

CAPÍTULO 14

FISIOLOGÍA DE LA PRODUCCIÓN LÁCTEA EN BOVINOS: involución de la glándula mamaria, lactogénesis, galactopoyesis y eyección de la leche.

Joaquín Angulo Arizala^{1,2} Zoot. MSc; Martha Olivera Angel¹ MV, Dr. Sci. Agr.

¹Grupo de investigación en Fisiología y Biotecnología de la reproducción; ²Grupo Grica Facultad de Ciencias Agrarias. Universidad de Antioquia. (joaquinangulo@gmail.com)

Los mamíferos son denominados de esta manera, por su característica especial: la lactancia, sin la cual el neonato no podría sobrevivir. La glándula mamaria es el órgano diseñado para la producción de dos clases de alimentos diferentes para el neonato; primero, el calostro, necesario para inducir inmunidad pasiva en el recién nacido; y segundo la leche, nutriente básico para el lactante. En este capítulo se mostrarán los diferentes aspectos fisiológicos de la lactancia en la vaca.

Las etapas de la lactancia se reconocen con base en las diferencias de la secreción de la glándula mamaria. Se inician con la formación del precalostro, inmediatamente antes del parto (Etapa I), continúa con la formación del calostro (Etapa II), y finaliza con la producción de leche pocos días después del parto (Etapa III); la producción se mantiene hasta que llega la etapa de involución (Etapa IV) y secado de la glándula mamaria.

Las primeras dos etapas son conocidas como de iniciación y activación (McManaman y Neville, 2003) ó **lactogénesis I y II** (Hartmann *et al.* 1996), respectivamente; la tercera es conocida como **galactopoyesis** ó **lactogénesis III**. La última conlleva a la involución de la glándula mamaria.

1. LACTOGÉNESIS

Se conoce como lactogénesis el comienzo de la lactación, y está dada por una serie de cambios celulares (Mustafa, 2001).

1.1 Lactogénesis I o inicio de la lactación

La lactogénesis I se caracteriza por los cambios enzimáticos y citológicos de las células alveolares durante el tercio final de la gestación; las células epiteliales mamarias (lactocito o CEM) pasan de un estado no secretorio a uno secretorio. Este periodo se destaca por la formación del calostro y la inclusión de inmunoglobulinas.

La actividad de las células epiteliales mamarias se determina por la concentración de RNA o RNAm, causando un cambio en la relación entre el RNA y el DNA, que es menor de 1 cuando la vaca está seca, y aumenta a 2:1 inmediatamente antes del parto (el RNA es indicador de la secreción de proteína, y el DNA es el indicador del número de células) (Salama, 2005).

Durante la lactogénesis I aumenta el número de ribosomas, la incorporación de aminoácidos y se incrementa el consumo de oxígeno, lo cual indica, tam-

bién, un aumento en la función secretora (Ávila y Romero 1992).

1.1.1. Cambios estructurales y composición de la secreción

Las CEM presentan un núcleo de apariencia irregular, con un mínimo, o casi ausente, retículo endoplásmico y un aparato de Golgi poco notorio, pequeñas microvacuolas del área apical y muy escasas gotitas de grasa, a lo sumo 1 ó 2.

Poco tiempo antes del parto aumenta la cantidad de retículo endoplasmático, de aparato de Golgi, mitocondrias y aparecen de vesículas que contienen caseína y grasa citoplasmática que son liberadas al lumen alveolar. El núcleo se moviliza hacia la porción basal de la célula, y la célula se polariza, permitiendo diferentes tipos de respuesta, como el aumento de la acetil CoA, la síntesis de ácidos grasos y las enzimas que promueven y aumentan la asimilación de los sistemas conductores de aminoácidos, glucosa y otros sustratos necesarios para la síntesis de leche; aparece la α lactoalbúmina, caseína y beta lactoalbúmina (Rueda N 2004). Aún no hay producción de lactosa.

En el lumen se encuentran células epiteliales de descamación, leucocitos, formas globulares de grasa y algo de proteínas.

Inmediatamente antes del parto se produce el **precalostro**, cuyos componentes son: lactosa (en poca cantidad), lactoalbúmina, caseína, triglicéridos, citratos, inmunoglobulinas, cloro, sodio y potasio; la secreción que ocurre durante esta fase es restringida a un número limitado de células alveolares, con desarrollo incompleto de todos los mecanismos secretores (McManaman y Neville (2003)

1.2 Lactogénesis II

Entre 0 y 4 días antes del parto y hasta 2 a 3 días posparto, se produce la llamada Lactogénesis II, caracterizada por la secreción copiosa de todos los componentes de la leche (McManaman y Neville, 2003). Esta etapa es mucho más corta que la Lactogénesis I.

