

ISSN: 1988-2688

<http://www.ucm.es/BUCM/revistasBUC/portal/modulos.php?name=Revistas2&id=RCCV&col=1>

Revista Complutense de Ciencias Veterinarias 2011 5(1):01-26

**ADAPTACIONES HEMATOLÓGICAS DE LOS CAMÉLIDOS SUDAMERICANOS
QUE VIVEN EN ZONAS DE ELEVADAS ALTITUDES
HAEMATOLOGICAL ADAPTATIONS OF SOUTH AMERICAN CAMELIDS
LIVING AT HIGH ALTITUDE**

Quispe Peña, Edgar

Departamento Académico de Zootecnia. Facultad de Ciencias de Ingeniería. Universidad Nacional de Huancavelica. Ciudad Universitaria Paturpampa. Huancavelica. Perú.

Correspondencia autor: edgarquispe62@yahoo.com

RESUMEN

Los Camélidos Sudamericanos (CSA) no siempre vivieron en altitud. Diversos investigadores han demostrado que en la época precolombina existían gran cantidad de camélidos que vivían en la costa. Actualmente, la producción de alpacas, llamas y vicuñas tiene lugar principalmente en áreas geográficas situadas en altura, en la región andina, asociadas a la disminución de la concentración de oxígeno, temperatura y humedad y al aumento de las radiaciones cósmicas. A estas condiciones, los CSA se han adaptado mediante mecanismos biológicos, morfológicos y de comportamiento que les permiten vivir en una atmósfera tan desfavorable. Esta revisión se centra en la hipoxia hipobárica como factor estresante y en las adaptaciones morfológicas y fisiológicas (hematológicas y circulatorias) que los organismos de los CSA han tenido que modificar para afrontar la menor concentración de oxígeno.

Palabras Clave: SAC, adaptabilidad, hypoxia, globulos rojos, hemoglobina, oxigeno.

ABSTRACT

The South American camelids (SAC) did not always live in high altitude areas. Diverse researchers have demonstrated that a great amount of camelids lived in the coast in the pre-Columbian era. At present times, raising of alpaca, llama and vicuña is carried out

mainly at high altitude, associated with the diminution of concentration of oxygen, temperature and humidity, as well as with the increase of cosmic radiations. SAC have adapted to these conditions by biological, morphologic and behaviour mechanisms that allow them to live in such an unfavorable environment. This review focuses mainly on the hypobaric hypoxia as a stress factor and the morphologic and physiological (haematological and circulatory) adaptations which the organism of SAC has had to modify to confront the diminished oxygen concentration.

Key Words: SAC, adaptability, hypoxia, red blood cells, haemoglobin, oxygen.

INTRODUCCIÓN

La familia Camelidae, que engloba a los camélidos del viejo y el nuevo mundo (tribus Camelini y Lamini), se originaron en América del Norte durante el Plioceno, aproximadamente 40 a 50 millones de años atrás. Hace unos 3 millones de años, la tribu Camelini migra al Asia y los Lamini hacia América del Sur. Los representantes más antiguos de la tribu Lamini son los fósiles del género *Pliauchenia* encontrados en los llanos de América del Norte y con una antigüedad de 9 a 11 millones de años (Wheeler, 1991). El género *Pliauchenia* dio origen a los *Hemiauchenia*, los cuales se desplazaron hacia América del Sur al final del Plioceno o comienzos del Pleistoceno, hace unos 3 millones de años. Se estima que los *Hemiauchenia* dieron origen a los géneros *Lama* y *Vicugna* un millón de años más tarde, desapareciendo del continente norteamericano hace unos 10 mil años, quedando sólo las especies *Lama* y *Vicugna*, como únicos sobrevivientes de la tribu Lamini.

La denominación de Camélidos sudamericanos (CS), Familia Camelidae, tribu Lamini, géneros *Lama* y *Vicugna*, engloba a dos especies domésticas la alpaca y la llama, y dos silvestres la vicuña y el guanaco.

La crianza de alpacas (*Vicugna paco*) y llamas (*Lama glama*) se constituye en una de las pocas actividades ganaderas que se pueden llevar a cabo en terrenos geográficos ubicados en las grandes alturas (Quispe *et al.*, 2009) lo que por sí sólo constituye un motivo más que justificado para estudiarlas, independientemente del conocimiento requerido por el progresivo desarrollo de esta ganadería en otras regiones de Perú e incluso de la incursión, en diferentes regiones, de cada vez más ejemplares como animales de compañía (Raggi, 2000).

Por otro lado, en Sudamérica la diversidad de mamíferos silvestres está representada principalmente por roedores y murciélagos, siendo los camélidos silvestres, vicuñas (*Vicugna vicugna*) y guanacos (*Lama guanicoe*), los ungulados más importantes de las extensas estepas subtropicales del continente. A diferencia de los guanacos que utilizan una gran variedad de

ambientes desde el nivel del mar hasta los 4.000 metros de altura, las vicuñas están restringidas a los sistemas puneños y alto andinos entre los 3.000 y 5.000 metros de altura. Los guanacos tienen estructuras sociales más plásticas y variables como consecuencia de sus adaptaciones a diversos hábitats mientras que las vicuñas tienen una organización social relativamente constante. (Vilá, 1999)

La población actual de camélidos en Sudamérica entre alpacas llamas, vicuñas y guanacos se estiman en aproximadamente 7.7 millones. Los datos disponibles de camélidos, que posiblemente son subestimados, contabilizan aproximadamente 4 millones de llamas y 3,5 millones de alpacas. Perú es el país con el mayor número de camélidos, aproximadamente 5 millones de animales, además de ser el país que más alpacas y vicuñas alberga. Bolivia tiene la mayoría de las llamas y Argentina la mayoría de los guanacos (Quispe *et al.*, 2009). Específicamente para Perú CONACS (2004) reporta estimados para el año 2005 de: 1'300,920 llamas, 3'216,573 alpacas, 174,377 vicuñas y 3,810 guanacos, haciendo un total de 4'695,670 animales.

Cuadro N° 1. Población sudamericana de camélidos sudamericanos.

Camélido	Perú	Bolivia	Argentina	Chile
Alpaca	3.041.598	269.285	pocos	28.551
Llama	1.462.730	2.237.170	161.402	50.132
Vicuña	147.000	12.047	131.220	27.921
Guanaco	pocos	pocos	636.477	27.150

Tomado de: Quispe *et al.* (2009)

Los llamados ecosistemas montañosos de Sudamérica, - lugar donde se desarrollan la cría y explotación de los camélidos sudamericanos - tienen como característica común la elevación sobre el nivel del mar. Su principal variable climática es la disminución de la concentración de oxígeno atmosférico pero, además, como la temperatura disminuye en función de la altura, aparece el frío como otras de sus características. Asimismo, las radiaciones cósmicas, ultravioleta y otras aumentan con la altura, y la humedad atmosférica disminuye. Es importante recordar entonces, que cuando se habla de adaptación a la altura debe tenerse presente que los humanos y animales deben desarrollar mecanismos adaptativos a múltiples variables climáticas. Contra el frío y las radiaciones, es posible poner en juego, además de mecanismos biológicos, la adaptación por comportamiento que se adquiere culturalmente en humanos e instintivamente en animales. Así es posible desarrollar el vestido adecuado y protegerse del sol, o acurrucarse lo más posible para evitar la pérdida de

temperatura. En el caso de la variable oxígeno, ésta adaptación es básicamente biológica aunque pueda darse también por comportamiento, adecuando las tareas físicas a las necesidades de conservar energía. Aparte de la altura, juega un papel importante la latitud del ecosistema montañoso. Los Andes habitados pueden ser considerados como montañas tropicales por su cercanía con la línea del Ecuador, lo que produce altas temperaturas diurnas, quedando la noche expuesta al enfriamiento natural producido por la mayor distancia del centro del globo terrestre y a las escasas propiedades térmicas de una atmósfera más diáfana. (Raggi, 2000).

Sólo una visión ecológica integral permite interpretar los mecanismos biológicos y culturales que condicionan la aclimatación de la flora, la fauna y el ser humano a la altura (Monge y Salinas, 1986).

