

FISIOLOGIA DE LA GLANDULA MAMARIA

Dr. Héctor Pérez Esteban DrC.

Las señales que inician la lactogénesis indican el cambio de la nutrición del feto durante la vida intrauterina a la neonatal donde la glándula mamaria juega un papel activo. Las adaptaciones metabólicas que caracterizan este proceso se encuentran bajo regulación hormonal y los eventos claves incluyen el incremento del riego sanguíneo de la glándula, la disminución de la utilización de nutrientes por los tejidos periféricos y su incremento por la glándula mamaria para la producción de leche (Collier et al., 1984).

INTRODUCCIÓN

Gracias a la explosión tecnológica de la última década del siglo pasado, el conocimiento generado de los modelos de animales transgénicos permitió mejorar la eficiencia de la producción animal al modificar los genes específicos relacionados con la glándula mamaria y abrir nuevas expectativas para la producción de leche.

A pesar de este gran desarrollo tecnológico, la globalización que enfrenta el mundo actual con una distribución irracional de recursos impone a los países subdesarrollados el reto que representa lograr una ganadería eficiente bajo condiciones difíciles con bajos insumos y tecnologías que no satisfacen las crecientes demandas en la producción de leche. Para los investigadores del ramo el desafío se torna más complejo si tenemos en cuenta que la mayor parte de estos países se encuentran en zonas tropicales donde las razas lecheras altas productoras no pueden expresar a plenitud su potencial genético por efecto del estrés de calor no siendo siempre factible la introducción de transferencias tecnológicas. Algunos de estos aspectos se abordan en múltiples trabajos desarrollados mientras que en otros casos se profundizó en el estudio de variables fisiológicas que permitan predecir la producción y la descripción biológica de las curvas de lactancia para discriminar cambios en la intensidad de producción asociados con diferentes condiciones del medio. Igualmente resulta de interés aspectos importantes de los avances más recientes en la fisiología, el metabolismo, la reproducción, la aplicación de marcadores genéticos para la selección, el efecto del medio ambiente y la reducción del estrés de calor en la vaca lechera.

La capacidad de las razas lecheras de expresar su potencial genético bajo las condiciones del trópico húmedo en países subdesarrollados continúa llamando

la atención de numerosos investigadores. El problema fundamental estriba en la interacción del animal con su medio ya que la eficiencia productiva no se puede expresar en toda su magnitud fuera de la zona de termoneutralidad.

El nuevo enfoque social de la ganadería concibe la población animal como un elemento dentro de una estructura de producción sin fronteras entre lo biológico, lo ecológico, lo económico y lo social. De esta forma se considera, como criterio de salud animal, la influencia que ejercen las condiciones ambientales y de manejo que posibilitan la aproximación de los indicadores bioproductivos a su máximo potencial productivo. Resulta difícil precisar con exactitud las condiciones óptimas del medio ambiente para lograr un adecuado crecimiento y desarrollo con vistas a la incorporación temprana de las novillas, la repetición de los ciclos reproductivos y la producción de leche bajo estas condiciones debido a la interacción sobre el balance térmico de diferentes hormonas y otras fuentes de variación no menos importantes. Las investigaciones desarrolladas en este campo, generalmente se han encaminado a evaluar la repercusión negativa del clima sobre el fisiologismo animal, ya que la capacidad para reaccionar ante estos cambios y regular adecuadamente la temperatura corporal depende de la habilidad en primera instancia del sistema nervioso y endocrino. Por ello, en un intento por aliviar el efecto del clima se ha empleado entre otros métodos las naves de sombra y el enfriamiento por evaporación con resultados satisfactorios sobre este indicador productivo. En otros estudios se comprobó que la administración de agua de bebida fría incrementó los niveles de hormonas tiroideas y la producción de leche hasta 1,2 kg/día. En nuestro país, la uniformidad en la construcción de vaquerías típicas con sus naves de sombra unido a la actual política de reforestación y los postes vivos empleados en las cercas favorecerán el bienestar en que se desarrolla la masa ganadera.

