatal (Herrera *et al.*, 2008).

Los eritrocitos de los camélidos tienen una peculiar forma elíptica y son muy pequeños (6,5 x 3,3 micrones). La forma elíptica de los eritrocitos de los camélidos se describió hace más de un siglo y desde entonces la atención de los investigadores se ha centrado en establecer su papel en la adaptación de los camélidos a las condiciones de vida del desierto y de los CSA a las de la vida en altura (Fowler, 1998). El recuento total de eritrocitos circulantes en los camélidos es mayor que en otros mamíferos (Ellis, 1982; Yamaguchi *et al.*, 1987; Weiser *et al.*, 1992; Fowler, 1998). Sin embargo, el volumen del paquete celular es menor debido a su forma y a su menor tamaño (Fowler, 1998). Los eritrocitos se orientan con el eje mayor en dirección al flujo de la sangre, lo que facilita su circulación a través de pequeños capilares (Fowler, 1998). La concentración media de hemoglobina corpuscular es mayor en los camélidos que en otras especies domésticas (Fowler, 1998).

La sangre de los CSA tiene mayor afinidad por el oxígeno que la de otros mamíferos (Bartels *et al.*, 1963; Moraga *et al.*, 1996). La afinidad de la sangre por el oxígeno depende de

la afinidad intrínseca de la hemoglobina por el oxígeno. La adaptación a largo plazo de los CSA a las condiciones de hipoxia de altura, es decir, los cambios de base genética, implican cambios en la estructura de las moléculas de hemoglobina que aumentan su afinidad por el oxígeno (Weber, 2007). Estos cambios consisten en sustituciones de aminoácidos en los sitios de unión al fosfato (Bauer *et al.*, 1980; Kleinschmidt *et al.*, 1986; Weber, 2007).

NUTRICIÓN Y DIGESTIÓN

Los camélidos no son rumiantes (Fowler, 1997 y 2008). Taxonómicamente los camélidos y los rumiantes se clasifican en dos subórdenes diferentes: Suborden *Tylopoda* y Suborden *Ruminantia*, respectivamente. La separación de ambos subórdenes ocurrió muy temprano en el proceso evolutivo, hace 40 millones de años, cuando los progenitores de ambos grupos tenían estómagos simples (Webb, 1974) y continuaron una evolución paralela desarrollando similitudes de forma separada debido probablemente a la acción de factores selectivos comunes a ambas líneas evolutivas (Webb, 1974; Fowler, 1997).

Los CSA en su hábitat natural, en el altiplano andino, se alimentan de los pastos naturales que crecen a esa altitud, cuya disponibilidad está sometida a los cambios estacionales. La cantidad de forraje disponible varía de la época húmeda (diciembre a marzo) a la época seca (mayo a octubre) pero los animales se adaptan a estos cambios estacionales depositando capas de grasa subcutánea, muscular y retroperitoneal durante la época húmeda, que movilizan en las épocas de escasez (Fowler, 1998). Los CSA tienen una alta eficiencia digestiva con alimentos de baja calidad que está relacionada con el mayor tiempo de retención del alimento en su tracto digestivo (San Martín y Bryant, 1989; Sponheimer *et al.*, 2003). La digestión gástrica es similar pero no análoga a la digestión de los rumiantes (Fowler, 1998). Los camélidos regurgitan y vuelven a masticar el forraje que ingieren, como hacen los rumiantes, pero son mucho más eficientes que éstos en la extracción de proteína y energía de los forrajes de pobre calidad (San Martín y Bryant, 1989; Fowler, 1998; Sponheimer *et al.*, 2003).

La anatomía y fisiología del estómago de los camélidos es muy diferente de la de los rumiantes. El estómago tiene tres compartimentos denominados C1, C2 y C3 que no son análogos al rumen, retículo, omaso y abomaso de los rumiantes (Vallenas *et al.*, 1971; Cummings *et al.*, 1972; Lechner-Doll *et al.*, 1995; Engelhardt *et al.*, 2007). El C1 es el compartimento más grande y está dividido en una porción craneal y otra caudal por un pliegue muscular transversal. El compartimento C2 es el más pequeño y es continuación del C1. El compartimento C3, que se origina en el C2, está situado en el lado derecho del C1 y

tiene forma tubular y alargada. Sólo en la parte final de C3 se produce la secreción de ácido clorhídrico (Luciano *et al.*, 1980; Engelhardt *et al.*, 2007). Los compartimentos C1 y C2 están implicados en los procesos de fermentación y contienen la microbiota necesaria para el aprovechamiento de los vegetales fibrosos (Fowler, 1998; Valle *et al.*, 2008).