A medida que se asciende, el aire se hace mucho más seco y las radiaciones solares más intensas, por lo que los habitantes de altura deben ser capaces de resistir la desecación y la fuerte insolación. Como si lo anterior no fuese ya una fuerte limitante hay que agregar el hecho de que en las capas más altas de la atmósfera hay una menor cantidad de oxígeno, de forma que un animal no adaptado a estas condiciones se encuentra frente a un desequilibrio fisiológico difícil de enfrentar. En general las especies adaptadas a la vida en las grandes alturas disponen de una gran cantidad de mecanismos homeostáticos que permiten su vida en este ambiente en extremo desfavorable. Las dificultades anteriormente señaladas son la principal causa de que el número de especies alto andinas sea relativamente reducido, pero esta condición, sumada a su asombrosa adaptación las hace particularmente interesantes y muy importantes desde el punto de vista de la biodiversidad (Raggi, 2000).

Lo descrito anteriormente constituye pues el hábitat de los camélidos sudamericanos que en términos generales está constituido principalmente por las formaciones ecológicas de Puna y Altos Andes. Su altitud oscila entre los 4,800 y 500 metros. Su temperatura promedio es de entre 6°C y 8°C. Y su nivel de precipitación es de entre 400mm y 700 mm. En general, los camélidos pueden vivir en zonas más altas de los 5,000 metros. La alpaca prefiere vivir alrededor de las zonas húmedas o bofedales (humedales o wetlands), La vicuña, en cambio, prefiere las praderas altas. Y la llama habita en todos los niveles, aunque prefiere los lugares secos. (Brenes, 2001). Aunque está muy difundida la creencia de que los camélidos son solamente animales de altura, en realidad, diversos estudios mencionados por Bonavia (1996) demuestran que en la época precolombina existían grandes hatos de camélidos aclimatados en la costa.

Las elevadas altitudes donde se desarrollan los camélidos (especialmente llama, vicuña y alpaca) tienen múltiples factores estresantes medioambientales, pero la hipoxia es el más importante componente. A través de muchos años de evolución, los animales se han movilizadado desde un hábitat acuático marino a un hábito de aire atmosférico, conllevando con ello a enfrentar riesgos de baja concentración de O₂ en el medio ambiente; es más, la invasión a zonas de elevadas altitudes se ha realizado en un periodo reciente, el cual no ha sido fácil para los seres vivos debido a que la concentración de O₂ se encuentra en una función inversa a altitud, por lo que ello ha impuesto una gran reto a la vida animal (Monge y León-Velarde, 1991), debiendo por tanto los camélidos sudamericanos enfrentar ello mediante diversos mecanismo adaptativos fisiológicos.

Si bien el frío está íntimamente asociado con la hipoxia en todos los animales, pero con específicas implicaciones para los animales endotérmicos, esta revisión se concentrará principalmente en la hipoxia hipobárica como factor estresante, así como las adaptaciones morfológicas y fisiológicas hematológicas y circulatorias que el organismo de los camélidos ha tenido que modificar para afrontar ello, por tanto no se tratará aspectos de hipobaría, humedad atmosférica, incremento de radiación atmosférica y otros componentes medioambientales atmosféricos de elevadas altitudes que son más importante para los ectodermos que para los mamíferos y las aves (Monge y León-Velarde, 1991). Consecuentemente la intención de esta revisión es considerar aspectos de transporte de O₂ durante la vida de los CS fenotípica y genotípicamente adaptados a elevadas altitudes para un mejor entendimiento de las capacidades y limitaciones que tienen estos animales para vivir en zonas de elevada altitud, para lo cual ha sido necesario examinar algunas investigaciones realizadas sobre fisiología adaptativa no solo en los animales en cuestión, sino también en otras especies animales (incluido el hombre) con finalidades comparativas.

DEFINICIÓN DE TÉRMINOS

Adaptación fisiológica

El término adaptación fisiológica encuentra problemas de demarcación dentro del mismo campo de la fisiología, pues muchas veces se superponen con términos de fisiología comparativa, fisiología evolutiva, genética poblacional y otros campos relacionados a la biología.

Dentro de las adaptaciones también es posible vislumbrar las referidas las de tipo genotípico y las de tipo fenotípico. Mientras que las adaptaciones fenotípicas pueden ocurrir dentro de un periodo de vida del organismo del animal y se suprimen cuando las condiciones estresantes no existen y por lo tanto no son transmisibles a la prole; las adaptaciones genotípicas fijan cambios heredables, pudiendo ser estos cambios de forma y función.

Una convergencia que hay que tener en cuenta es la noción de beneficio que trae consigo las adaptaciones, por ello el concepto debe considerar implícitamente que las modificaciones que se operan en los organismos en presencia de circunstancias o entornos difíciles sirven para favorecer de alguna forma la supervivencia de los seres en cuestión. Los entornos naturales no son constantes, por lo tanto aquellos individuos con mayores capacidades para adaptarse podrían tener ventajas selectivas en la supervivencia y la reproducción.

Para la presente revisión, tendré en cuenta el concepto de Jhonson y Blig (citado por Monge y León-Velarde, 1991), que define a las adaptaciones como funciones que reducen el esfuerzo fisiológico producidos por un componente estresante del medioambiente. En el caso de adaptaciones genotípicas es más conveniente hablar de funciones más que de cambios debido a que los organismos adaptados han incorporado la función alterada como parte de su fisiología normal. Obviamente el concepto de beneficio para el individuo y eventualmente para las especies se encuentra implícito dentro de ésta definición.

Adaptación morfológica

En los mamíferos, las adaptaciones de estructura física representan algunos de los mas obvios, casi todos los medios de locomoción, provienen de adaptaciones estructurales de los apéndices, por ejemplo, las aletas en los mamíferos marinos, las piernas largas de los ungulados de las llanuras, las alas membranosas de los murciélagos, con frecuencia esta adaptación del miembro es tan especializada que hace que el mamífero se vuelva peligrosamente lento o torpe fuera de su medio. Las focas por ejemplo están adaptadas a la vida acuática, pero en tierra no se mueven con mucha rapidez; muchos murciélagos especializados para vivir en el aire apenas se pueden colgar patas arriba cuando aterrizan.

La velocidad depende de las adaptaciones estructurales de las patas y brazos de los mamíferos, los osos relativamente lentos y algunos primates con grandes pies que también son planos deben descansarlos en tierra en cada paso se les llama plantígrados porque apoyan con firmeza la planta en el piso, en cambio los gatos y perros que son mas rápidos, son digitígrados porque se apoyan y caminan sobre dedos, una tercera categoría de mamíferos que

incluye caballos, reses y antílopes, son ungulados y se mueven sobre los extremos de las uñas de sus dedos, que están protegidas por las grandes uñas que llamamos pezuñas.

No todas las adaptaciones estructurales están relacionadas con la locomoción, las diversas formas y tamaños de las quijadas y dientes de los mamíferos son adaptaciones estructurales de la alimentación, por ejemplo los agudos caninos del carnívoro lobo se utilizan para acuchillar y desgarrar carne, los premolares y molares han sido adaptados para cortar, en el ciervo rumiante, predominan los dientes moledores, los caninos e incisivos de la mandíbula superior han sido sustituidos por una placa cornea, que sirve para cortar la vegetación (<http://www.geocities.com/ludguimx/mamifadap.html>).

Los camélidos también tienen presentadas adaptaciones estructurales no solo de tipo macro, sino también micro. Las vicuñas tienen los miembros anteriores mucho más pequeños que los posteriores, los cuales les permiten trepar con mucha rapidez las agrestes montañas donde habitan, y en general los CS han desarrollado una gran capacidad para producir fibras finas que les permiten vivir en condiciones de temperatura bastante bajas. Asimismo existen adaptaciones micro estructurales como el caso de la forma y tamaño de glóbulos rojos que les permiten tener una mejor eficiencia respiratoria – de lo cual trataremos ampliamente en la presente revisión.

Es obvio que dentro de esta terminología no se hace dificultosa la concepción de definición. Es debido a que las adaptaciones morfológicas son de tipo genotípico, vale decir son heredables, y que también son benéficos porque le brinda mayor ventaja que otros organismos para hacer llevar una existencia menos esforzada en contraste con el entorno duro.

También existen adaptaciones conductuales, las cuales involucran modificaciones de comportamiento, sin embargo estas no serán enfocadas en la presente revisión, por lo cual no detallaremos ni en lo mínimo.

Preadaptación

El término de preadaptación se contrapone al desarrollo de estructuras en anticipación de necesidades futuras. Bock (1959) define el término de preadaptación de la siguiente forma: “una estructura es llamada preadaptada para una nueva función si su actual forma le permite cesar su función original mientras le permite asumir la nueva función siempre que se presente la necesidad de esta función.” Esto obviamente permite ser un paso hacia la evolución, pues así la mayoría – y posiblemente todas- las estructuras nuevas se originaron en base al involucramiento de antiguas estructuras las cuales fueron preadaptadas para una función

nueva; sin embargo el cambio de función no necesariamente involucra alteración radicación de forma.