En la actualidad, los criterios que se vienen manejando en muchos países del trópico americano desechan la idea de explotar razas de origen europeo por los malos resultados obtenidos en el comportamiento reproductivo y la corta vida útil. Por ello existe convergencia entre muchos productores e investigadores de centrar sus esfuerzos en el ganado de doble propósito. La política de sostenibilidad en los variados sistemas de explotación pecuario que caracterizan esta área debe y puede contemplar la coexistencia de diferentes formas de producción atendiendo al nivel de rendimiento en función de las condiciones particulares de cada región. Los sistemas de producción intensivos con altos insumos y genofondos especializados pueden ser también una alternativa para lograr grandes volúmenes de producción que satisfaga la demanda creciente de proteína de los núcleos poblacionales urbanos cuya tendencia al crecimiento es cada vez mayor con respecto al sector rural.

Anatomía funcional de la glándula mamaria

Se considera como una glándula sudorípara modificada de tipo lóbulo alveolar y origen ectodérmico. Está formada básicamente por dos tipos de tejido, el parénquima o tejido glandular y el estroma. El estroma está representado por un sistema de tubos ramificados que terminan en extremidades abultadas, en forma de alvéolos o acini formando el parénquima. Es una glándula tubulosa

acinosa y se compone en realidad de gran número de glándulas elementales o lóbulos que a su vez, se subdividen en lobulillos y estos en acini. Cada acini consta de una membrana propia y de dos filas de células, una interna o hilera secretora y otra externa compuesta de elementos mioepiteliales. Las células alveolares epiteliales constituyen la unidad funcional de la glándula ya que es aquí donde se produce la síntesis de los componentes básicos de esta secreción aunque no se excluyen las células de las paredes de los conductos por tener cierta participación. Las células epiteliales que integran el acini varían su forma en dependencia del estado de repleción alveolar y presentan en la porción apical numerosas microvellosidades, mientras que la porción basal es rugosa lo que facilita los procesos absorptivos a partir de la red capilar gracias al íntimo contacto con la membrana basal. Los conductos excretores según su situación, se dividen en tres grupos: conductos intralobulares, interlobulares y galactóforos o colectores.

La elevada actividad secretora de la glándula mamaria exige un elevado aporte sanguíneo el cual aumenta después del parto por derivación de la sangre destinada previamente al útero. En los rumiantes el riego arterial procede de la arteria pudenda externa que atraviesa el conducto inguinal y se divide en dos arterias mamarias. Las arteriolas se ramifican en el tejido mamario formando una rica red capilar dispuesta alrededor de los alvéolos y finalmente existe una amplia red de plexos venosos en los que la sangre circula muy lentamente y un importante sistema de vasos linfáticos. La sangre retorna de la glándula mamaria en la vaca por tres troncos principales: la vena pudenda externa, que atraviesa el conducto inguinal; la vena subcutánea abdominal (vena de la leche) que desemboca en la vena cava craneal y la vena basal caudal, que hace en la vena cava caudal.

Su disposición anatómica toraco abdominal, toraco inguinal o inguinal varía según la especie animal. En los pequeños rumiantes y en la yegua aparece un complejo glandular par simétricamente ubicado a ambos lados en la región inguinal de forma similar a la vaca donde son dos; en la gata son cuatro dispuestos en la región toraco abdominal, en la perra y la cerda su presentación es toraco inguinal en cantidad de cuatro o cinco y seis a siete respectivamente.

Mamogénesis

Su esbozo puede identificarse desde los primeros estadios del desarrollo embrionario en forma de agrupamientos celulares subepidérmicos denominados crestas mamarias. Este esbozo inicial al parecer, no requiere de acciones hormonales estrogénicas para su desarrollo fetal en la hembra. Sin embargo en igual etapa en el macho, la baja concentración de andrógenos testiculares es capaz de provocar inhibición de su crecimiento al desprender el primordio mamario de la epidermis. Al nacimiento su desarrollo se restringe a una serie de conductos alrededor de una pequeña cisterna glandular y no hay presencia de músculo liso ni esfínter del pezón.

