

UN NUEVO PUNTO DE VISTA SOBRE EL PROBLEMA DE LA ADAPTACIÓN A LAS GRANDES ALTURAS EN LOS ANDES PERUANOS

*Peter M. Jensen **

La selección natural del hombre es el proceso por el cual algunos genotipos adquieren ventaja sobre otros en su fertilidad y viabilidad (Buettner-Janusch 1966:417). Uno de los más relevantes ejemplos de selección natural en el hombre lo constituye la incidencia del rasgo de la célula enferma. Livingstone (1958) ha probado claramente que la célula heterocigótica enferma tiene una ventaja selectiva en áreas donde la frecuencia de malaria es alta. Cuando la población se cambia a áreas en donde la frecuencia de malaria es baja, el porcentaje de genes de células enfermas en la población disminuye. Otras hemoglobinas enfermas presentan una relación semejante aunque no tan marcadamente en la frecuencia de aparición de la malaria (ibid.)

En adición, se han hecho correlaciones entre la aparición de diferentes genotipos de los diversos tipos de sangre A, B, O, AB y varias enfermedades (Buettner-Janusch 1959). Las proporciones de genotipos varían grandemente de unas poblaciones a otras y se supone que esta diferencia se debe a las relativas ventajas selectivas en diferentes ambientes. Existe un polimorfismo en varias proteínas humanas tal como haptoglobinas, transferinas y glucosa-6-fosfato deshidrogenasa (Livingstone 1964; Allison 1964). La existencia de polimorfismo indica que hay una selectiva ventaja para el heterocigoto aunque el mecanismo aún no ha sido completamente establecido en cada caso.

Ultimamente, en refuerzo de lo anterior, se considera evidente la tendencia hacia una natural selección, en algunas poblaciones, a la resistencia a varias enfermedades infecciosas. Ejemplos de tales enfermedades son tuberculosis, la peste, poliomielitis, sarampión y fiebre amarilla (Motulsky 1966).

El propósito de este estudio es discutir la evidencia de una natural selección entre específicas poblaciones de Sur América que viven a grandes alturas. No estoy de acuerdo con los numerosos experimentos con animales so-

* University of California-Davis, California

metidos a los efectos de grandes alturas, por cámaras de presión, provocándoles hipoxia, ya que este procedimiento no tiene en cuenta los efectos de la cultura en las interacciones entre hipoxia y otros componentes del ambiente natural que existe en las grandes alturas (ver la revisión de bibliografía de estudios sobre animales por Grinnel 1943; también Ivy 1946). El ambiente natural de las grandes alturas implica varias clases de fisiológicos efectos: menor presión de oxígeno, frío, baja humedad y mayores niveles de radiaciones cósmicas. Como se ha indicado en algunos estudios recientes sobre poblaciones naturales de animales, estos factores se relacionan entre sí en formas complejas, como por ejemplo, la capacidad de un animal para mantener la normal temperatura del cuerpo en un ambiente frío, al nivel del mar, requiere una respuesta fisiológica diferente al variar la presión atmosférica (Miller y Miller 1966; Folk 1966; Roberts et al. 1966). Por eso, lo que inicialmente parecía ser un camino claro para la explicación del problema, se transforma, con unos estudios más cuidadosos, en complejo ya que hay que determinar concretamente cuáles son las condiciones del ambiente al que las poblaciones de las grandes alturas andinas han tenido que adaptarse.

Por último yo pienso que será posible demostrar que la altura actúa como una importante causa selectiva sobre la posterior evolución del hombre andino (cf., Monge 1948; Monge y Monge 1966). Esta idea, sin embargo, no ha sido siempre aceptada. Bert, en 1878, estableció que: "los organismos existentes actualmente sobre la superficie de la tierra están aclimatados a la presión de oxígeno en la que ellos viven; cualquier aumento o disminución parece ser perjudicial para ellos cuando están en perfectas condiciones de salud" (citado por Hurtado 1962). En resumen, Bert está diciendo que las diferencias observadas en individuos transportados a grandes alturas puede ser interpretada como cambios patológicos resultantes de un stress hipóxico. Sin embargo es posible interpretar esos mismos cambios como adaptaciones dirigidas a obtener un nuevo estado de equilibrio para una nueva presión de oxígeno (cf., McClung 1969). Actualmente esta opinión es discutible. Baker (1969; 1971) ha demostrado que no está claro si muchos de los rasgos físicos que caracterizan a las actuales poblaciones de las grandes alturas, ayudan a sobrevivir, o son, por el contrario, consecuencias perjudiciales de las anteriormente mencionadas presiones del ambiente; Tenney y Remers 1966, por ejemplo, afirman que el ancho perímetro torácico de los nativos de las grandes alturas es más patológico que una respuesta a la hipoxia, ya que se ha encontrado una gran similitud con la expansión existente en personas con enfermedades crónicas de pulmón tales como enfisemas.

Los rasgos físicos que caracterizan a los nativos andinos incluyen los siguientes: corta estatura, poca grasa subcutánea, ancho perímetro torácico (Monge 1948; Monge y Monge 1966); elevado número de glóbulos rojos (Baker et al. 1967); alto factor eritropoyético (se refiere a la proporción en que los glóbulos rojos son producidos) (Hurtado 1965; 1962). Una de las consecuencias del elevado número de glóbulos rojos y alto factor eritropoyético, es un elevado volumen de sangre y viscosidad que reacciona sobre la contracción refleja de los vasos pulmonares en respuesta a una menor presión de oxígeno en el aire inspirado, causando una hipertensión pulmonar; posteriormente, esta hipertensión pulmonar produce un aumento del volumen del corazón e hipertrofia del ventrículo derecho (Barbashova 1964). Este mismo autor ha

citado un aumento de la mioglobina muscular y del cytochrome "C" total (ibid.), aunque las relaciones con la hypoxia no están completamente explicado (Van Liere y Stickney 1963). Por último, los nativos de estas zonas normalmente tienen menor ritmo cardíaco y baja presión sanguínea periférica, la cual se incrementa anormalmente durante el ejercicio (Baker et al. 1965; Baker 1969; 1971). Por eso el concretar cuáles son las diferencias apreciables entre las poblaciones de las grandes alturas y las del nivel del mar constituye un segundo paso importante en las investigaciones sobre grandes alturas. Esta tarea incidentalmente, supone varios problemas para el investigador tal como el intento de identificar y aislar las diferentes presiones selectivas que han estado actuando. Quizás es por esta razón que la mayor parte de la literatura existente sobre la investigación de grandes alturas se refiere específicamente a las diferencias morfológicas, fisiológicas y bioquímicas entre las poblaciones de las grandes alturas y las del nivel del mar (ver Wulff 1968, con más de 4.000 referencias).