1.2.1 Cambios estructurales y composición de la secreción

El RNAm de la alfa lactoalbúmina es trasladado al retículo endoplásmico, y la proteína interactúa con la galactosiltransferasa en el aparato de Golgi para el proceso de síntesis de lactosa; a su vez la concentración creciente de lactosa induce el ingreso de agua por ósmosis hacia el aparato de Golgi y las vesículas secretoras (Rueda N 2004).

Los cambios ocurridos en las células alveolares y la expresión génica, indican la maduración de los mecanismos secretores y alteraciones en las vías de transporte (McManaman y Neville, 2003). La secreción producida durante esta etapa, es conocida como calostro.

El **calostro** es el primero y, quizás el más importante de los alimentos que consumen los terneros. Tiene tres funciones básicas: primera, ayuda al recién nacido a combatir posibles infecciones; segundo, tiene alto valor energético, lo cual reduce la hipotermia, gracias a su elevado contenido en sales de magnesio; tercero, posee acción laxante que ayuda al ternero a expulsar el meconio y facilitar el inicio del tránsito intestinal (Bacha 1999). Se diferencia marcadamente de la leche, en su composición, propiedades físicas y función. Es de color amarillo debido a su alto contenido de carotenos; la consistencia es densa y se coagula por la ebullición, debido a la gran proporción de albúminas y globulinas que contiene.

Una de las propiedades características del calostro, es el elevado contenido de células y enzimas, especialmente leucocitos, neutrófilos y polimorfonucleares, eritrocitos y células epiteliales cornificadas que pueden alcanzar valores de 3.5 millones de células por milímetro; entre las enzimas que se encuentran en el calostro, están las lizoenzimas, lactoferrinas y el sistema lactoperoxidasa.

El lactocito, durante la producción de calostro, puede alcanzar diámetros hasta de 25 micras, y su citoplasma está lleno de lípidos (gránulos), contiene numerosas enzimas, oligosacáridos y una elevada proporción de glicosilatos involucrados en la fuente de la caseína de la leche. La composición del calostro se muestra en la Tabla 1 (Rueda N 2004).

Tabla 1: Composición del calostro, la leche de transición y la leche

Componente	Número de ordeño						
	1	2	3	4	5	11	
	Calostro	Leche de transición					Leche entera
Sólidos totales, %	23,90	17,90	14,10	13,90	13,60	12,50	
Grasa, %	6,70	5,40	3,90	3,70	3,50	3,20	
Proteína, % ¹	14,00	8,40	5,10	4,20	4,10	3,20	
Anticuerpos, %	6,00	4,20	2,40	0,20	0,10	0,09	
Lactosa, %	2,70	3,90	4,40	4,60	4,70	4,90	
Minerales, %	1,11	0,95	0,87	0,82	81,00	0,74	
Vitamina A, ug/dl	295,00		113,00		74,00	34,00	

¹Incluye el porcentaje de anticuerpos indicados en la siguiente línea,

Fuente: Wattiaux (2002)

La mayor diferencia entre el calostro y la leche, es su elevado contenido de inmunoglobulinas (50% de los sólidos totales). Wattiaux (2002) menciona que la concentración de inmunoglobulinas o anticuerpos en el calostro, promedia 6% (6g/100g), con un rango de 2 a 23%. En contraste, la concentración de anticuerpos en la leche es únicamente del 0.1%.

Los bovinos presentan una placentación epiteliochorial, que impide el paso de macromoléculas; por ello, esta especie es prácticamente agammaglobulinémica al nacimiento, necesitando la ingestión y absorción de calostro rico en anticuerpos (Bacha, 1999). El ternero, al ingerir el calostro, recibe inmunidad pasiva contra aquellos microorganismos a los cuales se expuso previamente la vaca, garantizando la protección inmediata contra agentes presentes en su entorno, mientras él mismo es capaz de producir su propia respuesta inmune.

Los neonatos deben mamar leche calostrual antes de que transcurran 24 horas de nacido, lapso en el cual se absorben las inmunoglobulinas por parte del enterocito, gracias al elevado diámetro de los poros intestinales (20 a 35% en las primeras horas de nacido); luego de pocas horas, estos poros inician su cierre, lo cual dificulta y finalmente impide el transporte y absorción de macromoléculas (17% a la hora 13 de vida) (Rueda N 2004, Mella, 2003). Se recomienda que el ternero mame calostro en proporción cercana al 6% de su peso corporal, antes de que transcurran 6 a 8 horas de nacido (Rueda N 2004). Mella (2003) recomienda un suministro con base en los niveles de Ig

necesarios, asegurando que el ternero consuma al menos 2 litros de calostro, tan pronto sea posible durante las primeras 12 horas de nacido, y dos litros más dentro de las siguientes 12 horas; la meta sería que el ternero obtenga 10 gr. de Ig por litro de suero sanguíneo, siendo el volumen de suero en un ternero, a las 24 horas de nacido, de aproximadamente un 10% de su peso corporal.