Durante el periodo de crecimiento postnatal, el desarrollo del tejido mamario es limitado y acompaña al desarrollo somático. En esta etapa aparece el músculo liso y el esfínter del pezón y su crecimiento se debe al aumento de tejido

conectivo fibroso y depósito de grasa, no así al desarrollo del epitelio glandular. El arribo a la pubertad determina un aumento considerable de su volumen por interacción de la GH y otras hormonas de acción sistémica con la puesta en marcha del eje hipotalámico hipofisario gonadal que posibilita el sincronismo funcional de la foliculogénesis y la esteroidogénesis. De esta forma los estrógenos ováricos promueven el crecimiento y desarrollo del sistema de conductos galactóforos, mientras que la progesterona secretada en el cuerpo lúteo actúa sobre la porción lóbulo alveolar de la glándula. Su máximo desarrollo tiene lugar durante la gestación, momento a partir del cual se prepara para la inminente producción de leche. En el ganado bovino esto se observa sobre todo en el último trimestre de la gestación. En este periodo el desarrollo se produce en acción sinérgica con la GH y la ACTH. La elevada concentración de progesterona refuerza sobremanera la formación de lóbulos de tejido alveolar que garantizan una mayor producción láctea. Contribuyen además al desarrollo en esta etapa las bajas concentraciones (niveles basales) de PRL, la hormona lactógeno placentaria que tiene actividad tipo GH y prolactínica, los glucocorticoides que estimulan el crecimiento generalizado y la GH a través de las somatomedinas que promueve la síntesis y depósito de proteínas. Por otra parte se ha informado que la PRL y los estrógenos al parecer inducen el crecimiento glandular mediante mediadores hormonales peptídicos al actuar como factores de crecimiento. Por otro lado, las hormonas tiroideas apoyan las profundas transformaciones morfofuncionales y metabólicas que acontecen en esta etapa en la glándula mamaria. Los estudios que en forma experimental han intentado reproducir el crecimiento y desarrollo mamario mediante la administración exógena de hormonas han puesto de manifiesto la participación de las hormonas antes señaladas y la importancia de los estrógenos y la progesterona en este proceso. En general se plantea que tiene lugar una elevación considerable de la población de receptores hormonales y de la sensibilidad de estos a la acción de las hormonas anteriormente mencionadas.

Cambios endocrinos que desencadenan la producción láctea

Las condiciones en que se desarrolla el parto tienen una decisiva influencia sobre la futura producción de leche y los cambios del perfil endocrino que propician su inicio comienzan a producirse próximo al parto, dependen de la relación madre feto y del cambio de la actividad funcional de órganos endocrinos transitorios tales como el cuerpo lúteo y la placenta. En este sentido se ha informado que la reducción de los niveles circulantes de esteroides (estrógenos y gestágenos) al ocurrir la expulsión de la placenta determina que la glándula mamaria se haga más sensible a la acción de las hormonas que integran el complejo galactopoyético, principalmente la PRL por el rol que desempeña mediando la síntesis de los componentes básicos de la leche y los glucocorticoides al incrementar el desvío de nutrientes y metabolismo de la glándula unido a las hormonas tiroideas. Estas acciones se refuerzan primero por los estímulos que provienen de las contracciones uterinas que dan lugar al tránsito del feto por todo el canal del parto y después gracias a aquellos que se originan en la propia glándula mamaria a consecuencia de la succión y que rebotan hasta el hipotálamo estimulando la secreción de PRL y CRF.

Lactogénesis

Lactogénesis es el término empleado para referirse al inicio de la lactación que constituye básicamente un proceso de diferenciación del tejido mamario para entrar en fase secretora lo que está asociado con el final de la gestación y la proximidad al parto. Este proceso depende de un pool hormonal denominado complejo galactopoyético y del tejido mamario. Usualmente se divide en dos fases denominadas respectivamente fase I y II.

La lactogénesis requiere de una serie de cambios celulares gracias a los que las células epiteliales del alvéolo pasan a un estado secretor. Este proceso comprende una diferenciación citológica y enzimática que al final de la gestación y antes del parto sólo permite la síntesis y eyección de cantidades exiguas de leche.