Cuando sugiero que un problema es la especificación de las presiones selectivas y otro la identificación de las diferencias físicas entre las poblaciones de grandes alturas y las del nivel del mar, intento establecer la existencia de una línea de investigación la cual no puede lógicamente caracterizar tal investigación, por lo menos a un nivel analítico. Está implícito en el estudio de Livingstone (1958) sobre la característica de las células anormales y explícitamente establecido por Baker (Baker et al. 1968:3) al indicar que la naturaleza de las variables que constituyen las presiones selectivas puede ser no necesariamente conocida excepto cuando se pueda deducir de las diferencias morfológicas y fisiológicas observadas entre varias poblaciones. La naturaleza de las relaciones que se obtienen entre seres humanos: biológicas, ambientales y evolutivas, es muy compleja. El biólogo, sin embargo, tiene menos problemas que el antropólogo, ya que la selección natural en el ámbito puramente biológico se hace inapelablemente y por tanto es correcto suponer que la existencia de un organismo indica que sus características tienen un valor de supervivencia relacionadas con una particular biósfera. Sin embargo, el problema es más complejo (de lo que Baker está completamente consciente) respecto a los seres humanos. Un caso interesante es el de los indios Tarahumar de Chihuahua, México. Esta población presenta unas características de la circulación sanguínea, respiración y composición de la sangre, típicas de una población de grandes alturas (pueblos que viven y se reproducen a alturas mayores de 10.000 pies). Pero, poblaciones cercanas, que han vivido lógicamente en un ambiente regional similar durante un período comparable de tiempo, presentan características más parecidas a poblaciones que viven a nivel del mar, que a grandes alturas, tanto en la composición de la sangre como otras funciones fisiológicas.

Por tanto, la altitud a la cual se encuentra esta tribu (6.000–9.000 pies) (Pennington 1963: Mapa 4) no corresponde a una exposición permanente a severos stress hypoxic, lo que indicaría que la hypoxia no debería ser una variable crítica de selección, en contraste a la situación en los altos Andes. Las presiones selectivas, por tanto, no presentan una clara evidencia entre las poblaciones humanas y para llegar a una aceptable explicación del comportamiento biológico de una población en particular, se requiere la consi-

deración de las variables: ambientales, biológicas y culturales y sus interrelaciones.

Es un hecho conocido que para los hombres de esta tribu es importante dentro de sus costumbres, el hecho de participar en pruebas que requieran fortaleza física (también parece que antiguamente existía esta costumbre) (Pennington 1963; Hrdlicka 1908; Bennet y Zing 1935). Por otra parte, los hombres que hacían alguna hazaña relevante ganaban considerable prestigio (Pennington 1963:68). Podemos suponer que la principal causa inmediata para realizar una hazaña relevante es tener una capacidad física notable, ej: tener un superior sistema circulatorio y respiratorio, así como otros rasgos fisiológicos. Todo esto no habría tenido consecuencias posteriores para la evolución de los Tarahumar si los hombres con capacidad superior no hubiesen tenido una superior ventaja, en cuanto a la reproducción se refiere, respecto a los otros miembros de la tribu. Sin embargo, Birdsell (1958) ha sugerido que entre las poblaciones primitivas, se encuentra frecuentemente que los hombres más relevantes de la tribu son responsables en un desproporcionado alto porcentaje del total de la población nacida. En algunos casos se puede encontrar hasta un 40-50% del total de nacimientos. Si esto se comprueba que es (o ha sido) verdad para la Tarahumar, entonces la cadena compleja de hechos, hazañas brillantes, asignación de prestigio y reproducción minoritaria, podría servir para explicar el aspecto de esta población, característico de poblaciones de grandes alturas.

Aunque hay una clara evidencia científica que la altitud ha jugado un papel importante al determinar la posterior evolución de las poblaciones de grandes alturas andinas, sería erróneo sugerir que toda la serie de rasgos físicos observados en los Andes son función directa de los efectos hipóxicos de la altura, o, que la altura por si misma pudiera haber producido los resultados que ahora observamos. Por ejemplo, en una serie de artículos, en 1940, Carlos Monge estableció que una presión menor de oxígeno a alturas mayores de 10.000 pies (3.000 m.) produce efecto nocivos sobre la fertilidad del hombre y animales (Monge 1942a; 1942b; 1943; 1945; 1948). Las observaciones originales de Monge (1945) se dedicaban a la disminución de la fertilidad de ratas, gatos, conejos y ovejas; fueron hechas aproximadamente a 13.000 pies (3.900 m.). Algunos estudios recientes de animales tienden a confirmar esta teoría de Monge (Moore y Price 1948; Atland 1949; Cook y Krum 1955; Weihe 1962; Van Liere y Stickney 1963), concretamente sobre la alteración del ciclo menstrual en la mujer (Valsik 1965). Monge había también sugerido que la altura afectaba a la libido, así como la frecuencia de la copulación (cg., McClung 1969). Los efectos fisiológicos generales de una activa exposición a la hipoxia han sido estudiados por MacFarland (1939) y más recientemente por Hurtado (1962), Richardson y Guttmacher (1967) y Monge y Monge (1966), todos los cuales están de acuerdo por lo menos en una idea: se desconoce el mecanismo que relaciona el sistema nervioso central con la hipoxia, y el proceso reproductivo. No obstante, las estadísticas sobre el hombre y los animales parecen confirmar la teoría de Monge sobre la reducción de la fertilidad entre poblaciones de animales, no-indígenas (incluyendo al hombre) que han emigrado a las grandes alturas. Sin embargo, los recientes estudios de Stycos sobre los datos del censo peruano (Stycos 1968) nos devuelve el problema planteado cuando se intentó aislar los efectos puramente