El aparato bucal presenta labio leporino, que confiere a estos animales una ventaja para asir y recolectar forraje con gran eficiencia. Una particularidad son los incisivos, que se ubican oblicuamente y tienen un crecimiento continuo, semejante al de los roedores. Este tipo de sistema dentario, que les permite seguir recolectando forraje eficientemente a pesar del paso de los años, favorece su longevidad.

REPRODUCCIÓN

Los CSA tienen características reproductivas particulares que en algunos casos influyen en su bajo rendimiento reproductivo, como son un relativamente largo periodo de gestación en comparación con otras especies productivas y la producción generalmente de una única cría (Brown *et al.*, 2000). La duración de la gestación en llamas y alpacas varía entre 342 a 350 días (San Martín *et al.*, 1968; Leon *et al.*, 1990). El nacimiento de crías gemelares después de una gestación a término es muy raro en CSA, pues a pesar de que se producen ovulaciones dobles y gestaciones gemelares, uno de los embriones es reabsorbido en fases tempranas de la gestación por mecanismos aún desconocidos (Bravo *et al.*, 2000).

Las hembras de los camélidos no tienen un ciclo estral definido y se muestran receptivas al macho de forma continua a no ser que estén preñadas o hayan parido recientemente (Fowler y Bravo, 1998). La copulación en las llamas y alpacas dura entre 30 y 50 minutos (San Martín *et al.*, 1968; Bravo *et al.*, 1990) y la eyaculación es intrauterina (Bravo *et al.*, 1996).

Las hembras de los camélidos presentan ovulación inducida (San Martín *et al.*, 1968). Los primeros estudios en CSA indicaban que los estímulos de la cópula eran los responsables de la inducción de la ovulación en estas especies (Fernández-Baca, 1971). En las especies de ovulación inducida (gato, conejo, hurón, zorro) se cree que el principal mecanismo responsable de la inducción de la ovulación implica una respuesta neuroendocrina a la estimulación física de la vagina y el cérvix por el pene durante la monta (Bakker y Baum, 2000). En 2005 Adams y colaboradores demostraron la existencia de un potente factor en el plasma seminal de las alpacas y llamas que induce una respuesta ovulatoria y luteotrópica, y que la inducción de la ovulación es independiente de los estímulos físicos del tracto genital

durante la cópula (Adams *et al.*, 2005; Ratto *et al.*, 2005). El efecto de este factor sobre la inducción de la ovulación parece estar mediado vía sistémica más que local, y la absorción sistémica del factor seminal a partir del útero en alpacas se vería favorecida por la eyaculación intrauterina y las erosiones del endometrio que se produce durante la prolongada cópula (Ratto *et al.*, 2005).

La placentación de las alpacas y llamas se describe como epiteliocorial y difusa (Steven *et al.*, 1980; Fowler y Olander, 1990; Olivera *et al.*, 2003). En alpacas, la placentación y el desarrollo del feto se han estudiado en detalle (Bravo *et al.*, 2000; Olivera *et al.*, 2003).

Todos los camélidos tienen en común el mismo número diploide de cromosomas $2n=74$ (Hsu y Benirschke, 1969; Fowler, 1998). Las especies de CSA pueden cruzarse entre sí obteniendo híbridos fértiles (Novoa, 1989) al igual que ocurre con los Camélidos del Viejo Mundo (Mason, 1984). Incluso se han obtenido híbridos viables entre guanacos y dromedarios mediante inseminación artificial (Skidmore *et al.*, 1999).

CONCLUSIONES

La cría y producción de alpacas constituyen el principal medio de subsistencia de las comunidades campesinas que viven en las zonas altoandinas. Estas especies animales están adaptadas a vivir en altura y zonas de escasos recursos naturales y proporcionan productos de alta calidad, como la carne y la fibra, y subproductos como pieles y cuero que tienen múltiples usos industriales y artesanales.