Cambios celulares

La célula epitelial alveolar en estado secretor se caracteriza por un marcado desarrollo del retículo endoplásmico en las porciones basal y media de la célula y su membrana aparece recubierta por ribosomas. El aspecto microscópico del retículo endoplásmico que evidencia gran actividad se asocia con los intensos procesos de síntesis de la mayoría de las proteínas de la leche. Existen además de los ribosomas que están ligados a la membrana una considerable cantidad de estos en su forma libre. Igualmente el aparato de Golgi adquiere gran desarrollo formando sacos aplanados y se observa la presencia de vesículas hacia su porción periférica y se localiza por encima del núcleo de la célula. Por otro lado se produce incremento de la cantidad de mitocondrias las que además se caracterizan por un gran polimorfismo. En la porción apical del citoplasma se observan abundantes gotas de grasa, gránulos de proteínas y otros componentes de la leche y el contorno celular de esta porción presenta abundantes y pronunciadas microvellosidades.

Cambios enzimáticos

El incremento de la concentración de enzimas a nivel celular es expresión de los profundos cambios metabólicos que acontecen en la glándula para apoyar los procesos de biosíntesis de los componentes de la secreción glandular. Los cambios enzimáticos incluyen incremento de la síntesis de Acetil CoA carboxilasa, que promueve la síntesis de ácidos grasos y otras asociadas con el incremento de la captación de los sistemas de transporte de aminoácidos, glucosa y muchas otras biomoléculas necesarias para la producción de leche. En la hembra bovina próxima al parto se describe el incremento de la actividad de la Acetil CoA carboxilasa la que se mantiene con posterioridad al alumbramiento. Por su parte, la síntesis de lactosa depende de un grupo de enzimas que igualmente incrementan su concentración al final de la gestación. Entre ellas se describen la hexoquinasa, la fosfoglucomutasa, la glucosa pirofosforilasa, la glucosa 4 epimerasa y la lactosa sintetasa.

Lactogénesis fase I y II

En su primera etapa la lactogénesis se asocia con la formación del calostro que contiene una elevada concentración de inmunoglobulinas, mientras que la síntesis de lactoalbúmina y lactosa no se inicia hasta la segunda etapa de este proceso. En la vaca comienza aproximadamente de 0 a 4 días antes del parto y no es hasta que cesa el efecto inhibitor de la progesterona (alrededor de 48 horas antes del parto en la mayor parte de los mamíferos) al detectarse niveles circulantes elevados de PRL y glucocorticoides asociados con la presentación del parto que se desencadena una copiosa producción de leche (lactogénesis fase II). En la mujer la caída de la progesterona sérica no se produce hasta la presentación del parto, de ahí que la segunda fase de la lactogénesis en muchos casos no ocurre hasta alrededor de las 48 horas posteriores al alumbramiento. En cambio, en la cerda la fase II se produce inmediatamente antes o durante el parto. Por ello, resulta muy difícil obtener en la cerda secreción láctea con antelación al parto a diferencia de la vaca donde se puede observar una cantidad apreciable incluso algunos días antes de su presentación.

Eyección de la leche

Sin lugar a dudas, el estímulo mecánico sobre pezón mediante la succión de las crías o el ordeño manual o semiautomatizado constituye el factor desencadenante más importante en la eyección de la leche y mantenimiento de la lactancia. Esto es el resultado de un complejo reflejo de naturaleza neuroendocrina donde además participan los reflejos condicionados, gracias a la información que ingresa a través de los órganos de los sentidos.

El arco reflejo que determina su ejecución tiene como punto de partida los receptores cutáneos en forma de terminaciones nerviosas libres ampliamente distribuidos en el pezón de la glándula mamaria cuyo origen embrionario común con la piel determina además la presencia de fibras nerviosas de tipo sensitivo y motoras de naturaleza simpática que provienen de la médula espinal. De esta forma, el estímulo originado en los receptores transita por un conjunto de vías espinales ascendentes y probablemente también vías bulbares que integran y analizan la información para su posterior llegada a las neuronas magnocelulares de los núcleos supraóptico y paraventricular del hipotálamo que a su vez transmite el impulso a la neurohipófisis por vía de los fascículos del mismo nombre para la descarga de oxitocina mediante un mecanismo de vis a tergo. La hormona alcanza la circulación y llega a la glándula mamaria donde la amplia red capilar que rodea los alvéolos permite su acción sobre las células mioepiteliales. Los receptores específicos de membrana para la oxitocina en las células blanco dan lugar a la formación del complejo hormona-receptor que incrementa la formación de AMPc y tiene lugar la contracción de la célula mioepitelial del alveólo, conductos menores de la glándula, relajación de los conductos mayores, cisterna y pezón que permiten el ensanchamiento de estas estructuras y con ello alojar el volumen de leche a expulsar. Finalmente la eyección se ve reforzada por el incremento de la presión intramamaria por lo que durante el ordeño o la succión de la cría sólo basta con vencer la resistencia que opone el esfínter del pezón.