biológicos de las grandes alturas, distinguiéndolas de los factores sociales y culturales. Por ejemplo, Stycos encontró que cuando un matrimonio al estilo español reemplazaba las normas quechuas respecto al sexo, la edad del inicio de las relaciones sexuales disminuía y aumentaba la estabilidad de las mismas. Esto produjo un aumento de la fecundidad especialmente en las áreas rurales con influencia española (lo que es contrario a lo que se debería esperar de acuerdo con las teorías de Monge). Por otra parte, la fecundidad tanto de indios como españoles disminuyó en los centros urbanos. Aunque los datos de Stycos pueden ser discutibles (fueron obtenidos de un censo peruano de 1940, lo que puede ser no muy exacto), está sin embargo bastante claro que la altura no es el único factor que afecta a la fertilidad en esta población (ver también Hoff 1968; Nag 1968; Price 1965; Stycos 1963; James 1966, todos los cuales proporcionan datos que confirman que los factores sociales pueden ser más importantes, que los factores puramente biológicos al explicar las cifras de fecundidad en poblaciones a grandes alturas, tanto entre las poblaciones indígenas como las europeas).

Verdaderamente el problema llega a ser más complejo cuando lo enfocamos desde otro punto de vista que el de la influencia de las grandes alturas. Por ejemplo, la nutrición materna es crítica para la fertilidad (ver Mitchell y Edman 1951: Capítulo IV). La nutrición está determinada por varios factores, uno de los cuales es el tipo de plantas comestibles y animales encontrados en el sistema ecológico, lo que a su vez está en función de una altura dada. Hoy en día es igualmente importante el factor económico, es decir el acceso a las diferentes oportunidades de ingreso económico. Muchos de los indios nativos de las grandes alturas conservan una dieta compuesta principalmente de cebada y patatas (Stewart 1965), por la sencilla razón de que es todo lo que pueden conseguir por alimento. Hay alguna evidencia (Hafez 1967) que este tipo de dieta conduce a aberraciones del ciclo menstrual y una menor fertilidad resultante (Pincon-Reategui 1968).

Por último, uno de los cambios más comunes que puede ser observados acompañando al proceso de aclimatación a las grandes alturas, es el incremento de la capacidad de transporte de oxígeno en la sangre. Algunos de los hechos más importantes de este cambio son: un incremento del número de las células rojas de la sangre (Baker 1971:475) así como un incremento del contenido de hemoglobina en la sangre (Baker 1969:1149). Sin embargo, en 1921 Kestner presentó algunas observaciones hechas con perros, asegurando que la luz del sol y no la presión baja de oxígeno era la causa del aumento de hemoglobina en la sangre (Kestner 1921). Desafortunadamente el problema permaneció irresoluble por un largo período de tiempo (ver Andes y Beard 1933; Mayerson y Laurens 1928), hasta que Baker en sus sugerencias para una posterior investigación (1971: 494-550) incluye una referencia del problema con una enumeración de las clases de datos necesarios para ayudar a resolverlo.

Resumidamente, mientras que la disminución de la presión de oxígeno es un importante factor ambiental de las grandes alturas, es solamente una de las variables, ya que altitud no debe ser considerada sinónimo de hipoxia. Por otro lado aunque se puede lógicamente pensar que muchas de las características fisiológicas y morfológicas de las poblaciones de grandes alturas (ejemplo, grandes proporciones de tórax, etc., citadas anteriormente) están asocia-

das, y en cierto modo deben ser consideradas respuesta a las diversas clases de efectos de las grandes alturas, está poco claro si esas diferencias son originalmente hereditarias acomodativas o, evolutivas (Baker 1971); y si, como ya hemos indicado, esas características actualmente ayudan a sobrevivir o por el contrario, son consecuencias perjudiciales de factores severos.

De hecho y acorde con el último punto hay una teoría que se está imponiendo, probada principalmente por Baker y sus colaboradores, indicando que la fisiología respiratoria, en contraste por ejemplo con la fisiología reproductiva, no produce una ventaja adaptativa a las grandes alturas para los pobladores de estas regiones, al compararlas con las poblaciones al nivel del mar. Cuando los habitantes de los Andes emigran a zonas bajas, el nivel de eritrocitos y el volumen del corazón disminuyen a valores normales, o sea, valores a nivel del mar (Baker et. al. 1968; Hurtado 1955; 1962; Monge y Monge 1966), mientras que en muchas ocasiones el amplio perímetro torácico característico de poblaciones de grandes alturas, disminuye con una estancia prolongada a nivel del mar (Monge 1948). De hecho, Campos y Iglesias (Campos R. y Iglesias 1956) sugieren que los cambios tanto microscópicos como macroscópicos de los pulmones y caja torácica de los nativos, son sencillamente casos extremos de los cambios vistos en la aclimatación de individuos no nativos. Por ejemplo, los pulmones de los nativos de grandes alturas presentan congestión de los capilares sanguíneos y sinusoidales, con dilatación de los alveolos pulmonares y engrosamiento de las paredes alveolares, modificaciones que se pueden considerar respuestas evolutivas o adaptativas, a los diversos aspectos del ambiente de grandes alturas (principalmente en este caso, hipoxia) más que adaptaciones genéticas. Es por esta razón que Hurtado (1955; 1962), Keys (1936) y otros autores han afirmado que las ventajas respiratorias que se observan en los nativos de las grandes alturas pueden ser explicadas mejor como una respuesta al ambiente y resultado de una exposición continua ya desde su vida intrauterina y combinada con una clase de vida que requiere constante ejercicio. Por eso Baker ha encontrado que individuos no nativos de estas zonas pueden alcanzar unas características de adaptación a estas grandes alturas, que se aproximan a las de los nativos en el caso que residan períodos mayores de 6 meses y con una vida activa (Baker et al. 1968:12-14). Sin embargo, algunos de los datos tabulados de Baker (ibid). indican que hay una diferencia en la variación de la respuesta respiratoria entre nativos y los procedentes de familias no nativas, ya que aunque los nativos presentan la misma variación individual en la respuesta respiratoria que los no nativos, los primeros lo son colectivamente ya que tienen un mayor grado de adaptación potencial.