La glándula mamaria elabora inmunoglobulinas IgA, mediante las células plasmáticas que derivan de linfocitos B originados en el intestino, cuando la madre se expone a microorganismos patógenos. Estas inmunoglobulinas migran con las células plasmáticas hacia la leche (Rueda N 2004). La transferencia de IgG e IgM de la sangre al tejido mamario, se inicia 2 a 4 semanas antes del parto, alcanzando el máximo nivel al momento del parto. Por lo tanto, un parto prematuro, o un periodo de secado excesivamente corto, o el parto inducido, originan calostros bajos en inmunoglobulinas (Ig), específicamente los de Ig del tipo G.

En general, el contenido de Ig del calostro depende de diversos factores: la edad, el número de partos (las novillas poseen menores concentraciones de Ig que las vacas adultas), la raza, el estado nutricional, el programa de vacunación, el parto prematuro, la lactación prematura (pérdida de leche), el tiempo transcurrido después del parto, el estado sanitario general e individual de la glándula, o factores de manejo del calostro, como el tiempo y la temperatura de almacenamiento.

Las diferencias en número de partos es debida a que las vacas adultas han recibido una estimulación antigénica durante más tiempo, y, además, poseen una glándula mamaria con una capacidad secretora superior, y un mecanismo activo de transporte de Ig más eficaz. En cuanto a las diferencias de raza, se han encontrado mayores niveles de Ig en calostro de vacas Jersey, comparadas con vacas Holstein bajo las mismas condiciones. En el primer ordeño se libera la mayor cantidad de Ig, cuya concentración se reduce drásticamente en los siguientes días (Tabla 1). Así, en las primeras 12 horas hay una reducción del 46,9% del nivel máximo de albúminas y globulinas. Por lo tanto, un goteo excesivo, o un ordeño antes del parto, reducen sensiblemente la calidad del calostro (Bacha, 1999). En la tabla 2, se muestra cómo cambia la composición del calostro a medida que pasan las horas posparto.

Tabla 2: Evolución de la composición del calostro en la vaca (%)

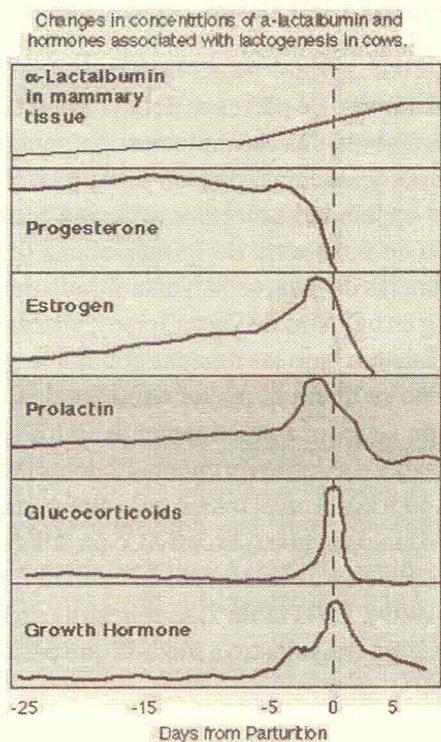
Tiempo	Agua	Caseína	Albúmina globulina	Grasa	Lactosa
Parto	66,40	5,57	16,92	6,50	2,13
12 horas	79,10	4,47	8,98	2,50	3,51
24 horas	84,40	4,23	2,63	3,60	4,24
36 horas	85,80	4,08	1,64	2,10	4,14
48 horas	86,30	3,91	1,23	3,70	4,51
60 horas	86,00	3,62	1,08	3,70	4,38
72 horas	86,00	3,55	1,06	3,90	4,63

Fuente: (Bacha, 1999)

1.3 Control hormonal de la lactogénesis

Como en el parto la producción de leche calostrual aumenta dramáticamente, la glándula mamaria debe absorber grandes cantidades de sustratos de la sangre. Aunque los lactocitos ya tenían la capacidad de producir leche, la progesterona, que mantiene la gestación, es inhibitoria de la lactogénesis; en el periparto, la progesterona llega a los niveles mínimos, los estrógenos se encuentran en niveles altos, lo cual, a su vez, estimula la secreción de prolactina. Los niveles de glucocorticoides y hormona del crecimiento también están elevados (ver gráfica 1).

Gráfica 1: Cambios en las concentraciones de diferentes hormonas implicadas en la Lactogénesis II.