Composición y secreción de los componentes de la leche

Es una emulsión de color blanco y opaco compuesta por una fase acuosa denominada suero, una fase sólida formada por glúcidos entre los que se destaca la lactosa (4,5 a 5,0%), diferentes lípidos, entre ellos, triglicéridos, fosfolípidos, colesterol y ácidos grasos libres, una fracción proteica (3,2 a 3,5%) compuesta por caseína, alfa lactoalbúmina, beta lactoglobulina, albúmina e inmunoglobulinas, diferentes minerales, vitaminas hidrosolubles y liposolubles y elementos formes. Entre ellos en orden decreciente aparecen neutrófilos, linfocitos, monocitos y eosinófilos. La composición de la leche varía con la especie y la fase de la lactogénesis y depende del efecto de múltiples fuentes de variación y las interacciones que se establecen entre las mismas. Entre ellas se destaca la influencia del clima, estado de salud, sistema de manejo, plano nutricional, raza, individuo y número de lactancias. Su composición en la vaca varía durante la lactancia y se caracteriza por un incremento proporcional de su contenido en grasas, proteínas y minerales a medida que esta avanza y que la producción es menor.

Para la secreción de los componentes de la leche desde la célula epitelial glandular del alveolo se postulan cinco vías, de ellas las primeras cuatro son de tipo transcelular y la última de naturaleza paracelular. Básicamente la vía o ruta empleada depende de la estructura química de la biomolécula que atravesará la porción apical de la célula epitelial productora de leche.

❖ Ruta I

El mecanismo básico es la exocitosis y es la vía que utilizan algunos de los componentes más importantes de leche tales como proteínas, lactosa, calcio, fosfato y citrato. Estas biomoléculas quedan envueltas en vesículas de secreción a nivel del aparato de Golgi que al completar su maduración migran hacia la porción apical de la célula y su contenido se libera en el interior de la luz alveolar.

❖ Ruta II

Está reservada para la fracción lipídica de la leche cuya síntesis tiene lugar en el citoplasma y retículo endoplásmico. Inicialmente se forman pequeñas gotas de grasa que posteriormente se fusionan para dar lugar a glóbulos grasos que por ser solubles en la matriz lipóide de la célula epitelial son vertidos hacia la luz alveolar.

❖ Ruta III

Es facilitadora para el paso del agua e iones monovalentes. El agua resulta arrastrada por un gradiente osmótico creado por la lactosa, en tanto que los iones siguen en su recorrido al agua y generan un gradiente electroquímico a ambos lados de la membrana celular en su borde apical.

❖ Ruta IV

Esta ruta se encuentra destinada al paso por la membrana de las inmunoglobulinas que requieren a dicho efecto la presencia de un receptor. Una vez formado el complejo receptor-inmunoglobulina este queda incluido en el interior de una vesícula endocítica que vierte su contenido hacia la luz alveolar.

❖ Ruta V

Esta vía de tipo paracelular depende de las acciones combinadas de la PRL con el resto de las hormonas del complejo galactopoyético que determinan el establecimiento y mantenimiento de la lactancia y con ello el traspaso de los componentes del plasma y la migración de los elementos formes de la sangre que forman parte de la composición de la leche. Por otra parte debemos recordar para el mantenimiento de la galactopoyesis es condición *sine qua non* que persista el reflejo de la succión u ordeño a intervalos regulares con lo cual se reduce el efecto inhibitorio que representa el incremento de la presión intramamaria y se prolonga en el tiempo la lactancia.