En contraste con lo anteriormente descrito sobre los hombres que viven en estas alturas, la llama, aún después de generaciones viviendo al nivel del mar, presenta las características de adaptación a la hipoxia (grandes alturas): ejemplo, gran concentración de hemoglobina en las células rojas de la sangre, supervivencia más larga de los eritrocitos, y una gran afinidad de la hemoglobina por el oxígeno (Kreuzer 1966). Descubrimientos similares se han hecho con algunos roedores provenientes de las grandes alturas, en los que se ha encontrado un alto nivel de hematocritos (proporción volumétrica de la concentración de células rojas en la sangre respecto al volumen total de la sangre), ésto incluso persiste después de varias generaciones residentes al ni-

vel del mar (Feigen y Johnson 1962). Aparentemente, y contrariamente a los casos humanos, las llamas y algunos roedores de gran altitud han experimentado modificaciones genéticas respecto a la fisiología del sistema respiratorio, las cuales son claramente adaptaciones a los efectos hipóxicos de las grandes alturas.

Nos ocuparemos a continuación del tema de la fisiología reproductiva. Monge (1948) había sugerido que la raza india estaba dotada ventajosamente para la fertilidad, lo que parecía hacerles genéticamente diferentes. Recientes investigaciones tienden a confirmarlo, creo, esta temprana opinión. En caso que ésto sea cierto y si aceptamos de momento la idea que ha habido pocas modificaciones genéticas con respecto a la fisiología respiratoria, entonces habría que preguntarse por qué las poblaciones humanas han experimentado cambios genéticos en un aspecto y no en otros. El hecho de que algunas poblaciones animales, cuyo medio ambiente no tenga probablemente tanta altitud como el de las tribus indias de los Andes, hayan experimentado tales modificaciones respiratorias sugiere que los efectos hipóxicos de la altitud constituye algo más que un estricto criterio de presión selectiva. Verdaderamente la llama, o mejor su antecesor el guanaco, han vivido en las partes altas de Sudamérica por un período de tiempo considerablemente más largo que el ser humano (Gilmore 1950; Latham 1922; 1936). Aunque los 18.000 años o quizás más que MacNeish ha atribuido recientemente a la ocupación por el hombre de estas grandes alturas (MacNeish 1971) representan seguramente un número de generaciones suficientemente grande en las que ha influido la selección natural. Aparentemente entonces ha habido otros factores que han contribuido a la selección de las poblaciones humanas, al alterar sustancialmente la fisiología respiratoria. Como en el caso de los Tarahumar, nadie, por lo que yo sepa hasta la fecha, ha intentado explicar este fenómeno.

Hay una interesante hecho cuando las llamas son puestas en cautiverio al nivel del mar, ya que sobreviven bastante difícilmente (Lynch 1967:61; Gilmore 1950:432). Maccagno (1932:43) estableció que el clima costero era perjudicial para las llamas. Aunque Gilmore (1950:436) aseveró que "la llama no parece tener una respiración adaptada a la altura", en los estudios más recientes de Kreuzer (1966) se indica que este animal posee numerosas características ideales para maximizar la eficiencia del oxígeno inhalado. Como por ejemplo, las adaptaciones a los efectos hipóxicos de las grandes alturas. También ocurre este fenómeno con la alpaca. Gilmore (1950:432) sugirió que "hay buenas razones para creer que tienen un aparato respiratorio altamente especializado, el mejor adaptado a las grandes alturas", un aserto que ha sido comprobado por el trabajo de Kreuzer. Y todavía más interesante, la alpaca se aclimata a zonas al nivel marino peor aún que la llama (Gilmore 1950:432, 440; Cabrera 1931), lo que era de esperar si existe una relación inversa entre adaptación respiratoria a las grandes alturas y óptima eficiencia del aparato respiratorio y circulatorio, al nivel del mar. Recordar que esta relación fue encontrada por Feigen y Johnson (1962) con poblaciones de roedores adaptados a las grandes alturas. Por eso, el punto al que me quiero referir es el siguiente: es posible que las adaptaciones respiratorias (incluyendo alteraciones químicas de la sangre), a los efectos hipóxicos de la sangre tienden a restringir las especies a la altitud; o dicho en otra forma, entre las

especies que tienen movilidad en diferentes altitudes, ¿sería la adaptación incompleta del sistema respiratorio, la mayor forma de adaptarse?

En el caso del guanaco, por ejemplo, probable antecesor de la llama y posiblemente también de la alpaca (Gilmore 1950), su natural "habitat" es más variado y ligeramente de menor altitud, que la alpaca o la llama; no tiene un aparato respiratorio especializado para la altura, pero en cambio, puede vivir perfectamente a nivel del mar. El medio en que se desenvuelve este animal se extiende a diversas alturas y la cuestión es, si la especialización del aparato respiratorio había permitido o no, la eficiente adaptación de este animal a un rango tan grande de alturas. Es el mismo caso del hombre, el cual, acorde con MacNeish, ha habitado las grandes alturas de Sudamérica por un considerable período de tiempo. Indudablemente el hombre era un ser móvil a través de diferentes altitudes en ese período de tiempo, y según Lynch (1967: 34-45; 1971) se mantuvo probablemente en una situación condicionada económicamente a la transhumancia entre la Sierra y la costa hasta 2.000-3.000 años A.C., a partir de dicha fecha y por razones económicas la especialización se produjo al ocupar el hombre permanentemente las tierras altas (Jensen y Kautz 1973). En resumen, ¿es posible que la movilidad sea incompatible con el grado de especialización respiratoria que caracteriza a otros mamíferos de zonas altas?

Habiéndose establecido que la irreversible adaptación del sistema respiratorio a las grandes alturas (si es de origen genético) impide una eficiente función respiratoria a nivel del mar, debemos intentar descubrir los mecanismos fisiológicos que influyen en este fenómeno.

Como se citó anteriormente, la aclimatación del hombre a las grandes alturas incluye una serie de complejas modificaciones de los sistemas circulatorio y respiratorio ya que cuando el hombre se cambia al nivel del mar, estos sistemas vuelven a sus condiciones normales (Houston y Riley 1947; Dorrance 1943; Atland 1949). Un aspecto del proceso de aclimatación (ver Van Liere y Stickney 1963: Capítulo X) y al que no nos referimos anteriormente es que la respuesta individual, es bastante variable (MacFarland 1937) e incluso para algunos nunca se realiza adecuadamente ("soroche", "enfermedad crónica de montaña", o "enfermedad de Monge" son todos sinónimos). En resumen hay una gran variación individual para la adaptación, alcanzándose el óptimo con los individuos más jóvenes y fuertes. Como antes citamos, una de las modificaciones más generalizada y que antes se presenta, es el incremento, en la concentración y el número, de células rojas en la sangre por unidad de volumen de la misma. Esta condición polycythemic va acompañada por una tendencia a la hiperventilación, lo que provoca la alcalinidad de la sangre (Koehler et al. 1925).