Por lo tanto es importante vislumbrar el efecto que ejerce la selección natural en relación a la preadaptación. De este modo los organismos preadaptados estarían poco o casi nada afectados por la selección natural en nuevos entornos comparados con aquellos organismos cuya capacidad de preadaptación a nuevas condiciones medioambientales no están presentes.

Monge (1989) en relación a la adaptación de camélidos y aves a gradientes hipóxicos andinos considera la preadaptación como una capacidad genotípica para invadir un nuevo nicho ecológico como consecuencia de cambios morfológicos y funcionales previamente adquiridos. En el caso de una invasión rápida a nuevos nichos ecológicos, como el sucedido con los camélidos sudamericanos introducidos a los andes por los españoles, es aceptable concebir que la selección natural ha operado a su máximo nivel en éstos animales, quienes sin embargo ya tenían un mínimo nivel de capacidad preadaptativa para un medioambiente hipóxico.

De este modo en concordancia con su historia evolutiva, un animal puede tener diferentes posibilidades en su adaptación para nuevas condiciones medioambientales: Puede estar genotípicamente adaptado como algunos animales nativos a zonas altas, o puede estar fenotípicamente adaptado como muchos animales domésticos introducidos a zonas altas recién hace pocos años atrás, lo cual le permitirían ocupar zonas con altitudes desde el nivel del mar zonas con altitudes bastante elevadas.

ERITROMORFOCINÉTICA EN CAMELIDOS SUDAMERICANOS

Aspectos morfológicos.

a. Sangre periférica.

Reynafarje *et al.*, (1968) encontró que las alpacas, llamas y vicuñas criadas a elevadas altitudes tienen un alto contenido de glóbulos rojos, las cuales se encuentran por encima de $13'000,000/\text{mm}^3$, mientras que los valores medios de hemoglobina variaron entre 13.5 y 15.1 g/100 ml, y el hematocrito varía entre 35.5 y 38% (Reynafarje, *et al.*, 1975, Bancharo *et al.*, 1971). Resulta incluso interesante observar que el Guanaco que es una especie que vive en zonas de altitud variada tienen el hematocrito y la hemoglobina reducida, resultando que estos valores son bastante similares a las otras especies de camélidos (Zapata *et al.*, 2002), por lo que podrían deducirse que los camélidos ya tenían preadaptaciones eritrocíticas, los cuales les ayudaron a ocupar zonas altas bastante

agrestes como consecuencia de la conquista española (Ver cuadro 2). La elevada cantidad de glóbulos rojos y la baja cantidad de hematocrito podría ser debido al hecho de que los glóbulos rojos son de tamaño pequeño, pues los valores medios del diámetro mayor se ubican entre 6.3 y 6.56 micrómetros, mientras que los valores medios del diámetro menor se encuentran entre 3.25 y 3.32 micrómetros (Reynafarje *et al.*, 1968). Obviamente estos valores difieren tanto del hombre como de otras especies que no están adaptadas a vivir a grandes alturas (Ver cuadro 3).

Cuadro 2: Concentración de eritrocitos, hemoglobina y hematocrito en camélidos y otros mamíferos.

Especie	Altitud	Eritrocitos (cel/mm ³)	Hb (g/100ml.)	Hematocrito
Alpacas*	4,200	14.4 +/- 0.37	13.8 +/- 0.27	35.5 +/- 0.86
Llamas*	4,200	13.7 +/- 0.59	15.1 +/- 0.45	38.1 +/- 0.21
Vicuñas*	4,300	13.1 +/- 0.34	13.5 +/- 0.51	36.0 +/- 0.85
Humanos**	4,540	6.5 + 7- 0.10	20.2 +/- 0.22	60.0 +/- 0.07
Bovinos***	Indeterm.	7.00	11.00	35.00
Oveja***	Indeterm.	12.00	12.00	38.00
Perro***	Indeterm.	6.80	15.00	45.00
Guanaco****	Zona central de Chile		15.5 a 17.4	33.0 a 37

Tomado de: * Reynafarje, 1968; ** Medway *et al.*, 1980; *** Zapata *et al.*, 2002.

Cuadro 3: Tamaño de los eritrocitos en camélidos y otros mamíferos.

Especie	Altitud	Diámetro de eritrocito (μ)		Reticulocitos (%)
		Mayor	Menor	
Alpacas*	4,200	6.56 ± 0.41	3.3 ± 0.18	0.92 ± 0.15
Llamas*	4,200	6.48 ± 0.47	3.32 ± 0.21	1.30 ± 0.07
Vicuñas*	4,300	6.30 ± 0.51	3.26 ± 0.25	1.30 ± 0.23
Bovino**	Indeterm.	5.80		
Oveja**	Indeterm.	4.50		
Perro**	Indeterm.	7.00		
Humano	Indeterm.	6.50		

Tomado de: * Reynafarje, 1968; ** Medway *et al.*, 1980.

Los datos mostrados en los cuadros anteriores podrían explicar en parte el porque los camélidos se encuentran adaptados a elevadas altitudes. El pequeño tamaño de los glóbulos rojos, junto con una alta cantidad de los mismos conduciría a una mayor superficie de contacto con el oxígeno en los pulmones por unidad de masa celular de eritrocitos. También la forma elíptica de los glóbulos rojos podría facilitar el movimiento dentro de las paredes de los capilares.

b. Volumen sanguíneo y celular.

La medición del volumen sanguíneo puede ser hecha desangrando al animal y extrayendo por lavado la sangre remanente. Otro método es el empleo de un colorante, como el azul de Evans T^{1824} o el rojo vital, que es inyectado en el plasma. Se determina la dilución en el plasma y se calcula el volumen plasmático. Otro método es aquel donde se mide la dilución de albúmina marcada con I^{131} . También se centrifuga la sangre venosa para separar los eritrocitos del plasma se determina la porción de sangre completa que es plasma y con este dato se calcula el volumen sanguíneo, hay error por la cantidad variable de plasma atrapado por los eritrocitos y se aplican factores de corrección para diferentes especies. El cálculo es además, afectado por el hecho de que la proporción de las células al plasma sanguíneo no es uniforme en todo el organismo. Un mayor porcentaje de células resulta de la sangre obtenida de una vena grande (hematocrito venoso), que en la sangre de capilares. El volumen de células sanguíneas puede ser cuantificado marcando los eritrocitos con Fe^{55} , Fe^{59} , P^{32} o Cr^{51} . El volumen sanguíneo total se determina mejor por la medición simultánea de los volúmenes plasmático y celular. (Bentinck-Smith, 1980).

La regulación del volumen de la sangre depende: 1) de los factores que controlan el nivel de eritrocitos, y 2) de los que regulan la cantidad de plasma: presión sanguínea, producción de orina, gasto cardiovascular, sed, ingestión de sodio y acción hormonal de la aldosterona y la hormona antidiurética. El aumento primario en la producción de eritrocitos es raro (policitemia vera), pero en animales en gran altitud puede ocurrir una policitemia secundaria.

Desde que Viault (citado por Monge y León-Velarde, 1991) describió en los andes peruanos incrementos de eritrocitos en humanos visitantes, residentes y animales que vivían en la ciudad de Morococha a 4540 m. de altitud, se despertó un gran interés en el rol adaptativo de la policitemia a elevadas altitudes. Los animales domésticos introducidos a zonas de elevada altitud en periodos históricos recientes, muestran grados variables de policitemia. En contraste a ello los mamíferos genotípicamente adaptados a elevadas altitudes como son los camélidos sudamericanos (alpaca, llama y vicuña) y los roedores andinos (chinchilla, vizcacha), muestran un modesto o ningún incremento en el hematocrito; asimismo la concentración de hemoglobina dentro de los eritrocitos es más alto comparado en la escala de mamíferos. Las llamas, alpacas y vicuñas tienen un tasa de retorno de Fe eritrocítico más alta que los humanos que viven a la misma altitud y la vida media de los eritrocitos es cerca de la mitad que la de los humanos. El volumen eritrocítico que fluctúa alrededor de 25-31 ml/kg es también mucho más bajo. Debido a

estas consideraciones la sangre de los camélidos tienen una baja viscosidad pero con una normal concentración de hemoglobina, que dan especial condición para la vida en zonas de elevadas altitudes.