Importancia fisiológica de la ingestión del calostro en la cría

Esta primera secreción de la glándula mamaria producida en el momento del parto y en las horas posteriores al mismo representa la culminación en la hembra de la actividad reproductiva y constituye el primer alimento que ingiere el neonato. Su composición le confiere alto valor nutritivo y cumple otras funciones gracias a una ligera acción laxante que contribuye a la evacuación del meconio. Entre las características físico químicas del calostro se destaca su aspecto viscoso, sabor acre y color amarillento debido a su alta concentración de albúminas e inmunoglobulinas. Es particularmente rico en IgG y también presenta concentraciones elevadas de IgA e IgM. Es secretado y almacenado en la glándula mamaria en los últimos 2 a 7 días antes del parto y durante los 2 a 3 primeros días del puerperio, momento a partir del cual su composición se modifica. La concentración de inmunoglobulinas presentes en el calostro llega a representar el 50% de la fracción proteica y la misión fundamental de la misma es la transmisión de estos anticuerpos al neonato gracias a los que adquiere una inmunidad pasiva que sirve de protección en esta etapa. Ello adquiere mayor relevancia en especies tales como grandes y pequeños rumiantes, cerda y yegua donde el tipo de placenta sindesmocorial no es viable a los anticuerpos de la madre durante la gestación. Los **3 factores básicos** que permiten sobre todo en estas especies la posibilidad de la inmunidad adquirida son:

- ❖ **Alta concentración de elementos calostrales** entre las que se destacan inmunoglobulinas y sólidos totales, grasa y vitamina A.
- ❖ **Reflejo del canal reticular y la débil actividad trípica abomasal.** La coexistencia de ambos hechos permite primero que llegue directamente al cuajar el calostro y en segundo lugar que este no sufra la acción de enzimas proteolíticas ya que en ese caso tendría lugar la pérdida de las propiedades biológicas de las inmunoglobulinas.
- ❖ **Aumento de la permeabilidad intestinal.** Afortunadamente el intestino delgado del ternero presenta una gran permeabilidad en las primeras 24 horas de vida, hecho que posibilita el paso directo de las inmunoglobulinas mediante pinocitosis. En el ternero esta permeabilidad comienza a declinar entre 12 a 16 horas de edad pero se ha informado que la administración de vitamina A en dosis única junto con el calostro mantiene altas concentraciones de inmunoglobulinas en sangre durante los primeros 5 días de vida.

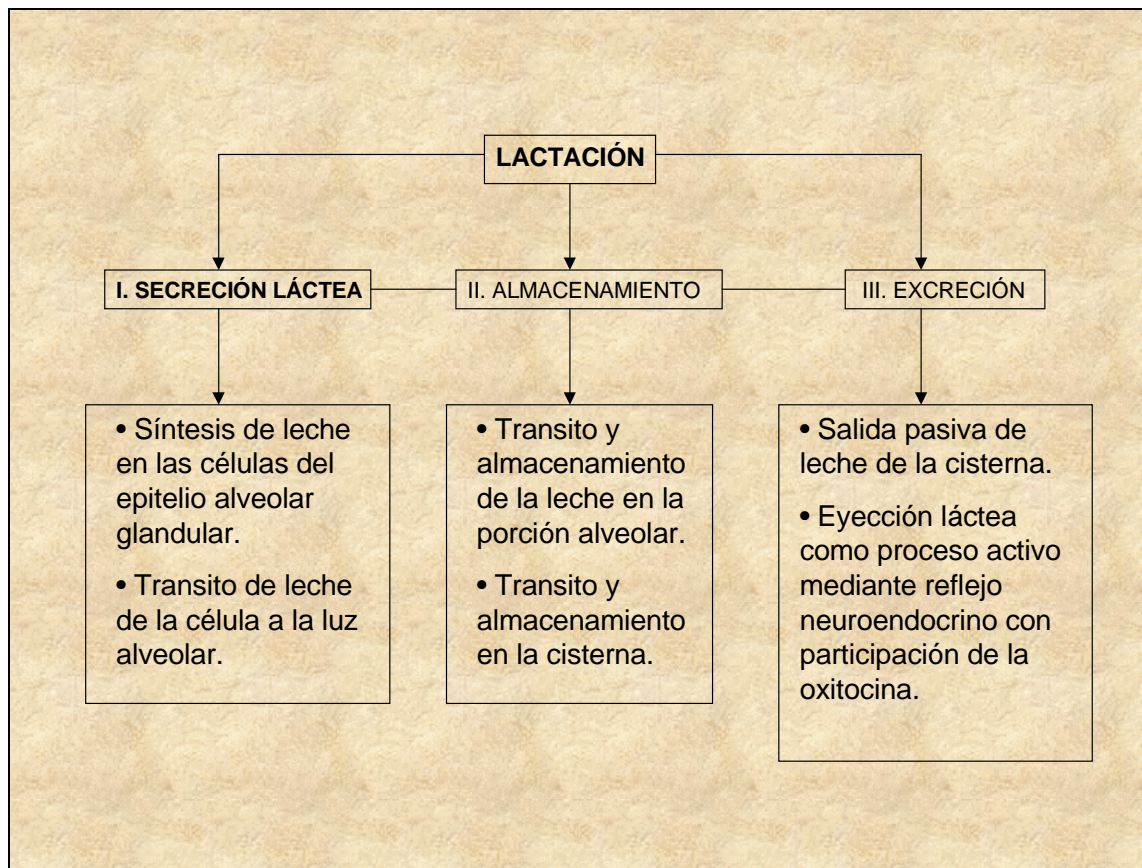
Otro aspecto que merece destacarse en esta etapa es la **habilidad materna** que representa un carácter complejo que incluye la producción de leche y el