AGRADECIMIENTOS

Este artículo forma parte de las actividades formativas y de divulgación realizadas en el marco de un Proyecto de Cooperación Internacional para el Desarrollo financiado por la Universidad Complutense de Madrid (UCM) en su V convocatoria y por la Agencia Española de Cooperación Internacional para el Desarrollo (AECID), Proyecto A/017921/08, y con el apoyo del Programa AlBan, Programa de Becas de Alto Nivel de la Unión Europea para América Latina, beca nº E07D404011PE.

BIBLIOGRAFÍA

Adams GP, Ratto MH, Huanca W, Singh J. 2005. Ovulation-inducing factor in the seminal plasma of alpacas and llamas. *Biol Reprod.* 73: 452-457.

Bakker J, Baum MJ. 2000. Neuroendocrine regulation of GnRH release in induce ovulators. *Front Neuroendocrin.* 21: 220-262.

Bartels H, Hilpert P, Barbey K, Betke K, Riegel K, Lang EM, Metcalfe J. 1963. Respiratory functions of blood of the yak, llama, camel, dybowski deer, and african elephant. *Am J Physiol.* 205: 331-336.

Bauer C, Rollema HS, Till HW, Braunitzer G. 1980. Phosphate binding by llama and camel hemoglobin, *J Comp Physiol.* 136: 67-70.

Bravo PW, Fowler ME, Stabenfeldt GH, Lasley B. 1990. Endocrine responses in the llama to copulation. *Theriogenology.* 33: 891-899.

Bravo PW, Mayta MM, Ordoñez CA. 2000. Growth of the conceptus in alpacas. *Am J Vet Res.* 61: 1508-1511.

Bravo PW, Moscoso J, Ordoñez C, Alarcon V. 1996. Transport of spermatozoa and ova in female alpaca. *Anim Reprod Sci.* 43:173-179.

Brown BW. 2000. A review on reproduction in South American camelids. *Anim Reprod Sci.* 58: 169-195.

Crosby AW. 1986. *Ecological Imperialism: The Biological Expansion of Europe, 900-1900.* Cambridge University Press, Cambridge.

Cummings JF, Munnell JL, Vallenias A. 1972. The mucigenous glandular mucosa in the complex stomach of two new-world camelids, the llama and guanaco. *J Morphol* 137: 71-110

Ellis, J. 1982. The hematology of South American Camelidae and their role in adaptation to altitude. *Vet Med Small Anim Clin.* Dec. 1796-1802.

Engelhardt W, Dycker CH, Lechner-Doll M. 2007. Absorption of short-chain fatty acids, sodium and water from the forestomach of camels. *J Comp Physiol B.* 177: 631-640.

Fernández Baca, S. 2005. Situación actual de los camélidos sudamericanos en Perú. Proyecto de Cooperación Técnica en apoyo de la crianza y aprovechamiento de los Camélidos Sudamericanos en la Región Andina TCP/RLA/2914. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO).

Fernández Baca, S. 1971. La alpaca, reproducción y crianza. Ministerio de Agricultura. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Instituto Veterinario de Investigaciones Tropicales y de Altura. Lima, Perú. Boletín de Divulgación N° 7, 43.

Fowler M. 1997. Evolutionary history and differences between camelids and ruminants. *J Camel Pract Res.* 4: 99-105.

Fowler M. 1998. *Medicine and surgery of South American Camelids. Llama, Alpaca, Vicuña, Guanaco.* Ames, Iowa State University Press. Iowa. 391 p.

Fowler M. 2008. Camelids are not ruminants. En *Zoo and Wild Animal Medicine.* Saunders. St. Louis. Missouri.

Fowler M, Bravo W. 1998. Reproduction. En *Medicine and surgery of South American Camelids. Llama, Alpaca, Vicuña, Guanaco.* Ames, Iowa State University Press. Iowa. Pág. 381-429.

Fowler ME, Olander HJ. 1990. Fetal membranes and ancillary structures of llamas (*Lama glama*). *Am J Vet Res.* 51: 1495-1500.

Giussani DA, Riquelme RA, Sanhueza EM, Hanson MA, Blanco CE, Llanos AJ. 1999. Adrenergic and vasopressinergic contributions to the cardiovascular response to acute hypoxaemia in the llama fetus. *J Physiol.* 515 (Pt 1): 233-241.