Reynafarje (1968), midió la cantidad de plasma y glóbulos rojos en 12 alpacas, 12 llamas criados en Corpacancha, lugar ubicado a 4,200 m de altitud, utilizando la técnica azul de Evans. También realizó mediciones en vicuñas en la Raya (4300 m de altitud), encontrando valores de masa celular roja de 25, de 24.3 y 31.3 ml/kg de peso corporal en llamas, alpacas y vicuñas. Los valores de plasma resultaron ser dos veces mayor que la masa de células rojas (Cuadro 3).

Cuadro 4: *Volumen sanguíneo y celular en camélidos y humanos.*

Número	Altitud m	Total ml/kg peso corporal	Plasma ml/kg peso corporal	Eritrocitos ml/kg peso corporal
10 alpacas	4200	72.0 ± 5.3	45.3 ± 3.4	24.3 ± 2.2
10 llamas	4200	65.2 ± 4.1	40.2 ± 2.1	25.0 ± 1.4
10 vicuñas	4300	86.6 ± 2.1	56.0 ± 1.4	31.3 ± 0.9
10 humanos	4540	88.1 ± 1.5	33.1 ± 0.9	55.0 ± 1.3

Tomado de: Reynafarje, (1968).

Se hace interesante destacar que en humanos nativos de zonas de elevadas altitudes la masa celular roja es dos veces más grande que la de los camélidos, y que el volumen de plasma es mucho menos en humanos que en camélidos.

De lo anteriormente indicado se hace plausible que tanto los visitantes y nativos a zonas de elevada altitud desarrollan grados variables de policitemia; asimismo un incremento en el hematocrito con la edad de nativos que viven a elevadas altitudes, podría ser interpretada como un indicador de la limitada capacidad de estas poblaciones para adaptarse a éstos entornos, sin embargo pareciera que nuestros camélidos sudamericanos debido a que están genótipicamente adaptados a elevadas altitudes no muestran incrementos de concentración de hemoglobina, ni tampoco muestran policitemia, a pesar de los cambios de altura lo que podría ser consecuencia de una adaptación sin poliglobulia (Raggi, 1998). A dicha adaptación se sumaría el bajo volumen celular el cual hace que la sangre pueda fluir mejor a nivel de los vasos, toda vez que la resistencia de las paredes serían menores.

c. Características de la hemoglobina.

Cuando se analiza la hemoglobina se hace conveniente estudiarla con respecto a su desnaturalización, curva de disociación, electroforesis, fragilidad, entre otros, los cuales

nos darían alguna pista sobre los procesos adaptativos involucrados en los camélidos para soportar elevadas altitudes.

La hemoglobina es una proteína conjugada que consta de cuatro grupos “hemos” con un tetraedro. El hemo es una porfirina en cuyo centro está un átomo de hierro en forma ferrosa (Ver figura 1). La porfirina tiene cuatro anillos pirrólicos unidos por cuatro puentes de meteno. El núcleo porfirina tiene sustituciones de cuatro metilos: dos virilos y dos grupos de ácido propiónico.

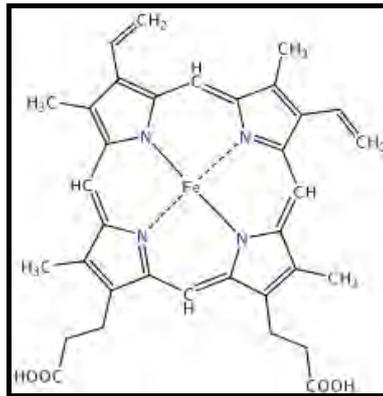


Figura 1: Grupo Hemo.

La hemoglobina de la llama difiere de la hemoglobina humana en que tiene 25 diferentes aminoácidos en la cadena alfa y 24 diferentes aminoácidos en la cadena beta. El hallazgo inicial que la afinidad al oxígeno de la hemoglobina es dependiente de su contenido de 2,3 difosfoglicerato (2,3 DPG), es interpretada como una mutación del 2,3 DPG en posición his β -2 de humanos a la posición Asn Beta 2 en llamas, mientras que uno de los cuatro puntos de contacto se encuentra interrumpido. Esta interrupción daría lugar a una reducción disminuida de la afinidad intrínseca del oxígeno con la molécula de la hemoglobina y explicaría, sobre una base molecular, la afinidad creciente del oxígeno de la hemoglobina de la llama, y por lo tanto, la facilidad de la respiración de las llamas que viven a elevadas altitudes. Por analogía, la afinidad creciente O₂ de la hemoglobina fetal humana es interpretada por la inactivación del punto de contacto del fosfoglicerato β -143. (Braunitzer *et al.*, 1978).

La hemoglobina tiene la capacidad de inactivar tanto al factor relajante derivado del endotelio (EDRF) como al óxido nítrico (NO). Se ha demostrado que la hemoglobina puede reaccionar rápidamente con el NO, para formar nitrato a partir de la oxihemoglobina o nitrosol hemoférrico a partir de dioxihemoglobina. En virtud a la

indicado las células de la sangre a través de la hemoglobina realiza una limpieza química de NO y puede actuar como vasoconstrictor. En el flujo sanguíneo los glóbulos rojos de la sangre tienden a permanecer en la parte media de los vasos y así evitar las paredes donde se produce NO. Otra de las situaciones es que el empaquetado celular del Hb retarda su reacción con el NO debido a la formación oxidativa de los tionitritos, que mantienen bioactividad cardiovascular en la presencia de Hb, evitando de las reacciones de limpieza de NO, (Singer y Stamler, 2005).

Debido a que la cantidad de hemoglobina en camélidos sudamericanos es levemente diferente (alta comparada con otras especies domésticas, pero baja comparada con humanos) y el hematocrito es baja, el mejor flujo sanguíneo en los vasos podría explicarse debido a que existiría un menor contacto de los glóbulos rojos, y de la hemoglobina con las paredes de los vasos, debido a ello la inactivación del factor relajante derivado del endotelio y del óxido nítrico sería menor, dando mayor oportunidad a éstos para la relajación de los vasos y así disminuir la resistencia del flujo sanguíneo, lo cual evitaría problemas de elevadas presiones vasculares, lo cual dificulta las actividades en humanos y animales no adaptados a zonas alto andinas, conllevando a situaciones extremas de muerte, lo cual no se daría en los camélidos sudamericanos. Esta posibilidad se podría referir como una situación de adaptación morfofisiológica de la llama, alpaca y vicuña que viven en situaciones extremas de altitud.

La resistencia a la desnaturalización por álcali, muestra la persistencia de hemoglobina F, característica de la hemoglobina fetal, la cual tiene alta afinidad por el oxígeno. En la sangre de alpacas adultas se ha encontrado que mas del 50% de la hemoglobina es resistente a la desnaturalización por álcali, el cual es bastante superior al encontrado en humanos adultos que viven en zonas de elevada altitud, donde apenas el 0.7% posee esta resistencia. (Cuadro 5).

Cuadro 5: *Desnaturalización alcalina en alpacas y humanos que viven a elevadas altitudes.*

	Hb F (%)
Alpacas crías	61.8 ± 3.2
Alpacas adultas	54.5 ± 8.8
Bebes	55.9 ± 3.3
Personas adultas	0.7 ± 0.05

Tomado de: Reynafarje, (1975).

Cuando se realiza una corrida electroforética de hemoglobinas de alpacas y humanos, estos últimos tienen una mayor movilidad (Figura 2). Es conocido que la movilidad de la

hemoglobina depende de la secuencia de aminoácidos de la cadena polipeptídica, el cual tiene interacción con el grupo hemo, lo cual afecta la afinidad de la hemoglobina por el oxígeno (Reynafarje, 1975), explicando de este modo la mayor afinidad lo cual referido a los camélidos explicaría un mejor mecanismo de adaptación.

Reynafarje, 1975, encontró que en alpacas con respecto a la enzima deshidrogenasa láctica es casi seis veces más alta comparada con humanos (179.7 Vs. 33.0 U/ml de suero), y que los niveles de la deshidrogenasa Glucosa-6-Fosfato es dos veces más alta (327.5 Vs. 162 U/ml de masa globular). Estos hallazgos dan una indicación de la intensidad de la actividad glicolítica en camélidos como compensación de los mecanismos de abastecimiento bajo de oxígeno a elevadas altitudes y condiciones hipóxicas, el cual probablemente sería debido a la mayor tasa de renovación de los eritrocitos en alpacas, como consecuencia de un periodo corto de vida de estos corpúsculos sanguíneos; por tanto el importante rol de la deshidrogenasa láctica en la actividad glicolítica sería otro mecanismo que contribuiría a la adaptación exitosa de los camélidos.