Durante la etapa de reaclimatación, esas características fisicoquímicas aberrantes de la sangre van gradualmente cambiando a las condiciones normales. Ruff y Strughold (1942) han registrado que los cambios en la sangre humana, al trasladar un individuo desde las grandes alturas al nivel del mar, y en lo que se refiere al contenido en hemoglobina alcanzan valores normales en 1 mes y el número normal de células rojas se alcanza algo más tarde. Van Liere y Stickney (1963:195) sugieren que "la existencia de cualquier cambio irreversible es bastante discutible". Sin embargo, a veces se ha encontrado que la hiperventilación que es normal para poblaciones que viven a

grandes alturas, es reemplazada por una persistente tendencia a la hipoventilación de lo que resulta que el polycythemia secundari normalmente asociado con la respuesta a la altitud llega a ser incontrolable y conduce a serias complicaciones hematológicas y neurálgicas (Monge y Monge 1966). Este síndrome, en muchos aspectos opuesto a la enfermedad de Monge, es potencialmente mortal, y pareciéndose en la sintomatología a la enfermedad, *Polycythemia vera*. Monge en 1948, se percató que los individuos aclimatados estaban en desventaja al nivel del mar, por lo menos hasta que la reaclimatación ocurría y apoyó su opinión al citar las derrotas de los pueblos que vivían en grandes alturas de Sudamérica cuando tenían que luchar en los llanos y, hoy en día, los atletas que viven en grandes altitudes no pueden igualar sus propios récords, cuando compiten en zonas bajas. La idea de lo dicho anteriormente es la siguiente: la adaptación genética del aparato respiratorio a los efectos hipóxicos de las grandes alturas (como la alpaca, algunos roedores y posiblemente la llama) impide una satisfactoria reaclimatación. Estas adaptaciones genéticas tienden, por lo tanto, a no aparecer, o solamente existir, como adaptaciones menores, dentro de especies (como el hombre y el guanaco) que necesitan cambiar de habitat en diferentes niveles de altura, del mar a las montañas, para sobrevivir.

Las observaciones sobre seres humanos y ciertos animales domésticos adaptados a bajas alturas, respecto a sus dificultades para la reproducción, cuando se cambiaban a grandes alturas, ha sido bastante estudiada por varios autores, Garcilaso de la Vega 1960 (1616).

Como ya anteriormente se había mencionado Monge (1948) encontró que las poblaciones de grandes alturas estaban mejor dotadas para la reproducción que sus primos de los llanos y que era en el tipo de fisiología reproductiva en lo que los montañeses eran diferentes genéticamente a los pueblos del llano. Desde la publicación de Monge (1948) han surgido muchos artículos científicos relacionados con la fisiología reproductiva de los pueblos de las alturas; sin embargo, como ya hicimos referencia, intentar distinguir los criterios, cultural o social, del biológico, al determinar los porcentajes de la fertilidad para esos pueblos, es extremadamente difícil (De Jong, 1968, citado por Baker, 1971: 480).

Baker establece que las poblaciones de alturas tienen una moderadamente alta fecundidad, aunque él y sus colaboradores citan hechos que sugieren que los poblaciones de las alturas tienen una fecundidad algo menor que los pueblos del nivel del mar, estos hechos son: la edad de menopausia es más tardía que en las poblaciones europeas modernas; la edad del primer parto suele oscilar de los 18 a los 20 años, considerablemente más tarde que entre las poblaciones contemporáneas. Esto es particularmente relevante de que la edad del inicio de las relaciones sexuales es más temprana cuanto más falta de intención del uso de medidas anticonceptivas hay (Baker 1971:480).

Mirando este problema bajo el punto de vista biológico la inhibición de la fecundidad puede ocurrir en cualquier estado del ciclo reproductivo: producción de las células germinativas, copulación, fertilización, maduración, gestación y nacimiento. Hay alguna evidencia, obtenida tanto en el hombre como en animales, que la hipoxia anóxica puede tener consecuencias perjudiciales durante cada uno de los estados antes indicados del ciclo reproductivo. La bibliografía ha sido revisada y los datos, analizados por McClung

(1969). Por ejemplo, algunos estudios indican que el embrión es muy sensible a toda clase de traumas ambientales en el período comprendido entre fertilización y maduración. La resistencia del óvulo a la penetración del espermatozoide, así como el tiempo de paso del huevo a través del oviducto, las secreciones uterinas y el desarrollo endometrial son todos factores sensibles a la hipoxia de las grandes alturas (Wolstenholme 1965). Los factores químicos y fisiológicos que actúan en la regulación de mecanismos tan complejos permanecen todavía totalmente desconocidos (Villem 169: VIII; Baker, 1971: 480-81). En adición a los procesos que ocurren en las primeras etapas del embarazo, la medida de la eficiencia reproductora de una población depende de la proporción de la población que alcanza la edad reproductiva. Debido a la importancia de este hecho, ha ocurrido que la mayor parte de los estudios antiguos sobre los efectos de la altura en la gestación se ha concretado en los estados tardíos del embarazo: frecuencia de abortos, peso del recién nacido y viabilidad del mismo. McClung establece (1969:14) que las últimas etapas son las más importantes; con respecto a la posible presión selectiva ejercida por la hipoxia en las poblaciones de grandes altitudes: "el incremento del número de muertes en el último estado del feto y en recién nacidos, son obstáculos más efectivos al incremento de la población, que el aumento del número de abortos o una moderada disminución de la fertilidad...".

Baker (varios) ha citado algún trabajo como evidencia contra el efecto de la altitud sobre la fertilidad (Moore y Price 1948). Sin embargo, los estudios más recientes tienden a confirmar la teoría temprana de Monge (1948) al referirse al efecto de la hipoxia tanto en el feto como en el recién nacido (Weihe 1962; Chiodo 1962; Johnson y Rooffe 1965; Barrón et al. 1965; Villem 1960). No obstante, ha habido bastantes discrepancias sobre los resultados de varios experimentos diseñados para medir las diferencias de las capacidades reproductivas entre poblaciones animales (incluyendo al hombre) de bajas y grandes alturas. Sin embargo, McClung cree que tales discrepancias reflejan las dificultades técnicas surgidas al medir los procesos bioquímicos de la madre y el feto, y que los datos tomados indican de una manera clara determinadas variaciones genéticas en la capacidad reproductiva, lo que puede en parte reflejar adaptaciones a diferentes condiciones ambientales.