González BA, Palmas RE, Zapata B, Marín JC. 2006. Taxonomic and biogeographical status of guanaco *Lama guanicoe* (*Artiodactyla, Camelidae*). *Mammal Review* 36: 157-178.

Harris P, Heath D, Smith P, Williams DR, Ramirez A, Kruger H, Jones DM. 1982. Pulmonary circulation of the llama at high and low altitudes. *Thorax* 37: 38-45.

Harrison JA. 1985. Giant camels from the Cenozoic of North America. *Smithsonian Contributions to Paleobiology.* 5-7: 1-29.

Herrera EA, Reyes RV, Giussani DA, Riquelme RA, Sanhueza EM, Ebensperger G, Casanello P, Méndez N, Ebensperger R, Sepúlveda-Kattan E, Pulgar VM, Cabello G, Blanco CE, Hanson MA, Parer JT, Llanos AJ. 2008. Carbon monoxide: a novel pulmonary artery vasodilator in neonatal llamas of the Andean altiplano. *Cardiovasc Res.* 77: 197-201.

Hsu TC, Bernirske K. 1969. *Atlas of mammalian cytogenetics.* New York. Springer.

Kadwell MM, Fernández M, Stanley HF, Baldi R, Wheeler JC, Rosadio R, Bruford MW. 2001. Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and alpaca. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268, 2575–2584.

Kleinschmidt T, März J, Jürgens KD, Braunitzer G. 1986. Interaction of allosteric effectors with α -globin chains and high altitude respiration in mammals. The primary structure of two tylopod hemoglobins with high oxygen affinity: vicuña (*Lama vicugna*) and alpaca (*Lama pacos*) *Biol Chem. H-S* 367: 153–160.

Lechner-Doll M, von Engelhardt W, Abbas HM, Mousa L, Luciano L, Reale E. 1995. Particularities in forestomach anatomy, physiology and biochemistry of camelids compared to ruminants. In: Tisserand JL (ed) *Elevage et alimentation du dromadaire-camel production and*

nutrition. Options méditerranéennes, Serie B: Etudes et Recherches Nr 13, CIHEAM, Paris, pp 19-32.

Leon JB, Smith BB, Timm KI, LeCren B. 1990. Endocrine changes during pregnancy, parturition and the early post-partum period in the llama (*Lama glama*). J Reprod Fertil 88: 503-511.

Llanos AJ, Riquelme RA, Sanhueza EM, Hanson MA, Blanco CE, Parer JT, Herrera EA, Pulgar VM, Reyes RV, Cabello G, Giussani DA. 2003. The fetal llama versus the fetal sheep: different strategies to withstand hypoxia. High Alt Med Biol. 4: 193-202.

Llanos AJ, Riquelme RA, Herrera EA, Ebensperger G, Krause B, Reyes RV, Sanhueza EM, Pulgar VM, Behn C, Cabello G, Parer JT, Giussani DA, Blanco CE, Hanson MA. 2007. Evolving in thin air-lessons from the llama fetus in the altiplano. Respir Physiol Neurobiol. 158: 298-306.

Luciano L, Reale E, Engelhardt W. 1980. The fine structure of the stomach mucosa of the llama. The fundic region of the hind stomach. Cell Tissue. Res. 208: 207-228.

Mason IL. 1984. Evolution of domesticated animals. Longman, London, 252 pp.

Marín JC, Spotorno AE, Wheeler JC. 2006. Sistemática molecular y filogeografía de camélidos sudamericanos: implicancias para su conservación y manejo. En: Vilá, B. (ed.), Investigación, Conservación y Manejo de Vicuñas. Proyecto MACS-Argentina, Buenos Aires, pp. 85–100.

Mengoni GL. 2008. Camelids in ancient Andean societies: a review of the zooarchaeological evidence. Quaternary International. 185: 59-68.

Molina JI. 1782. Saggio Sulle Storia Naturale del Chile. Bologna.

Moraga F, Monge C, Riquelme R, Llanos AJ. 1996. Fetal and maternal blood oxygen affinity: a comparative study in llamas and sheep. Comp Biochem Physiol A Physiol. 115:111-115.

Müller PLS. 1776. Natursystem. Supplements und Register-Band. Nurnberg.

Novoa CM. 1989. Genetic Improvement of South American Camelids. Rev Bras Genet. 12: 123–135.