Fuente: <http://animsci.agrenv.mcgill.ca>

El complejo hormonal para que inicie la secreción de la glándula mamaria en la lactogénesis I y II, son la prolactina (PRL), la insulina, la hormona del crecimiento (STH) o somatotropina, el cortisol, los glucocorticoides, el lactógeno placentario (LP), los estrógenos, la progesterona y las hormonas tiroidea (T3) y paratiroidea.

La Prolactina

Sus receptores se encuentran en la membrana del lactocito. El número de receptores va aumentando a medida que transcurre la primera fase de la lactogénesis, e inmediatamente después del parto aumentan aún más; también aumenta la secreción de prolactina. Con esto se aumenta la síntesis de las proteínas de la leche, en particular las caseínas.

Las vacas multíparas tienen mayor producción de leche y niveles más altos de prolactina que las primíparas. Cuando se suprime el ordeño en vacas por uno o dos días, los niveles de prolactina son menores que en vacas con dos ordeños diarios. Los niveles séricos de prolactina son máximos 15-20 minutos después de iniciado el ordeño, para descender 10 a 15 veces después de éste. Los niveles más bajos se encuentran después del secado, de 7 a 6 semanas antes del parto, y el nivel más elevado es hacia la 8ª semana de lactación; la temperatura también influye en la secreción, siendo los 18°C la temperatura más apropiada para la óptima producción de prolactina: los niveles no varían entre ordeños de la mañana y de la tarde.

El control de la secreción de prolactina por la hipófisis, ocurre por retroalimentación positiva, o por estímulo neural en el hipotálamo. El hipotálamo produce el factor inhibidor de prolactina (FIP), que se agota con la succión o con el ordeño; también la epinefrina y la acetilcolina lo reducen. La tiroxina (T4) y la T3 inducen el aumento en la secreción de prolactina. El efecto del ternero sobre la secreción de la prolactina difiere: si el ternero estimula el pezón, se eleva la secreción; si está cerca sin mamar, no afecta la secreción, o la disminuye (Ávila y Romero, 1992).

La progesterona

La progesterona estimula el desarrollo lóbuloalveolar de la glándula mamaria, pero mantiene detenido el parto y la lactogénesis. Una vez el cuerpo lúteo y la placenta cesan en su función de producir progesterona, se desbloquea la secreción de prolactina, lo cual induce que el tejido sea

capaz de producir α -lactoalbúmina, lactosa y caseína. La progesterona se une a sus receptores y compite, además, con el receptor de los glucocorticoides.

Los estrógenos

Los estrógenos estimulan la secreción de la prolactina, aumentan, junto con los glucocorticoides, el número de receptores de prolactina y, además, se ha sugerido que estimulan la síntesis de las caseínas y la α -lactoalbúmina.

Los glucocorticoides, la insulina y la hormona del crecimiento

Las secreciones de la glándula adrenal inician la lactogénesis, inducen la diferenciación del retículo endoplasmico liso y del aparato de Goly en el CEM; esta diferenciación es esencial para permitir que la prolactina induzca la síntesis de las proteínas de la leche. El papel que juegan la insulina y el Factor de crecimiento insulinoide (IGF), puede estar relacionado con la absorción de glucosa, elemento crítico para la producción de lactosa; además, podrían estar involucrados en la expresión de los genes de síntesis de proteína. La hormona del crecimiento puede inducir efectos sobre la lactogénesis, aumentando la secreción de IGF.

1.4 Lactogénesis III o galactopoyesis

La galactopoyesis es definida como el mantenimiento de la lactancia, una vez que ésta se ha establecido. Los cambios que ocurren en la glándula mamaria son, en parte, regulados por las hormonas galactopoyéticas y, en parte, por factores mamarios locales (Mustafa, 2003). La galactopoyesis inicia con la producción de la leche de transición (24-72 horas posparto), y termina cuando se desencadena la involución de la glándula mamaria. Las características de la misma se muestran en las tablas 1 y 2.

El mantenimiento de la lactancia parece estar bajo la influencia de una combinación de factores endocrinos, autocrinos y metabólicos, los cuales varían de acuerdo con las especies y la etapa de lactancia. La remoción de la leche de la glándula mamaria es uno de los factores más importantes para el mantenimiento de la secreción de leche en los mamíferos. (Hartmann et al. 1996).

Las hormonas de la galactopoyesis que regulan la lactación establecida, son: la prolactina, la hormona del crecimien-

to, el lactógeno placentario, los glucocorticoides, las hormonas tiroideas y los esteroides ováricos. También se acepta a la insulina y la oxitocina como hormonas relacionadas con la conservación de la lactogénesis o galactopoyesis. (Rueda N 2004).