Como se ha indicado por Baker (Baker et. al. 1968), muchos investigadores creen que la información más útil sobre los nacimientos de seres humanos, está relacionada con el peso del niño, y frecuentemente éste es el único dato registrado. Baker apunta que por muchos años se ha aceptado que existe una clara correlación entre un bajo peso del niño al nacer y una alta mortalidad en los primeros años de vida del mismo (Baker 1969, y cf. Schneider 1968). Pero, la causa (o causas) de un bajo peso del recién nacido, se conoce en un pequeño porcentaje de casos; por eso son importante los trabajos de Penrose (1961), Robson (1955), Baird (1962), McClung (1969) y otros que han intentado establecer las causas determinantes del peso en los niños recién nacidos. La opinión general es que hay una influencia genética importante respecto al peso del niño al nacer a través de la madre, mientras que factores adicionales maternos (los cuales son hasta ahora desconocidos) influyen sobre la variación de dicho peso en un 50%. En resumen, Penrose (1961) dice, las determinantes del peso de los recién nacidos están repartidas como sigue: (1) 30% de la varianza viene determinada por el ambiente intrauterino

y fetal; (2) 20% por el genotipo materno; (3) 18% por el ambiente materno; (4) 16% por la salud y nutrición materna, sexo del feto y edad de la madre.

Las conclusiones de Penrose, indicando las diferencias étnicas respecto al peso del niño, basadas en distinciones raciales anatómicas y fisiológicas, han sido confirmadas por los trabajos de McClung y Baker; estos 2 autores han mostrado la permanencia de la línea racial en grupos procedentes del mismo linaje pero que están viviendo en diferentes ambientes, y la permanencia de las diferencias raciales en varios grupos raciales viviendo en el mismo ambiente. De una manera indirecta se ha confirmado esta teoría por otros estudios de poblaciones en el mundo que indican que el óptimo peso del niño al nacer (esto es, el peso del niño que corresponde al mínimo porcentaje de mortalidad) es menor en África, India y Sudeste de Europa, comparado con las cifras en el norte de Europa, sin que varíen estas conclusiones los diferentes ambientes, ni las diversas localidades. Otros estudios, proyectados expresamente para evitar la influencia del ambiente en las variables genéticas de los nacimientos con éxito, han confirmado la evidencia de los estudios raciales, que en el sentido de que la genética y otros factores influyen sobre el peso del recién nacido en la mayor parte de su variación geográfica, más que la influencia climática (Fraccaro 1956).

Por eso aunque la diferente fisiología respiratoria (citado anteriormente) parece ser, en su mayor parte, evolución o aclimatación en origen, la fisiología reproductiva puede contener un componente genético de considerable importancia, este componente puede estar directamente relacionado con el efecto hipóxico de la altitud. Como mencionamos anteriormente, los procesos bioquímicos que actualmente regulan las complejas interacciones entre feto, madre y ambiente intrauterino están hasta la fecha sin conocer. Desgraciadamente lo único que podemos establecer es que el bajo peso del recién nacido, característico de los nacimientos en los pueblos de grandes alturas, está asociado con un alto porcentaje de mortalidad, y que uno de los factores críticos en este tipo de recién nacidos de bajo peso, es la interrelación química que ocurre entre la madre y el feto a través de la placenta. McClung descubrió que el diámetro de la placenta de madres, de pueblos viviendo a grandes alturas, era bastante mayor que el de las madres que viven a nivel del mar. Lo que se desconoce es si el relativo incremento en el peso y tamaño de la placenta proviene de una célula protuberante, de una célula hiperplásica o un incremento de la capilaridad; en resumen, si lo que tenemos al estudiar el ensanchamiento del perímetro torácico de los individuos de las grandes alturas es una consecuencia patológica de la hipoxia crónica o una respuesta adaptativa a la hipoxia. Mientras muchos autores creen que el ensanchamiento volumétrico pulmonar de los nativos de las alturas es una consecuencia nociva de una hipoxia anóxica, el previo examen histológico de McClung (1969: Tablas 13,14) sobre placentas de mujeres que viven a grandes alturas, indica que la variación encontrada en este órgano vital, es esencialmente adaptativa (ver también Chabes et al. 1967, 1968, quien observó un incremento en el número de capilares por unidad de superficie así como un incremento de los capilares).

Después del nacimiento, los datos obtenidos indican bastante claramente que el recién nacido a grandes alturas está sometido a un mayor riesgo de mortalidad que los nacidos al nivel del mar. Estudios de Tschopik (1947) y