Olivera L, Zago D, Leiser R. 2003. Placentation in the alpaca *Lama pacos*. Anat Embryol 207: 45-62.

Raggi LA. 2005. Situación actual de los camélidos Sudamericanos en Chile. Proyecto de Cooperación Técnica en apoyo a la crianza y aprovechamiento de los Camélidos Sudamericanos en la Región Andina. TCP/RLA/2914. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO).

Ratto MH, Huanca W, Singh J, Adams GP. 2005. Local versus systemic effect of ovulation-inducing factor in the seminal plasma of alpacas. Reprod Biol Endocrinol. 3:29.

- San Martin, F., Bryant, F.C., 1989. Nutrition of domesticated South American llamas and alpacas. *Small Ruminant Res.* 2: 191–216.
- San Martin M, Copaira M, Zuniga J, Rodreguez R, Bustinza G, Acosta L. 1968. Aspects of reproduction in the alpaca. *J Reprod Fertil.* 16:395-399.
- Sharpe MS, Lord LK, Wittum TE, Anderson DE. 2009. Pre-weaning morbidity and mortality of llamas and alpacas. *Aust Vet J.* 87: 56-60.
- Skidmore JA, Billah M, Binns M, Short RV, Allen WR. 1999. Hybridizing Old and New World camelids: *Camelus dromedarius* x *Lama guanicoe*. *Proc Biol Sci.* 266: 649-656.
- Sponheimer M, Robinson T, Roeder B, Hammer J, Ayliffe L, Passey B, Cerling T, Dearing D, Ehleringer J. 2003. Digestion and passage rates of grass hays by llamas, alpacas, goats, rabbits, and horses. *Small Ruminant Res.* 48:149
- Stanley HF, Kadwell M, Wheeler JC. 1994. Molecular evolution of the family *Camelidae*: a mitochondrial DNA study. *Proc R Soc Lond. B.* 256:1-6.
- Steven DH, Burton GJ, Sumar J, Nathanielsz PW. 1980. Ultrastructural observations on the placenta of the alpaca (*Lama pacos*). *Placenta* 1: 21-32.
- Valle I, De La Fuente G, Fondevila M. 2008. Ciliate protozoa of the forestomach of llamas (*Lama glama*) and alpacas (*Vicugna pacos*) from the Bolivian Altiplano. *Zootaxa* 1703: 62-68
- Vallenas A, Cummings JF, Munnell JF. 1971. A gross study of the compartmentalized stomach of two new-world camelids, the llama and guanaco. *J Morphol.* 134: 399-423.
- Webb SD. 1974. Pleistocene mammals of Florida, Gainesville, University of Florida Press, 170-259.
- Weber RE. 2007. High-altitude adaptations in vertebrate hemoglobins. *Respir Physiol Neurobiol.* 158:132-142.
- Weiser MG, Fettman MJ, Van Houten D, Johnson L, Garry F. 1992. Characterization of erythrocytic indices and serum iron values in healthy llamas. *Am J Vet Res.* 53: 1776-1779.
- Wheeler JC. 1995. Evolution and present situation of the South American Camelidae. *Biol J Linn Soc.* 54: 271-295.
- Wheeler JC, Russela AJF, Redden H. 1995. Llamas and Alpacas: Pre-conquest breeds and post-conquest hybrids. *J Archaeol Sci.* 22: 833-840.
- Wheeler JC. 1996. El estudio de restos momificados de alpacas y llamas precolombinas. In: Elkin, D.C. (Ed) *Zooarqueología de Camélidos*. Vol. 2. Grupo Zooarqueología de Camélidos. Buenos Aires, pp. 75-84.

Wheeler JC. 2006. Capítulo 3: Historia Natural de la Vicuña. En: Investigación, conservación y manejo de las vicuñas – Proyecto MACS. Vila, B. (ed). Proyecto MACS-Argentina-INCO-Unión Europea. Buenos Aires, 208 pp.

Williams D. 1994. Adaptation and acclimatisation in humans and animals at high altitude. *Thorax*. 49. Supplement: S9-S13.

Yamaguchi K, Jurgens K, Bartes H, Pilper J. 1987. Oxygen transfer properties and dimensions of red blood cells in high altitude camelids, dromedary camel and goat. *J. Comp. Physiol.* 157: 1-9.