La **insulina** está involucrada en la partición de nutrientes hacia la glándula mamaria, Ayadi (2003). Los **esteroides** adrenales son esenciales para el mantenimiento de la lactación. La hormona del crecimiento (GH) se requiere para el mantenimiento de la galactopoyesis en la vaca -especie en la que se incrementa la producción de leche, sin modificar el volumen de la ingesta diaria y el metabolismo basal (Rueda N 2004)- García (2002) menciona que la administración de BST a vacas lecheras aumenta la producción al mismo tiempo que aumenta el consumo de materia seca y, con ello, aumenta el consumo de energía para la lactancia sin detrimento de la condición corporal, la reproducción ni la composición de la leche.

Respecto a las hormonas **tiroideas**, éstas son consideradas esenciales para la secreción máxima de leche; sin embargo, el efecto de las hormonas tiroideas se considera compleja o paradójica, por cuanto las vacas lactantes presentan menores niveles que las vacas no lactantes. (Rueda N 2004)

La **prolactina** (PRL) es la hormona fundamental en el complejo hormonal de la galactopoyesis (Tucker, 2000). Cuando no se eyecta leche de la glándula por falta de ordeño, los niveles de PRL disminuyen, y cesa la producción de leche en el alvéolo lácteo. El empleo de fármacos inhibidores de la secreción de PRL, como la bromocriptina, logra una marcada disminución en la producción de la leche por esto, se emplea como inductor del secado de las vacas.

Knight (2001) resalta el importante papel de la PRL en la galactopoyesis, y su efecto positivo en la persistencia de la lactación y del mantenimiento del pico de producción.

Se han identificado otros factores no hormonales en la regulación de la síntesis de la leche. La cantidad total de leche producida, durante una lactación, es determinada primariamente por el pico de producción y la persistencia de la lactación. La persistencia varía ampliamente entre individuos con un coeficiente de variación de 60%, comparado con 20% para la producción de leche. Los factores que afectan la persistencia, han sido identifica-

dos a partir de estudiar la curva de lactación; entre ellos, se encuentran: genética, parición, efecto de la gestación, temporada de amamantamiento, nutrición y rendimiento lácteo (Córdova et al. 2003).

Capuco et al. (2003) mencionan que el incremento en la producción de leche hasta el pico de lactancia, de la semana 2 a la semana 13, parece estar relacionado con la capacidad de síntesis del lactocito (hipertrofia), más que a un incremento en el número de células secretoras. Salama (2005) reporta que el declive progresivo en la producción de leche, después del pico de lactancia, está asociado con un decremento en el contenido de DNA total del parénquima mamario, representando una caída neta en el número de células.

En los últimos años, se ha considerado la Leptina como una hormona que también interviene en la síntesis de la leche en la glándula mamaria bovina, con un papel prioritario en la síntesis de ácidos grasos, prolactina e insulina; aparentemente tienen un papel comodulador (Feuermann et al.) (2004) y Smith y Sheffield (2002).

2. EYECCIÓN DE LA LECHE

La leche la elaboran los alvéolos, y el producto se acumula en los conductos excretores y en el seno galactóforo donde permanece almacenada hasta el momento del ordeño; así aumenta la presión de la ubre (Tarazona y Vargas, 1992). Al inicio del ordeño, la leche se encuentra a dos niveles: la primera fracción, situada en las cisternas y en los grandes conductos galactóforos (*leche cisternal*), que corresponde a la leche fácil de extraer por simple presión a nivel del pezón; y la segunda fracción, que se encuentra en la región alveolar y en los conductos lobulares finos (*leche alveolar*), que corresponde a la leche de difícil extracción (Ayadi, 2003). En las vacas de gran producción lechera, el tejido mamario es muy elástico, y cada cuarto podría almacenar unos 10 litros de leche (Tarazona y Vargas, 1992).

La salida de la leche desde el alvéolo, es acompañada de la contracción de las células mioepiteliales que se sitúan alrededor del alvéolo y los ductos, a través del sistema canalicular o galactóforo; este evento se conoce fisiológicamente como eyección de la leche (Neville, 1997).

Los estímulos neurohormonales resultantes de la palpación del pezón, succión, u otro estímulo que la vaca aso-

cia con el ordeño, son transmitidos a través del sistema nervioso central, a lo largo de los nervios somáticos, hacia la médula, y de ahí al hipotálamo, causando la liberación de oxitocina y, en menor grado, de vasopresina, desde el lóbulo posterior de la hipófisis a la sangre.