Monge (1948) indican que por lo menos el 34% de los niños quechuas recién nacidos resultaron muertos antes de los 13 años, lo que provoca dificultades para conservar el número de la población (Birdsell 1968). Estos datos fueron obtenidos en un hospital de Cuzco, lo que nos sugiere que la condición de los indígenas de las grandes alturas puede ser aún más precaria. Claramente pues, las grandes alturas ejercen una fuerte presión selectiva sobre las fases, fetal y recién nacido. Estudios más profundos sobre las diferencias entre las tierras altas y el nivel del mar respecto a sus costumbres y creencias, sobre prácticas del nacimiento, tamaño de la familia y composición de la misma, etc., son necesarios para complementar la creciente investigación de los aspectos biológicos de las poblaciones de grandes alturas.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLISON, A. C. 1964. "Polymorphism and Natural Selection in Human Populations". *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 29: 137-149.
- ATLAND, P. D. 1949. "Breeding Performance of Rats Exposed Repeatedly to 18,000 Feet". *Physiological Zoology* 22:232-246.
- BAIRD, DUGALD. 1964. "The Epidemiology of Prematurity". *Journal of Pediatrics* 65:909-924.
- BAKER, PAUL T. 1969. "Human Adaptation to High Altitude". *Science* 163:1149-56.
- 1971. "Adaptation Problems in Andean Human Populations". In, *The Ongoing Evolution of Latin American Populations*, F. Salzano, ed. Springfield, III.: Charles C. Thomas.
- BAKER, PAUL T. y otros 1965. "A Preliminary Study of the Cultural and Biological Characteristics of a Peruvian Highland Population: Annual Report". Department of Anthropology, The Pennsylvania State University. M.S.
- 1967. "Temperature Regulation at High Altitudes: Quechua Indians and U.S. Whites During Total Body Cold Exposure". *Hum Biology* 39:155-169.
- 1968. *High Altitude Adaptation in a Peruvian Community. Occasional Papers in Anthropology n° 1*. Department of Anthropology, The Pennsylvania State University.
- BARBASHOVA, A. I. 1964. "Cellular Level of Adaptation". In *Handbook of Physiology*, D. B. Dill, E. F. Adolf y C. B. Wilber, eds Washington, D. C.: American Physiological Society.
- BARRON, D. H. y otros 1965. "Adaptations of Pregnant Ewes and their Fetuses to High Altitude". In *The Physiological Effects of High Altitude*, W. H. Weihe, ed New York: Pergamon Press.
- BENNETT, W. C. y R. M. ZINK. 1935. *The Tarahumar an Indian Tribe of Northern México*. Chicago: University of Chicago Press.
- BIRDELL, JOSEPH B. 1968. "Some Predictions for the Plesitocene Based on Equilibrium Systems Among Recent Hunter-Gatherers". In *Man the Hunter*, R. Lee and I. DeVore, eds. Chicago: Aldine Publishing Co.
- BUETTNER-JANUSCH, J. 1959. "Natural Selection in Man: The ABO (H) Blood Group System". *American Anthropologist* 61:437-56.
- 1966. *Origins of Man*. New York: John Wiley and Sons, Inc.
- CABRERA, ANGEL. 1931. "Sobre los Camelidos Fósiles y Actuales de la América Austral". *Rev. Mus. La Plata*. 33:89-117. Buenos Aires.
- CAMPOS R., JORGE y B. IGLESIAS. 1956. "Mechanisms of Natural Acclimatization: Preliminary Report on Anatomic Studies at High Altitudes". *USAF School of Aviation Medicine*. M. S.
- CHABES, ALVARO y otros. 1968. "Comparative Morphology of the Human Placenta at High Altitude and at Sea Level: The Shape of the Placenta". *Obstet. Gynec.* 31:178-185.
- CHODO, H. 1964. "Action of High Altitude Chronic Hypoxia on Newborn Animals". In

- The Physiological Effects of High Altitude*, W. H. Weihe, ed. New York: Pergamon Press.
- COOK, S. F. y A. A. KRUM. 1955. "Determination of Mouse Strains Exposed for Long Periods to Low Atmospheric Pressure". *Journal of Experimental Zoology* 128:561-572.
- DE JONG, GORDON F. 1968. "Demography and Research with High Altitude Populations". In *High Altitude Adaptation in a Peruvian Community*, P. T. Baker, ed. Department of Anthropology, The Pennsylvania State University, Occasional Papers in Anthropology nº 1.
- DE LA VEGA, GARCILASO. 1960. *Royal Commentaries of the Incas*. Hakylut Society, Monograph nº 41. New York.
- FEEGAN, G. A. y P. K. JOHNSON. 1962. "Blood Volumes and Heart Weights in Two Strains of Rats During Adaptation to a Natural Altitude of 12,470 Feet". In *The Physiological Effects of High Altitude*, W. H. Weihe, ed. New York: Pergamon Press.
- FOLK, G. E. 1966. *Introduction to Environmental Physiology: Environmental Extremes and Mammalian Survival*. Philadelphia: Lea and Febiger.
- GILMORE, RAYMOND, M. 1950. "Fauna and Ethnology of South America". In *Handbook of South American Indians*, Julián Steward, ed. Smithsonian Institution, Bureau of American Ethnology, Bulletin 143, Vol. 6.
- HAFEZ, E. S. 1967. "Reproductive Failure in Domestic Mammals". In *Comparative Aspects of Reproductive Failure*, K. Benirschke, ed. New York: Pringer-Verlag.
- HOFF, C. 1968. "Reproduction and Viability in a Highland Peruvian Indian Population". In *High Altitude Adaptation in a Peruvian Community*, P. T. Baker, ed. Department of Anthropology, The Pennsylvania State University, Occasional Papers in Anthropology nº 1.
- HOUSTON, C. S. y R. L. RILEY. 1947. "Acclimatization in Man". *American Journal of Physiology* 149:565-571.
- HURTADO, ALBERTO. 1955. "Hombre y Ambiente: El Hombre en las Grandes Alturas Habitadas". *Ann. Fac. Med. (Lima)* 33:9-16.
- 1962. *The Physiological Effects of High Altitude*. New York: Pergamon Press.
- HRDLICKA, ALES. 1908. "Physiological and Medical Observations Among Indians of the Southwestern United States and México". Smithsonian Institution, Bureau of American Ethnology, Bulletin 34.
- IVY, A. C. 1948. "High Altitude Problems in Aviation". *Federation Proceedings* 5:319-327.
- JAMES, W. H. 1966. "The Effect of Altitude on Fertility in Andean Countries". *Population Studies* 20:97-101.
- JENSEN, PETER M. y ROBERT KAUTZ. 1973. "Pre-ceramic Transhumance and Andean Food-Production". *Economic Botany* (in press).
- JOHNSON, DUANE y P. G. ROOFE. 1965. "Blood Constituents of Normal Newborn Rats and Those Exposed to Low Oxygen Tension During Gestation: Weight of Newborn and Litter Size also Considered". *Anat. Rec.* 153:303-309.
- KESTNER, O. 1921. "Climatological Studies". I. The Active Factor of the Climate at High Altitudes". *Ztschr. f. Biol.* 73:1-6.
- KEYS, O. 1936. "The Physiology of Life at High Altitude: Paper of the International High Altitude Expedition to Chile". *The Scientific Monthly* 63:289-312.
- KREUZER, F. 1966. "Transport of Oxygen and Carbon Dioxide at Altitude". In *Exercise at Altitude*, R. Margaria, ed. Amsterdam: Excerpta Médica Foundation.
- LATCHAM, R. 1922. "Los Animales Domésticos de la América Precolombina". *Publicaciones del Museo de Etnología y Antropología*. Vol. 3, Santiago, Chile.
- 1936. "Atacameno Archaeology". *American Antiquity* 34:341-325.
- LIVINGSTONE, FRANK B. 1958. "Anthropological Implications of Sickle Cell Gene Distribution in West Africa". *American Anthropologist* 60:533-62.
- 1984. "Aspects of the Population Dynamics of the Abnormal Hemoglobin and glucose-6-phosphate dehydrogenase". *American Journal of Human Genetics* 16: 435-50.
- LUMHOLTZ, CARL. 1912. *Unknown México* 2 Volumes. New York: Knopf.
- LYNCH, THOMAS F. 1967. "The Nature of the Central Andean Pre-ceramic". *Occasional Papers of the Idaho State University Museum*, nº 21. Pocatello.
- MACCAGNO, LUIS. 1932. "Los Auchenidos Peruanos". *Publicación del Ministerio de Fomento, Dirección de Agricultura y Ganadería, Sección de Defensa y Propaganda*. Lima.