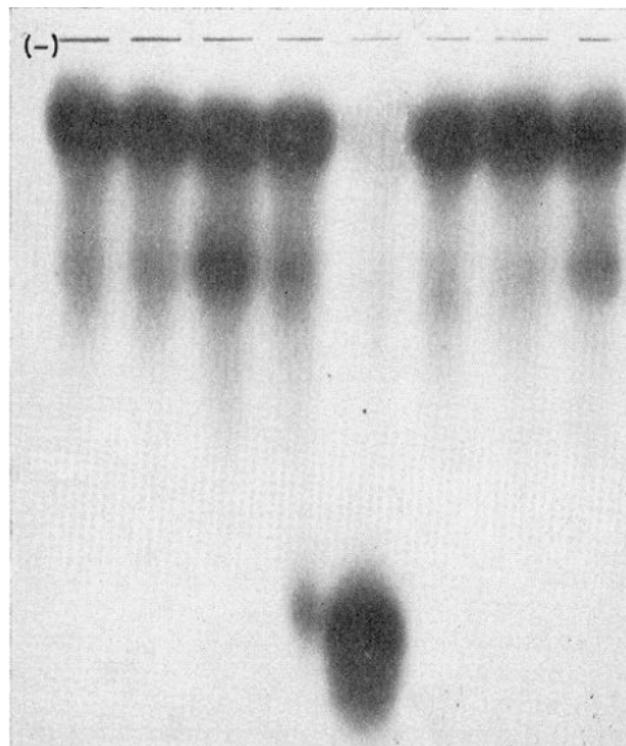


Figura 2: *Electroforesis de la hemoglobina de 7 alpacas en comparación con un caso de hemoglobina humana (parte central). Tomado de: Reynafarje, (1975).*

d. Mioglobina.

Debido a que la mioglobina es considerada no solo como un reservorio, sino como un agente de transporte de oxígeno, su determinación cuantitativa daría una indicación del rol de este pigmento en el proceso de adaptación a la altura. En alpacas criadas a elevadas altitudes (4,200 m) se han encontrado valores de 5.1 +/- 0.3 mg/g de tejido muscular, sin embargo estos valores disminuían cuando los animales eran trasladados a lugares a nivel del mar, pues a los 6 meses del traslado el valor disminuía hasta 2.4 +/- 0.2 mg/g de tejido muscular (Cuadro 6). Estos resultados indican el rol importante que juega la mioglobina en los mecanismos adaptativos de estos animales a la altitud, (Reynafarje *et al.*, 1975).

Cuadro 6 *Volumen sanguíneo y celular en camélidos y humanos.*

	4200 msnm	Después de traslado a nivel del mar				
		15 días después	1 mes después	3 meses después	5 meses después	6 meses después
Mioglobina, mg/g de tejido	5.1	3.8	3.2	3.2	2.7	2.4
Error de la Media	0.3	0.3	0.3	0.2	0.2	0.2

Adaptado de: Reynafarje, (1975).

La concentración de mioglobina en las alpacas es mas alta comparada con los humanos que viven a las mismas altitudes, asimismo como se ha visto anteriormente esta cantidad disminuye cuando los animales son ubicadas a nivel del mar, lo cual podría indicar que el pigmento contribuye en facilitar la liberación de oxígeno durante la hipoxia cuando la demanda se encuentra incrementada, así como en la realización de una actividad física.

Aspectos cinéticos

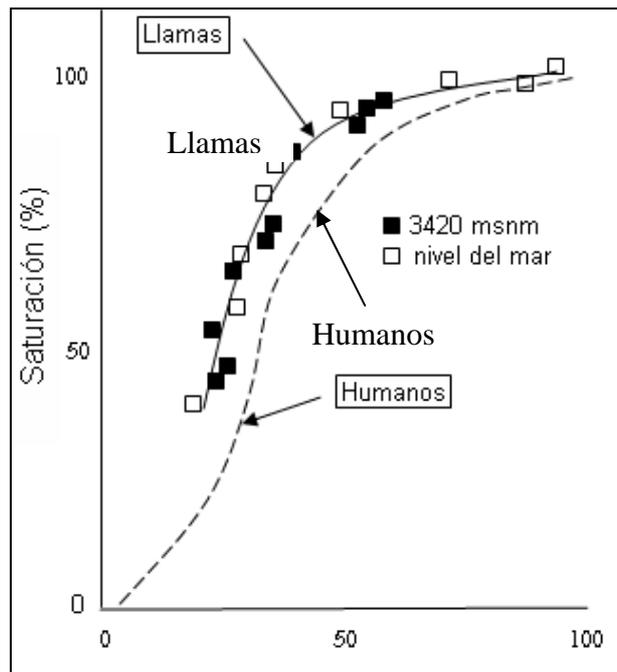
La hemoglobina de los camélidos tiene una mayor afinidad al oxígeno comparada con la de los humanos. Esto puede observarse en la curva de disociación, habiéndose encontrado por ejemplo que dicha curva de disociación en la llama una tendencia hacia la izquierda en relación a la de los humanos (Figura 3).

De este modo en la hemoglobina de los camélidos tiene mayor posibilidad de llevar oxígeno a menores presiones parciales de oxígeno, el cual es positivo cuando se tenga que enfrentar a condiciones hipóxicas propias de zonas de elevadas altitudes.

En la mayoría de los mamíferos incluyendo el hombre, la aclimatación a elevadas altitudes es acompañada por un incremento en la concentración de hemoglobina sanguínea lo cual conlleva a un incremento de la capacidad de la sangre a llevar oxígeno y mantener la concentración de oxígeno a nivel arterial, sin embargo los camélidos si esto sucediera

obviamente tendrían altamente incrementado el hematocrito (que en camélidos es baja), lo cual perjudicaría su capacidad para enfrentar ambientes hipóxicos, contrarrestando ello mediante el fenómeno de la elevada afinidad de la hemoglobina al oxígeno, lo cual sería también una explicación de la adaptación de los camélidos.

Figura 3: Curvas de disociación Hg-O₂ de llamas y humanos a 37°C y 7.4 pH.



Tomado de: *Banchero et al.*, (1971).

La cantidad de oxígeno disponible a nivel de los tejidos celulares depende del ritmo cardíaco y también del contenido de oxígeno de la sangre arterial. En los camélidos como en los humanos, la extracción de oxígeno se encuentra alrededor de 40-45 ml/L. Esto significa que los camélidos en la cual la concentración de hemoglobina es baja y por lo tanto tienen una menor concentración de oxígeno a nivel de sangre arterial, posee mecanismos más eficientes para la extracción de oxígeno. En efecto, se ha probado que el coeficiente de utilización de oxígeno es 50% mas alto que en el hombre, por lo que en llamas se ha encontrado una menor presión parcial y menor saturación de oxígeno a nivel de sangre venosa (*Banchero et al.*, 1971).

Aun no está claro cuales son los mecanismos fisiológicos para esta mejor extracción de oxígeno a nivel de los tejidos, y aunque se podría pensar que debido a una mayor afinidad del oxígeno por la hemoglobina quedaría disminuido la transferencia del oxígeno del nivel arterial al nivel tisular, esto no sucede en los camélidos quienes oxigenan en forma eficiente

sus tejidos. Es conocido que el oxígeno pasa a las células por difusión y que sólo un pequeño diferencial de presión es necesario para que a nivel celular se provea de oxígeno a las mitocondrias, que en último caso utilizan dicho insumo para la producción de energía. Un incremento de la densidad de los capilares con distancias más cortas entre los capilares y las células podrían, ciertamente, favorecer la difusión desde la sangre a las células favoreciendo la extracción del oxígeno. Este mecanismo ha sido demostrado en cuyes y posiblemente podrían jugar un rol significativo en los camélidos.

TRANSPORTE DE OXIGENO EN CAMELIDOS SUDAMERICANOS

Intercambio de oxígeno a nivel pulmonar.