instinto materno. La integración de ambos eventos se traduce en viabilidad y ganancia de peso del ternero hasta el destete. Aún cuando no cabe duda de que la fase mas importante de este componente es la lactancia, la habilidad materna se pone de manifiesto desde el nacimiento y comprende los cambios comportamentales de la madre en la que las conductas anómalas como el rechazo de la cría repercute sobre la supervivencia del ternero y su peso al destete. En nuestro medio, resulta de interés continuar observando este carácter ya que la literatura refiere que aproximadamente a los 6 a 7 meses de edad el ternero debe alcanzar el 40% de su peso adulto.

Galactopoyesis

Se define como la capacidad de la glándula mamaria para mantener la producción de leche, su gobierno es de naturaleza neuroendocrino y al mismo tiempo depende de factores tales como el estado de salud, la nutrición y el ordeño. Existen evidencias experimentales en pequeños ruminantes que demuestran que la hipofisectomía trae consigo el cese de la lactación y que la administración exógena PRL en estas circunstancias por sí sola no es capaz de mantener la misma. Ello pone de manifiesto la participación de la GH, diferentes factores de crecimiento, glucocorticoides, tiroxina, triyodotironina y otras hormonas como la insulina y la PTH en el inicio y mantenimiento de la lactancia.

En la siguiente figura se resumen los procesos parciales que acontecen en la glándula mamaria durante la lactación



Requerimientos metabólicos para la producción de leche

La presentación del parto implica que la glándula mamaria adquiera prioridad metabólica con respecto a los tejidos extramamarios para desarrollar la síntesis y secreción de leche para lo que requiere cantidades suficientes básicamente de agua, glucosa, aminoácidos, ácidos grasos, Ca^{+2} y K^+ . Otros cambios importantes en la glándula mamaria son el incremento del riego sanguíneo y de la población de receptores hormonales así como de la sensibilidad de los mismos para las diferentes hormonas involucradas en este proceso.

❖ Glucosa

Es empleada para la síntesis de lactosa y el incremento de su requerimiento se asocia en primera instancia con la gluconeogénesis a partir del propionato, lactato, aminoácidos y glicerol a nivel del tejido hepático, así como también con una mayor ingestión en la dieta. Lo anterior indica la ocurrencia del incremento de la producción de glucosa a partir de las reservas corporales de proteínas con independencia de la contenida en la dieta.

❖ Aminoácidos

Las necesidades de estas biomoléculas para la síntesis de leche constituyen un factor limitante durante la lactancia temprana. A pesar de que existe abundante información sobre la utilización de los mismos por parte de la glándula mamaria, no se conoce a profundidad la cuantía a que asciende su movilización de los tejidos extramamarios hacia la glándula.