- MACFARLAND, R. A. 1939. "The Psycho-Physiological Effects of Reduced Oxygen Pressure". *Review of Nervous and Mental Disorders* 19: 112-43.
- MACNEISH, RICHARD S. 1971. "Early Man in the Andes". *Scientific American* 224: 36-55.
- MCCLEUNG, JEAN. 1969. *Effects of High Altitude on Human Birth*. Cambridge: Harvard University Press.
- MILLER, J. A. y F. MILLER. 1966. "Interactions Between Hypo-thermia and Hipoxia-hypercapnia in Neonates". *Federation Proceedings* 25: 1338-1341.
- MITCHELL, H. H. y M. EDMAN. 1951. *Nutrition and Climatic Stress With Particular Reference to Man*. Springfield, Ill.: Charles C. Thomas.
- MOORE, C. and D. PRICE. 1948. "A Study at High Altitude of Reproduction, Growth, Sexual Maturity and Organ Weights". *Journal of Experimental Zoology*. 108:171-216.
- MONGE, CARLOS. 1942. "Life in the Andes and Chronic Mountain Sickness". *Science* 95: 79-83.
- 1943. "Chronic Mountain Sickness". *Physiological Reviews* 23: 166-184.
- 1945. "Aclimatación en los Andes: Extractos de Investigaciones Sobre La Biología de Altitud". *Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, Lima.
- 1948. *Aclimatization in the Andes: Historical Confirmation of "Climatic aggression" in the Development of Andean Man*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- MONGE, CARLOS y C. C. MONGE. 1966. *High Altitude Diseases: Mechanisms and Management*. Springfield, Ill.: Charles C. Thomas.
- MOTULSKY, A. G. 1960. "Metabolic Polymorphisms and the Role of Infectious Diseases in Human Evolution". In *The Processes of Ongoing Human Evolution*, G. W. Lasker ed. Wayne State University Press.
- NAG, M. 1962. "Factors Affecting Human Fertility in Non-industrial Societies". *Yale University Publications in Anthropology* nº 66.
- PENNINGTON, CAMPBELL W. 1963. *The Tarahumar of México*. Salt Lake City: University of Utah Press.
- PENTOSE, L. S. 1961. "Data on the Genetics of Birth Weight". *Annals of Eugenics* 16: 378-381.
- PERLIN, E. B. y M. C. SHEPS. 1966. "A Mathematical Model for Human Fertility Patterns". *Archives of Environmental Health* 10: 694-688.
- PINCON-REATEGUI, EMILIO. 1968. "Food-requirements of High Altitude Peruvian Natives". In *High Altitude Adaptation in a Peruvian Community*, Paul T. Baker, ed. Department of Anthropology, The Pennsylvania State University, Occasional Paper nº 1.
- PRICE, RICHARD. 1965. "Trial Marriages in the Andes". *Ethnology* 4:310-322.
- RICHARDSON, S. A. y A. F. GUTTMACHER (Eds). 1967. *Childbearing Its Social and Psychological Aspects*. New York: Williams and Wilkins, Inc.
- ROBERTS, J. C. y otros. 1966. "Seasonal Metabolic Responses of Deer Mice (*Peromyscus*) to Temperature and Altitude". *Federation Proceedings* 25:1275-86.
- RUFF, S. y H. STRUGHOLD. 1942. *Compendium of Aviation Medicine*. Washington, D. C.: National Research Council.
- SCHNEIDER, J. 1968. "Low Birth Weight Infants". *Obstet. Gynec.* 31:283-87.
- STEWART, NORMAN. 1965. "Migration and Settlement in the Peruvian Montaña: The Apurimac Valley". *Geographical Review*. 55:143-157.
- STYCOS, J. M. 1963. "Culture and Differential Fertility in Perú". *Population Studies* 13: 257-270.
- 1968. *Human Fertility in Latin América: Sociological Perspectives*. New York: Cornell University Press.
- TENNEY, S. M. y J. E. REMMERS. 1966. "Alveolar Dimensions in the Lungs of Animals Raised at High Altitudes". *Journal of Applied Physiology* 21:1328-1330.
- TSCHOPIK, HARRY. 1947. "The Ayimara". In *Handbook of South American Indians*, Julian Steward, ed. Smithsonian Institution, Bureau of American Ethnology, Bulletin 143, Vol. 2.
- VALSIK, J. A. 1965. "The Seasonal Rhythm of Menarche: A Review". *Human Biology* 37: 75-90.
- VAN LIERE, J. E. y J. C. STICKNEY. 1963. *Hypoxia*. Chicago: University of Chicago Press.
- VILLEE, C. A. 1960. *The Placenta and Fetal Membranes*. New York: Williams and Wilkins.

- 1969. *Introduction, In Effects of High Altitude on Human Birth*, J. McClung, ed. Cambridge: Harvard University Press.
- WINTER, W. H. 1962. *The Physiological Effects of High Altitude*. New York: Pergamon Press.
- WOLSTENHOLM, G. E. y otros. 1965. *Ciba Foundation Symposium on Preimplantation Stages of Pregnancy*. Boston: Little, Brown and Company.
- WULF, L. Y y otros. 1968. *Physiological Factors Relating to Terrestrial Altitudes: A Bibliography*. Columbus, Ohio: Ohio State University Press.