Después que los alvéolos se han ventilado con aire fresco, el siguiente paso en el proceso respiratorio es la difusión del oxígeno desde los alvéolos hacia la sangre pulmonar y el paso del dióxido de carbono en dirección opuesta: de la sangre pulmonar hacia los alveolos. El proceso de difusión es simple, incluye simplemente el movimiento al azar de las moléculas que entrelazan sus caminos en uno y otro sentido a través de la membrana respiratorio. El oxígeno absorbido continuamente va hacia la sangre de los pulmones, y penetra oxígeno nuevo de modo constante en los alvéolos desde la atmósfera. Cuanto más rápidamente es absorbido el oxígeno, menor resulta su concentración en los alvéolos; por otra parte, cuanto más rápidamente es aportado oxígeno nuevo a los alvéolos desde la atmósfera, mayor va siendo su concentración. Por ello, la concentración de oxígeno en los alveolos, así como su presión parcial dependen, en primer lugar, de la rapidez de absorción de oxígeno hacia la sangre, luego de la rapidez de penetración de oxígeno nuevo en los pulmones gracias al proceso ventilatorio (Guyton, 1988).

La primera línea de transporte del oxígeno desde el medio ambiente a la sangre es la ventilación de aire por convección. En humanos expuestos a extremas altitudes se ha observado que la ventilación es el parámetro más importante durante el ascenso a elevadas altitudes. La tasa de ventilación por tanto juega un rol importante en la capacidad adaptativa de nativos a elevadas altitudes. Mamíferos tales como llamas, alpacas, ovejas, vacas, cabras expuestas a condiciones hipóxicas bastante largas también muestran respuestas hiperventilatorias, sin embargo resulta interesante ver que de los animales citados tanto la llama y las alpacas con animales nativos adaptados a elevadas altitudes, lo cual muestra en ellas un mecanismo de preadaptación. Sin embargo es de notar que en llamas expuestas a altitudes de 3420 msnm, luego de haber sido criadas a nivel del mar la ventilación alveolar no cambia en contraste con la hiperventilación que normalmente ocurre en humanos. Esta falla

de un incremento en la ventilación concuerda al encontrado por diversos investigadores, habiéndose determinado que la respuesta ventilatoria hipóxica ocurre cuando la presión de oxígeno a nivel alveolar cae por debajo de 60 mm mercurio, y la presión de oxígeno arterial cae por debajo de 40 mm Hg. (Monge y León-Velarde, 1991).

Van Nice *et al.* (1980), en un estudio comparativo de gatos, ratas, llamas, patos, pekines y gansos hizo un intento de correlación entre la presión parcial de oxígeno a nivel arterial de los iniciales incrementos de ventilación con la afinidad de Hb-O, habiendo encontrado que la respuesta ventilatoria resulta ser baja si la afinidad Hb-O es alta. Esto explicaría que los camélidos saltaron la valla de la preadaptación a la valla de adaptación, debido a que su baja respuesta hiperventilatoria estaría subyugada a la elevada afinidad de Hb-O.

La ecuación de difusión de Fick es aplicado a la transferencia de oxígeno entre la sangre y los pulmones:

$$VO_2 = GLO_2(PAO_2 - PaO_2) \dots\dots\dots Ecuación 1$$

y la ecuación de resistencia desarrollada por Roughton y Foster

$$1/GLO_2 = 1/ GMO_2 + 1/ GBO_2 \dots\dots\dots Ecuación 2$$

permiten un análisis de las posibilidades de adaptación de la capacidad de difusión pulmonar [conductancia de difusión (GLO_2)], sus componentes [conductancia de la membrana (GMO_2) y conductancia cinética sanguínea (GBO_2)], y la diferencia de presión parcial arterial ($PAO_2 - PaO_2$). VO_2 es el consumo de oxígeno corporal.

Desde un punto de vista adaptativo, al analizar la ecuación 1, y teniendo en consideración que ($PAO_2 - PaO_2$), es menor en camélidos y que no cambia el VO_2 , entonces lo que estaría incrementado sería GLO_2 y dependiendo este último de GMO_2 y GBO_2 , sin embargo éste componente sanguíneo no ha sido aún debidamente estudiado por lo menos en camélidos. El componente de la membrana pareciera depender del área de la superficie de los alveolos, más que de la modificación estructural de la membrana propiamente dicha.

En humanos nacidos en zonas de elevada altitud la gradiente ($PAO_2 - PaO_2$) es reducida comparada con valores a nivel del mar. Esta gradiente también se encuentra reducida en perros (Monge y León-Velarde, 1991). La falta de respuesta ventilatoria en llamas a valores de PaO_2 entre 51-53 mm Hg, podrían estar relacionados al mantenimiento de una alta saturación de oxígeno arterial (92-93%), mostrándose esto cuando se administran a las llamas

una mezcla de gas con bajo nivel de oxígeno, mientras que la PaO_2 cae a 31-33 mm Hg y la saturación disminuye a 72-78% ocurre una moderada hiperventilación, disminuyendo la PaO_2 y por tanto reduciéndose la diferencia PIO_2-PAO_2 .

La forma de la curva de disociación de la Hb- O_2 , la afinidad del O_2 por la Hb, la concentración de la Hb en el torrente sanguíneo y la frecuencia cardiaca son factores importantes en el mantenimiento de la presión de oxígeno a nivel de los vasos, por lo tanto es razonable pensar en un elevado nivel de éstos parámetros cuando los mamíferos son expuestos a zonas altas. Varios investigadores recientemente han sugerido que una disminución de la afinidad de la Hb por el O_2 facilita la descarga del O_2 a nivel de los tejidos en humanos en condiciones de hipoxia; sin embargo cuando las llamas ascienden a elevadas altitudes no se encuentra disminución de la afinidad del O_2 por la Hb.

Otro aspecto de la aclimatación a elevadas altitudes es el incremento de la concentración de la hemoglobina que conlleva a mejorar la capacidad de transporte de O_2 , sin embargo en llamas la concentración de la hemoglobina sanguínea, así como el hematocrito disminuyen con la altitud (Cuadro 7), sin embargo esta aparente paradoja sería una consecuencia de elevados valores de la concentración de hemoglobina en zonas de baja altitud (Ver Cuadro 2), cuando se comparan con vacunos y ovejas. Esta disminución es una forma clásica de un proceso de aclimatación de los camélidos a zonas bajas, reflejando contrariamente el mecanismo adaptativo a zonas alto andinas.

Cuadro 7: *Concentración de Hb y Hematocrito en llamas a diferentes altitudes*

Autor	Nº de animales	Altitud m	Hemoglobina g/100ml	Hematocrito %
Bartels <i>et al.</i> (1963)	1	Nivel del mar	18.8	41.0
Hall <i>et al.</i> (1936)	4	Nivel del mar	17.5	38.6
Hall <i>et al.</i> (1936)	1	2810	12.8	28.2
Reynafarje <i>et al.</i> (1975)	12	4200	15.1	38.0
Meschia <i>et al.</i> (1960)	1*	4540	9.9	--
Hall <i>et al.</i> (1936)	1	4710	12.1	28.6
Hall <i>et al.</i> (1936)	1	5340	11.1	25.8

Tomado de: *Banchero et.al., (1971).*

La densidad capilar incrementada y unida a ella el acortamiento de la distancia entre los capilares y las células favorecerían la difusión del oxígeno, habiendo sido demostrado en cuyes, por lo que podría inferírsele la posibilidad que dichos factores jugarían un rol significativo en los camélidos. Asimismo, una alta concentración de mioglobina en los músculos podría favorecer la cinética de la utilización del oxígeno en estas especies; y

finalmente el pequeño tamaño elipsoide de los glóbulos rojos ofrecerían una ventaja geométrica para el intercambio de oxígeno (Banchero *et al.*, 1971).

En animales no adaptados, la baja presión de oxígeno en la altura produce una vasoconstricción arteriolar pulmonar, principal mecanismo causante de la hipertensión arterial pulmonar (HAP) conducente a una insuficiencia cardíaca derecha que frecuentemente culmina con la muerte del animal. Este cuadro patogénico se presenta en diversas especies animales, especialmente en bovinos y en aves, ocasionando grandes pérdidas económicas. Se han realizado diversos estudios sobre el tema, pero aun no se logra encontrar el mecanismo regulador íntimo de esta condición. Actualmente se conoce que existen factores intrínsecos producidos a nivel vascular que causan su remodelación, la que se acentúa de acuerdo al tiempo de exposición del individuo a la hipoxia; además, se incrementa la producción de factores de crecimiento y del fibroblasto adventicial, alterando el tono vascular (Knot y Nelson, 1998). Animales sometidos a hipoxia se caracterizan por un incremento del tono vascular pulmonar que es mantenido, en parte, por una remodelación vascular dependiente de la duración y severidad de la misma; así, en la pared arterial pulmonar, la célula endotelial, el músculo liso y el fibroblasto adventicial tienen un crecimiento específico, que se puede observar aún a las 24 horas de exposición a la hipoxia. Las células arteriales producen factores de contracción o relajación en respuesta a varios estímulos, los cuales modulan el tono vascular.