❖ Ácidos grasos

En la hembra bovina, los ácidos grasos de cadena larga y el acetato proveen la mayor parte de la energía necesaria para los procesos oxidativos y la producción de leche en la glándula donde la demanda energética requiere de una movilización masiva de ácidos grasos de las reservas corporales. Este fenómeno se observa incluso desde el final de la gestación donde se ha informado incremento de la tasa de lipólisis en el tejido adiposo en diferentes especies. Como parte de los cambios preparatorios para acometer la lactancia, próximo al parto se produce una marcada elevación de los ácidos grasos libres al mismo tiempo que ocurre un incremento de la síntesis de lípidos en la glándula mamaria. Al parecer los cambios del metabolismo lipídico antes y después del parto tienen el objetivo de preparar al tejido adiposo para una liberación masiva y prolongada de ácidos grasos libres durante la lactancia. Al inicio de este proceso donde el balance energético de la hembra es negativo, las reacciones de depósito se invierten y la lipólisis se mantiene elevada, mientras que a medida que disminuyen los requerimientos al avanzar la lactancia se produce una recuperación metabólica con un cambio hacia el incremento de las reacciones de depósito en el tejido adiposo. Por otra parte, se ha informado que los cambios metabólicos del tejido adiposo durante este proceso se asocian con modificaciones de la población de receptores adrenérgicos e insulínicos.

❖ Calcio

En la vaca, el requerimiento aumenta al doble o el triple desde el final de la gestación hasta el inicio de la lactancia, incrementándose la absorción intestinal y la actividad osteoclástica. La regulación de su metabolismo en estas circunstancias se desarrolla a partir de las acciones de la PTH, calcitonina y vitamina D actuando sobre intestino delgado, riñón y hueso para asegurar niveles adecuados en la fase de mayor demanda. A lo anterior se añade el

hecho de que la PRL es capaz de incrementar la absorción intestinal del calcio y ejercer una acción reguladora de su metabolismo de forma independiente a la vitamina D. Se estima que para vacas lecheras en lactación con un nivel productivo promedio de 10 kg se requieren 24 g diarios de calcio. En nuestras condiciones, la principal fuente de minerales son los pastos cuyo contenido depende entre otros factores de la edad y tipo de forraje, nivel de fertilización y época del año. La hipocalcemia de la vaca lechera, también conocida como "fiebre de la leche" ocasiona serios trastornos y se caracteriza por la presentación de temblor muscular, excitabilidad, ruptura de tendones, ligamentos, fracturas óseas, depresión, hipotermia y atonía ruminal.

Cambios del riego sanguíneo

Durante la lactación se produce un incremento importante del riego sanguíneo de la glándula, lo cual resulta lógico si tenemos en cuenta que todos los precursores para la síntesis de leche llegan a la misma por esta vía. Este incremento relativo al adquirir prioridad metabólica con respecto a los tejidos extramamarios constituye un ejemplo clásico de adaptación homeostática bajo estas circunstancias de forma similar al nuevo orden que queda establecido para la distribución de nutrientes. No obstante, también se debe señalar que las propias hormonas que integran el complejo galactopoyético indirectamente incrementan el flujo sanguíneo de la glándula mamaria. De ello se deduce que la propia glándula en cierta forma es capaz de autorregular su propia irrigación.

Cambios de la población de receptores hormonales

La interacción de las diversas hormonas que regulan la síntesis y producción de leche así como la disponibilidad de sus respectivos receptores hormonales constituye un punto clave que asegura el desarrollo exitoso de este complejo proceso fisiológico. A dicho efecto, se ha informado que el número de receptores para la PRL a nivel de la glándula mamaria se incrementa en todas las hembras lo que se encuentra en relación directa con el aumento de las necesidades de la hormona durante la lactogénesis. Bajo la acción de esta hormona, a nivel de la célula epitelial alveolar se incrementa el transporte de iones y aminoácidos, aumenta el volumen del aparato de Golgi y la síntesis de RNAm, caseína y lípidos. Por otro lado, también se produce incremento del número de receptores para los glucocorticoides lo que pudiera guardar relación no sólo con su efecto galactopoyético sino además con el incremento del cortisol en momento del parto. De forma similar ocurre con la población de receptores para la insulina, hormonas tiroideas y la GH. Recientemente se ha señalado que la reconocida acción galactopoyética de esta última se debe no sólo a su acción anabólica proteica, sino además al hecho de que promueve la conversión periférica de tiroxina a triyodotironina. Por ello existe convergencia por parte de numerosos autores al plantear que en esta última acción estriba su verdadero efecto galactopoyético.