La oxitocina viaja a través del torrente sanguíneo, llega hasta la glándula mamaria, y produce la contracción de las células mioepiteliales, lo que fuerza el descenso de la leche a través de los conductos galactóforos hacia las cisternas de la glándula y del pezón (Ávila y Romero, 1992, Ayadi 2003).

Durante los 2 primeros minutos de colocación de las pezoneras, la concentración plasmática de oxitocina aumenta rápidamente, y después baja lentamente hasta alcanzar su concentración basal a los 10-15 minutos del inicio del ordeño (Costa et al. 2004).

Las razas lecheras *Bos taurus* han sido seleccionadas genéticamente en forma intensiva por muchas más generaciones que el *Bos indicus*. En las razas lecheras mejoradas genéticamente, la succión ha sido remplazada exitosamente por la estimulación proporcionada por el ordeño manual, o el mecánico. Se considera que una de las consecuencias de la selección genética de *Bos taurus*, posiblemente haya sido una alteración en la regulación de la eyección de la leche; aunque también se cree que al haber sido seleccionadas por rapidez y facilidad de ordeño, probablemente hayan adquirido una menor dependencia al reflejo de eyección de leche. La remoción de leche, en forma manual o a través de máquinas de ordeñar, no es bien aceptada por los *Bos indicus*.

El mecanismo completo, responsable de la inhibición de la eyección de la leche en vacas en amamante, es aún poco claro, pero se sabe que la perturbación ocurre a nivel central o periférico del sistema nervioso, en condiciones habituales. Las situaciones de ordeño (succión por un ternero extraño, retiro del ternero antes del ordeño, ordeño en presencia del propio ternero, sitio de ordeño desconocido) ejercen un efecto en la regulación de la eyección de la leche. En vacas con genética cebú, la remoción exitosa de la leche parece depender de niveles más altos de oxitocina, para poder lograr una respuesta de eyección adecuada. Esto se logra usando el ternero para estimular a la vaca durante el ordeño. Se requieren estudios sobre persistencia de la lactancia en vacas cruzadas y cebuinas en el trópico bajo (Costa et al. 2004).

Cuando el reflejo de eyección de la leche está ausente, o inhibido, sólo se obtiene la fracción de leche cisternal, lo cual influye en la composición grasa. En vacas lecheras, la concentración en grasa de la leche aumenta con la descarga de oxitocina, ya que al final del ordeño se realiza el drenaje de la leche alveolar, que es 2,5 a 5 veces más rica en grasa que la fracción cisternal (Ayadi 2003).

3. INVOLUCIÓN DE LA GLÁNDULA MAMARIA

Involución es un término utilizado para referirse a la regresión gradual de la glándula mamaria, después de terminar su función durante la lactancia. Los eventos que ocurren durante esta etapa son muy importantes, debido a que tienen un gran impacto en la siguiente lactación (Svennersten-Sjaunja y Olsson, 2005); las prácticas de manejo, que se realizan para que comience la involución, es el proceso de secado, y el período en el que se realiza se denomina período seco. Durante el período seco no sólo ocurre la involución, sino que también se lleva a cabo la lactogénesis I de la siguiente lactancia.

Durante el secado, la leche se acumula en la glándula, aspecto que incrementa la presión intramamaria, lo que inhibe, a su vez, la producción de leche e inicia la muerte del tejido alveolar que se reemplaza por linfocitos, células plasmáticas, células sebáceas y fibroblastos. El descenso de la curva de lactancia ocurre como un proceso de involución gradual, después del pico de la lactancia, (Garcés et al. 2004).

Durante la involución, se llevan a cabo 4 eventos: incremento de la presión intramamaria, incremento de la apoptosis, regresión de la función secretora de las células epiteliales mamarias y bajos niveles de proliferación de las mismas Annen et al. (2004),

La apoptosis tiene lugar tanto en procesos de morfogénesis normal o remodelamiento tisular, como en el caso de la involución del tejido mamario; o en respuesta a infección, o daños irreparables de la célula. (Hurley, 2000).

El cambio a nivel de estructuras se inicia en las partes superficiales de los lóbulos alveolares, en la región de la cisterna y en los conductos lactóforos grandes. En los lóbulos pueden ocurrir tres tipos distintos de involución (Steven 1998), así:

- **involución restitutiva**, que es cuando ocurre una restitución casi completa de la estructura juvenil, con acumulación de tejido graso interlobular; este tipo de restitución se extiende sobre la ubre después de la primera lactancia; cuando ha habido más de una lactancia, este tipo de restitución se restringe exclusivamente a algunas regiones.