Investigaciones recientes demuestran la existencia de sustancias vasoactivas que actúan en respuesta a hipoxia, tales como la Sustancia P (SP), un neuromodulador del grupo de neuropéptidos (NPS). Esta sustancia es un potente vasodilatador secretada por los nervios perivasculares y liberada dentro de las células endoteliales (Schaffer *et al.*, 1998).

Se sabe que en camélidos que viven a niveles altos sobre el nivel del mar no desarrollan HAP debido al problema hipóxico, por lo que podría haber la posibilidad de encontrar altas concentraciones de SP lo cual conllevaría a evitar la presencia de HAP. Si bien esto no se ha estudiado en camélidos, sin embargo en pollos Bernilla *et al.* (2003), pudo encontrar una rápida disminución de la PAPm debido a la aplicación de la SP sugiriendo la posible influencia a nivel endotelial vascular por su acción vasodilatadora, disminuyendo el efecto presor que, a su vez, podría estar relacionado con la hiperpolarización de la membrana o con el aumento de la actividad del óxido nítrico.

Transporte de oxígeno sanguíneo

La ecuación de Fick,

$$V_{O_2} = Q_B(CaO_2 - CVO_2) \dots\dots\dots \text{Ecuación 3}$$

donde CaO_2 y CVO_2 representan el contenido de oxígeno a nivel arterial y venoso respectivamente. El producto de $Q_B * CaO_2$ representa la cantidad de transporte de oxígeno que puede llevar el torrente sanguíneo, estando $Q_B * CaO_2$ en función a la concentración de hemoglobina [Hb] y a la saturación de oxígeno en la sangre arterial SaO_2 .

$$CaO_2 = (SaO_2) * 1.3[Hb] \dots\dots\dots \text{Ecuación 4}$$

A elevadas altitudes SaO_2 disminuye, pero en camélidos esta disminución es menor en comparación con otras especies, debido al desplazamiento a la izquierda de la curva de disociación Hb-O lo cual mantiene la capacidad de transporte de oxígeno, y mejorando aún la CaO_2 debido a la elevada cantidad de Hb en la sangre.

Una disminución en Q_B ha sido descrita en ovinos expuestos a 4,573 m por 12 días. Una redistribución del flujo sanguíneo con un flujo incremento a nivel del corazón y cerebro y una disminución del flujo a nivel de vísceras ha sido observado en ovejas adultas expuestas a hipoxia durante 96 horas. En cambio en llamas criadas a nivel del mar, luego de expuestas por 4 semanas a 4320 m no se encontraron cambios en Q_B , lo cual conlleva a inferir la capacidad de adaptación de estos animales, pues al no disminuir dicho parámetro no afecta V_{O_2} .

Si la diferencia de $CaO_2 - CVO_2$ es dividida por CaO_2 , entonces es posible obtener coeficiente de extracción. Este coeficiente mide la capacidad de los tejidos para extraer O_2 por unidad de nivel de CaO_2 . Estudios de Banchemo *et al.* (1971), citado por Monge y León-Velarde (1991) encuentra que personas nativas de zonas alto andinas tienen un coeficiente promedio de 0.205, llamas criadas a 3420 m, 0.317, gansos y patos pekines (a 6,100 m por 4 semanas) 0.422 y 0.633 respectivamente. Estos resultados interpretados teniendo en consideración procesos policitémicos en humanos y patos pekines, muestran la complejidad de la fisiología comparativa cuando las analogías son realizadas entre respuestas de animales adaptados fenotípicamente y genotípicamente a elevadas altitudes.

La respuesta eritropoyética a la hipoxia ha sido atribuida a un incremento de la eritropoyetina (EPO). Se podría suponer un mecanismo de retroalimentación negativa que regula la eritropoyesis, el cual sería el siguiente: Una disminución de SaO_2 podría incrementar la producción de EPO a nivel de riñón, produciéndose por tanto una estimulación de la medula roja por la EPO para incrementar la eritropoyesis con un resultado de alta concentración de Hb.

En llamas, vicuñas y chinchilas de la cordillera andina la actividad eritropoyética es mas baja comparada con especies que se crían en zonas bajas y sometidas a las mismas condiciones de hipoxia. En el caso de llamas y alpacas, Reynafarje *et al.* (1975) encontró una similar concentración de EPO con la de humanos, sin embargo la capacidad de adaptación en los camélidos se reflejaría por la elevada cantidad de eritrocitos producto de una inducción eritropoyética con la misma cantidad o incluso menor de eritropoyetina, sin desmedro de una elevada concentración sanguínea (bajo hematocrito), que permite un adecuado flujo sanguíneo.

Los camélidos sudamericanos tienen una alta afinidad Hb- O_2 , observándose dicha particularidad también en aves, y roedores que viven en zonas alto andinas. Asimismo una similar y una afinidad ligeramente más alta también fue encontradas en otras especies de la familia Camelidae, el camello (tanto *Camellus bactrianus* y *C. dromedraris*); por tanto en consideración a ello parece interpretarse que la característica pertenece a la familia Camelidae y no necesariamente a especies que viven en zonas alto andinas, considerándose este proceso como un típico ejemplo de preadaptación.

La elevada afinidad Hb- O_2 en ovejas parece ser determinado por el tipo de Hb, habiéndose encontrado en estas especies dos tipos: A y B, los cuales son transmitidos de acuerdo a una simple herencia mendeliana. La Hb A tiene mayor SaO_2 en condiciones de elevadas altitudes. En camélidos esto aún no ha sido estudiado, y sería interesante determinar la posibilidad de existencia de diferentes tipos de hemoglobina que determinan esta característica preadaptativa.

Resulta conveniente la interpretación de los resultados encontrados acerca de la regulación de la afinidad Hb- O_2 . Al parecer en este sentido la enzima 2,3 difosfoglicerasa (2,3DPG) a influye fuertemente en la posición de la curva de equilibrio de oxígeno, debido a que ésta enzima tiene una fuerte tendencia a unirse a la hemoglobina reducida, lo cual disminuye la afinidad de Hb- O_2 , desplazando dicha curva hacia la derecha. Sin embargo al anotar esta característica no se debe dejar de tener en consideración el pH de la sangre, pues la

actividad enzimática se ve restringida ante dicho factor. La llama y el guanaco tiene una reacción baja de la 2,3DPG comparadas con otros mamíferos. La llama tiene asparagina en posición BetaNA₂, en vez de histidina, uno de los residuos normalmente responsables para la unión de 2,3 DPG. A nivel molecular, este hallazgo explicaría la baja actividad de la 2,3 DPG resultando en un a alta afinidad Hb-O₂ en llamas, alpacas y vicuñas. Aunque camélidos sudamericanos y camellos tienen similares afinidades, la regulación de esta propiedad respondería a diferentes mecanismo moleculares. Bauer *et al.* (citado por Monge y León-Velarde, 1991) mostró que la unión constante de 2,3 DPG de la llama a la deoxihemoglobina es tres veces más pequeña comparada a la del camello, concluyendo que la diferencia se debería a sustitución S55NA₂ de la cadena Beta en el sitio de unión a la 2,3 DPG.

Intercambio de oxígeno a nivel tisular.

Podríamos creer que la alta afinidad de Hb-O₂ existente en el torrente sanguíneo de los camélidos podría dificultar la liberación del O₂ a nivel de los tejidos, sin embargo Banchemo *et al.* (1971), encontró que tanto en la llama como en el hombre la extracción de O₂ en condiciones de descanso es alrededor de 40 a 45 ml/L. Esto significa que la llama, en la cual la concentración de Hb es más baja y por tanto una CaO₂ también baja, posee un mecanismo mas eficiente para la extracción de oxígeno. De hecho – indica Banchemo *et al.* (1971) –que el coeficiente de utilización es 50% mayor comparado al del hombre. Pero ¿qué mecanismo fisiológico determina esta eficiencia?

La ecuación de difusión Fick también ayuda a la discusión de la difusión de oxígeno sanguíneo a los tejidos:

$$V_{O_2} = G_{CO_2}(P_{aO_2} - P_{TO_2}) \dots\dots\dots \text{Ecuación 5}$$

donde GCO₂ es la conductancia de difusión capilar y PTO₂ es la presión parcial de oxígeno a nivel tisular. Sin embargo aunque el problema de la medición PTO₂ ha ido mejorando, a través de uso de modelos y análisis teóricos, sugiriendo que la PVO₂ es similar a la PTO₂ esto aun no ha sido utilizado en alpacas ni en llamas, por lo que el mecanismo de la eficiencia del descargo de O₂ a nivel de capilares histológicos aun es un punto que falta investigar bastante en camélidos.

Por otro lado, se sabe que la difusión de oxígeno a nivel de tejidos puede ser mejorado mediante el acortamiento de la distancia de difusión, el cual incrementaría el nivel de PTO₂.

Este acortamiento podría ocurrir debido ya sea a un incremento del número de capilares dentro de los tejidos, a la relación células por capilares (C/F) o a la disminución del volumen de las células, manteniendo una constante C/F.

Si bien a nivel de tejido muscular, se han reportado disminución de la distancia de difusión en cuyes, ratas, perros y gatos, considerándose ello como un proceso adaptativo a cambios de hipoxia a elevadas altitudes que podrían proteger de la disminución de PO₂ a nivel de tejidos, si esto sucediera en camélidos también podría ser mejorado dicha adaptación debido a la mayor cantidad de eritrocitos, así como al incremento de superficie de los mismos debido a al pequeño tamaño.

Si bien se han puntualizado aspectos relacionados con la hipoxia, tampoco es menester dejar de mencionar otro factor: La temperatura fría, que también es propio de zonas alto andinas, lo cuales favorecerían o desfavorecería diversos procesos que permiten la adaptabilidad y preadaptabilidad de los camélidos para vivir sin mucho esfuerzo en condiciones donde muchos mamíferos y humanos no la pasan bien digamos, debido al enorme esfuerzo que hacen mediante simples procesos de aclimatación.

CONCLUSIONES

Es obvio que los camélidos se encuentran adaptados para vivir en zonas bastante elevadas, habiendo sido apoyado por mecanismos preadaptativos antes de invadir el nuevo nicho de la zona alto andina. Claro que cuando discutimos de zonas alto andinas debiéramos también referirnos a efectos estresantes como la radiación, temperatura, humedad, entre otros, pero sin duda el factor de tensión más importante resulta ser el efecto hipóxico. Con respecto a este último los camélidos han desarrollado adaptaciones fisiológicas importantes principalmente relacionados al aspecto de abastecimiento de oxígeno a las células tisulares, para lo cual tienen excelentes mecanismos de captación de oxígeno a nivel pulmonar, adecuados mecanismos en el transporte de oxígeno, e intrincados procesos para un mejor aprovechamiento del oxígeno a nivel tisular, lo cual permite no sufrir severos efectos tóxicos de la hipoxia atmosférica reinante en zonas alto andinas. Los mecanismos a que nos referimos no solo son de tipo morfológico – como la forma de la células o expansión pulmonar – sino tal vez mucho más importante son los mecanismos de tipo fisiológico, siendo el proceso más importante tal vez la elevada afinidad de Hb-O, que permite llevar suficientes cantidades de oxígeno hacia los tejidos a fin de mantener las condiciones homeostáticas para convenientes procesos metabólicos.

Sin duda existen muchos aspectos que aun se mantienen a modo de “caja negra”, siendo tal vez el más importante y urgente de estudio la gran complejidad del proceso de abastecimiento de oxígeno a nivel celular aún cuando el diferencial de presiones a este nivel es baja.

BIBLIOGRAFIA

- Banchero, N., R. Grover y J. Will. 1971. Oxygen transport in the llama (*Lama glama*). *Respiration Physiology*. 13:102-115.
- Bentinck-Smith, J. 1980. Hematología. Patología Clínica Veterinaria. Editorial UTEHA. Impreso en México. 532 pp.
- Bernilla, S., Cueva, S. y M. Ayon, 2003. Efecto de la Sustancia P sobre la presión arterial en pollos expuestos a la altura. *Rev Inv Vet. Perú* 2003; 14(2): 97-103
- Bock, W. J., 1959. Preadaptation and multiple evolutionary pathways. *Evolution* 13: 194-211.
- Bonavia, D. 1996 Los Camélidos Sudamericanos (Una introducción a su estudio). Instituto Francés de Estudios Andinos . Universidad Peruana Cayetano Heredia. Conservation International.
- Braunitzer G., B. Schrank, A. Stangl y C. Bauer. 1978. Interaction between phosphate and protein, and the respiration of the llama, the human fetus and the horse. *Physiol. Chem.* 359(5):547-58.
- Brenes,, E., M. Kryssia, F. Pérez y K. Valladares. 2001. El Cluster de los Camélidos en Perú: Diagnóstico Competitivo y Recomendaciones Estratégicas Instituto Centroamericano de Administración de Empresas INCAE.
- CONACS. 2004. Población sudamericana de camélidos sudamericanos. Disponible en www.minag.gob.pe/conacs/. Accesado el 25 de Junio de 2008.
- Geocities. Adaptación. Disponible en <http://www.geocities.com/ludguimx/mamifadap.html>. Accesado el 23/07/2006.
- Guyton, A. 1988. Tratado de Fisiología Médica. Editorial McGraw-Hill. 7ma. Edición. España. 523 p.
- Knot, H.J. y M.T. Nelson. 1998. Regulation of arterial diameter and wall Ca²⁺ in cerebral arteries of rat by membrane potential and intravascular pressure. *J. Physiol.* 508: 199-209.
- Medway, W., Prior, J. y Wilkinson J. 1980. Patología Clínica Veterinaria. Unión Tipográfica Editorial. México. 532 p.
- Monge, C. y E. Salinas. 1986. El mal de montaña crónico y la salud de la población andina. Instituto Andino de Estudios en Población y Desarrollo (INANDEP), Cuaderno de Investigación N°5, 24 páginas, Lima, Perú.
- Monge, C., 1989. Animal adaptation to low-oxygen Andean gradient. *Interciencia* 14: 7.
- Monge, C. y F. León-Velarde. 1991. Physiological Adaptation to High Altitude: Oxygen Transport in Mammals and Birds. *Physiological Reviews*. 71(4): 1135-1172
- Quispe E.C., Rodríguez T.C., Iñiguez L.R. y Mueller J.P.. 2009. Producción de fibra de alpaca, llama, vicuña y guanaco en Sudamérica. *Animal Genetic Resources Information*, 45: 1–14.
- Raggi, L. 1998. Advances in the scientific knowledge of South American Camelids. *Avances en Ciencia Veterinarias* Vol 13(1): 3-15.
- Raggi, L. 2000. El Altiplano chileno: Guía para el turismo de aventura y turismo científico. S.E. Centro Internacional de Estudios Andinos. Universidad de Chile. 20 p.

- Reynafarje, C., Faura, J., Paredes, A. y Villavicencio, D. 1968. Erythrokinetics in high-altitude-adapted animals (llama, alpaca and vicuña). *Journal of Applied Physiology*. 24(1): 93-97.
- Reynafarje, C., Faura, J., Villavicencio, D., Curaca, A., Reynafarje, B., Oyola, L., Contreras, L., Vallenás, E. y Faura, A. 1975. Oxygen transport of hemoglobin in high-altitude animals (Camelidae). *Journal of Applied Physiology*. 38(5): 806-810.
- Schaffer, M., T. Beiter, H.D. Becker, T.K. Hunt. 1998. Neuropeptides: Mediators of inflammation and tissue repair?. *Arch. Surg.* 133: 1107-1116.
- Singer, D. y J. Stamler. 2005. Chemical physiology of blood flow regulation by red blood cells: The Role of Nitric Oxide and S-Nitrosohemoglobin. *Annu. Rev. Physiol.* 67:99-145.
- Vilá, B. 1999. La importancia de la etología en la conservación y manejo de las vicuñas. *Etología*, 7:63-68.
- Wheeler, J.C. 1991. Origen, evolución y status actual. En: *Avances y Perspectivas de los Camélidos Sudamericanos*. Ed. Saúl Fernández-Baca. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe.
- Zapata, B., V. Fuentes, C. Bonacic, B. González, G. Villouta y F. Bas, 2002. Hematological and clinical biochemistry findings in captive juvenile guanacos (*Lama guanicoe* Müller 1776) in central Chile. *Small Ruminant Research*. 2243:1-7.