- **Involución por tejido conectivo**, este tipo de involución se caracteriza por el engrosamiento del tejido conectivo interalveolar, y producción de un tejido conectivo interlobular flojo y muy celular; se presenta después de la primera lactancia en el área de la cisterna y de los conductores lactóforos grandes; en posteriores lactancias, la involución por tejido conectivo se realiza en toda la glándula mamaria. La involución restitutiva y también la involución por tejido conectivo, permiten la completa recuperación de la función de los lóbulos involucrados en la siguiente lactancia.

- **Involución quística**, es la involución del tejido conectivo interalveolar, en el cual los alvéolos vecinos confluyen y producen quistes; de esta manera, los lóbulos se degeneran, haciendo la recuperación imposible. Esta es una involución que se presenta a medida que aumenta el número de lactancias. Empieza en la región de la cisterna y de los conductos lactóforos grandes, y puede extenderse, durante la edad avanzada del animal, sobre toda la glándula mamaria.

El período seco es importante para el reemplazo de las células senescentes del epitelio mamario, así como para el incremento en el componente epitelial de la glándula mamaria antes del parto, y en el reinicio de la siguiente lactancia.

Durante las primeras tres semanas del período seco, se presenta una reducción del área tisular ocupada por los alvéolos y la red de conductos; a continuación se presenta un incremento en la misma, que alcanza el máximo a los 7 días preparto. En las vacas secas la proporción de células potencialmente secretoras se distribuyen y sufren cambios: a los 53 días preparto representa el 25% del total de células epiteliales; 78% al día 20 preparto, y a 98% en el día 7 preparto. Estos eventos explican, en buena medida, la disminución en la producción de leche en vacas que no son secadas antes del parto (30 a 25% menos de leche).

Referente al cambio en la secreción de la glándula mamaria, Correa (2003) incluye la rápida disminución en la concentración de lactosa, que sería consecuencia de la disminución en su síntesis, así como en el funcionamiento de los mecanismos asociados de transporte de agua. Se incrementa la concentración total de proteínas debido, parcialmente, a la reabsorción de agua, así como al incremento en la concentración de lactoferrina, albúmina sérica e inmunoglobulinas. La lactoferrina es considerada como la principal proteína de las secreciones que se presentan durante la involución, y cuya función más importante es la de ser factor de resistencia no específico a enfermedades.

Un resumen de los principales cambios ocurridos en las secreciones mamarias durante el período seco, se presenta en la Tabla 3.

Los cambios ocurridos en la glándula mamaria durante la involución se relacionan positivamente con la actividad de una proteinasa alcalina (Politis et al., 1989) y con la disminución de células epiteliales mamarias, que se relaciona con decrementos en los niveles de prolactina, hormona del crecimiento, y factor de crecimiento insulino dependiente (IGF-I).

4. BIBLIOGRAFÍA

Annen EL, Collier RJ, McGuire MA, y Vicini JL. 2004. Effects of Dry Period Length on Milk Yield and Mammary Epithelial Cells. *J. Dairy Sci.* 87:(E Suppl.):E66-E76

Avila S y Romero L. 1992. Anatomía y fisiología de la glándula mamaria. En: Producción de leche con ganado bo-

vino. Capítulo 6. P 217-251. www.fmvz.unam.mx/bibliovir/BvS1Lb/BvS1Pdf/Avila/cap6.pdf

Ayadi M. 2003. Evaluación de la estructura interna de la ubre mediante ecografía y efectos de la frecuencia de ordeño en vacas lecheras Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona. 89 p

Bacha F. 1999. Nutrición del ternero neonato. Xv curso de especialización. Avances en nutrición y alimentación animal

Capuco AV, Ellis SE, Hale SA, Long E, Erdman RA, Zhao X and Paap J. 2003. Lactation persistency: insights from mammary cell proliferation studies. *J. Animal. Sci.* 81 (suppl 3):18-31.

Costa D, Douglas Dr y Reine mann J. 2004. La necesidad de estimulación en diversas razas bovinas y en otras especies. Novedades lácteas. Ordeño y calidad de leche No. 408. Instituto Babcock. Universidad de Wisconsin. 10p. babcock@cals.wisc.edu URL: <http://babcock.cals.wisc.edu>

Córdova A, Saltijeral JA y Pérez JF. 2003. Avances recientes en las condiciones higiénico-sanitarias para la producción de leche. Ediciones técnicas reunidas. 1 Departamento de Producción Agrícola y Animal. Ecodesarrollo de la Producción Animal. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco. ale57@progigy.net.mx. Departamento de Patología Animal II Facultad de Veterinaria. Universidad Complutense de Madrid, España. *Producción Animal* 186: 52-62

Correa HJ. 2001. Crecimiento de la glándula mamaria durante el periodo seco. Curso de Educación continuada : Nutrición y alimentación de la vaca en transición. Universidad Nacional de Colombia. Medellín. hjcc_unal@hotmail.com

Tabla 3. Resumen de cambios en la composición de las secreciones mamarias durante el período seco.

Componente de la leche	Involución activa	Involución pasiva	desarrollo nuevo Calostro génesis
Lactosa	descendiendo	bajo	aumentando (tarde)
proteínas lácteas	descendiendo	bajo	aumentando
Grasa láctea	descendiendo	bajo	aumentando
Volumen de fluidos de la ubre	descendiendo	bajo	aumentando
Concentración de:			
Componentes lácteos	descendiendo	bajo	aumentando
leucocitos	aumentando	alto	bajo
lactoferrina	aumentando	alto	bajo
inmunoglobulina	aumentando	alto	aumentando

Fuente: Hurley, 2002

- Feuermann Y, Mabjeesh J and A. Shamay. W 2004. Leptin Affects Prolactin Action on Milk Protein and Fat Synthesis in the Bovine Mammary Gland. *J. Dairy Sci.* 87:2941-2946
- Garcés R, Boza J, Acevedo A, Brand E, Bruckmaier R, López JL. Índice de persistencia y descripción de los primeros 100 días de la curva de lactancia de cabras saanen primíparas y múltiparas mantenidas en confinamiento. *Agric. Téc.* v.64 n.3 Chillán jul. 2004
- García A. 2002. La somatotropina bovina, su efecto sobre el crecimiento, la producción de leche y la reproducción. Memorias VI Congreso Venezolano de Producción e industria Animal. Valera 22 al 26 de Octubre de 2002. En: *Fisiología y Reproducción.* 26 p.
- Hartmann P, Owens R, David B y Kent J. 1996. Breast development and control of milk synthesis. <http://www.unu.edu/unupress/food/8F174e/8F174E02.htm>. (*Food and nutrition bulletin - Volume 17, Number 4, December 1996.*)
- Hurley, W.L. 2002. Lactation Biology ANSCI 308 - University of Illinois (lesson: Milk Ejection). Web-site: <http://classes.aces.uiuc.edu/AnSci308>.
- Knight CH. 2001. Overview of prolactin's role in farm animal lactation. *Livest. Prod. Sci.* 70:87-93.
- Mella C. 2003. Factores a considerar para el logro de una adecuada alimentación con calostro. Circular de extensión técnico ganadera. No 29. p 9-17. Universidad de Chile. Facultad de Ciencias Agronómicas. Departamento de Producción Animal. prodam@abello.dic.uchile.cl
- Rueda N. 2004. Glándula mamaria y lactancia. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia.
- Departamento de Ciencias para la salud. Programa Universidad virtual. <http://www.virtual.unal.edu.co/cursos/veterinaria/2006359/index.html>.
- Salama A. 2005. Modifying the lactation curve in dairy goats: effects of milking frequency, dry period and kidding interval. Universidad Autónoma de Barcelona. Tesis Doctoral. 163 p.
- Mustafa A. 2001. Lactogenesis. Biology of lactation. 342-460B. Course online. McGill University. p 1-4. <http://animsci.agrenv.mcgill.ca/courses/460/topics/5/text.pdf>.
- Neville M. 1997. Regulation of milk lipid secretion and composition. *Annual Review of Nutrition* Vol. 17: 159-184 (Volume publication date July 1997) (doi:10.1146/annurev.nutr.17.1.159) (<http://mammary.nih.gov/reviews/lactation/Neville001/#alveolus>).
- Smith JL y Sheffield LG. Production and regulation of leptin in bovine mammary epithelial cells. *Domest Anim Endocrinol.* 2002 May;22(3):145-54.
- Tucker HA. 2000. Hormones, mammary growth and lactation: a 41 years perspective. *J. Dairy. Science.* 83:874-884.
- Wattiaux M. 2002. Crianza de terneras del nacimiento al destete. : importancia de alimentar con calostro. Escenciales lecheras. Universidad de Wisconsin. Instituto Babcock. Publicación de extensión. P 109-112. <http://babcock.cals.wisc.edu>.
- Zamora JD, Otálora I, y Brenes O. 2005. La apoptosis y su relación con diversos nutrientes. *Rev. chil. nutr.* [online]. dic. 2005, vol.32, no.3 [citado 10 Septiembre 2006], p.178-190. Disponible en la World Wide Web: <http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0717-75182005000300002&lng=es&nrm=iso>. ISSN 0717-7518.
- Zaragoza R. 2004. Cambios en la expresión de los genes involucrados en el ciclo celular y apoptosis durante el destete en la glándula mamaria de rata lactante. papel del GSH. Tesis de Doctorado Universidad de Valencia España. 165 p. <http://animsci.agrenv.mcgill.ca/courses/460/topics/5/text.pdf>

