



Implicaciones del tipo de placentación en las propiedades del calostro específicas de cada especie en mamíferos

Naomi A. Bigler, Rupert M. Bruckmaier y Josef J. Gross¹



Fisiología Veterinaria, Facultad de Vetsuisse, Universidad de Berna, Berna, Suiza

Autor correspondiente: josef.gross@vetsuisse.unibe.ch

Abstracto

El cuidado materno es esencial para apoyar óptimamente la supervivencia de la descendencia. Durante la evolución de las especies de mamíferos, diferentes fenotipos han evolucionado en relación con la duración de la gestación, el número, el tamaño y la etapa de maduración de la descendencia en el parto, así como la composición del calostro y la leche. El objetivo de la presente revisión es describir las relaciones entre la función placentaria y la composición del calostro y la leche en diferentes especies de mamíferos. Las especies cubiertas en este artículo incluyen humanos, conejos, roedores (ratas y ratones), carnívoros (gatos y perros) y una variedad de especies de ungulados (bovinos, ovejas, cabras, cerdos y caballos). Los aspectos específicos de cada especie se elucidan con un enfoque especial en la transferencia de inmunidad pasiva. En este sentido, la estructura y, por lo tanto, la capacidad de la placenta para transportar inmunoglobulinas de la circulación materna a la fetal en el útero dicta la necesidad de la transferencia pasiva de inmunidad a través del calostro. En consecuencia, las especies con transferencia exclusiva de inmunidad posparto, como en todas las especies de ungulados, tienen mayores concentraciones de inmunoglobulina G en el calostro que las especies con transferencia preparto in útero, donde especialmente la inmunoglobulina A con su función inmune local en el tracto gastrointestinal está presente en el calostro (p. ej., conejo y humano). En términos del propósito nutricional, la frecuencia de succión es un factor importante que determina la composición bruta del calostro, así como en la leche madura de estas especies. La leche de animales nidífugos con largos intervalos entre succión contiene más grasa que la leche de animales nidífugos con acceso constante a su madre. Sin embargo, la importancia del consumo de calostro y leche para los animales recién nacidos y los bebés humanos va más allá de la nutrición y la transferencia de inmunidad. Numerosos componentes bioactivos como factores de crecimiento, hormonas y oligosacáridos se enriquecen en el calostro y la leche de transición, que apoyan el desarrollo del tracto intestinal y el sistema inmune local.

Resumen para legos

Durante la evolución de los mamíferos, las estrategias y componentes intrínsecos del cuidado materno durante la transición del embarazo a la lactancia han evolucionado hacia una amplia variedad en la duración de la gestación, el número, el tamaño y la etapa de maduración de las crías al momento del parto, así como en la composición del calostro y la leche. El propósito original de las secreciones glandulares inmunoprotectoras aún se conserva en muchas especies de mamíferos, donde el calostro, es decir, la primera leche obtenida después del parto, contiene las mayores cantidades de inmunoglobulinas, leucocitos, lisozima, lactoferrina, oligosacáridos, etc. Además de su función nutritiva, los componentes bioactivos del calostro y la leche apoyan el desarrollo de las estructuras gastrointestinales y la microflora intestinal. Dependiendo del tipo de placentación y la transferencia intrauterina de inmunoglobulinas, la supervivencia del neonato depende en mayor o menor medida de la transferencia pasiva de inmunoglobulinas a través del calostro. El objetivo de la presente revisión es describir las relaciones entre la función placentaria y la composición del calostro (y de la leche, respectivamente) en diferentes especies de mamíferos. Se presta especial atención a la transferencia de inmunidad pasiva de la madre a la descendencia.

Palabras clave: calostro, mamíferos, glándula mamaria, placenta, transferencia de inmunidad pasiva

Abreviaturas: BMB, barrera sangre-leche; FcRn, receptor Fc neonatal; Ig, inmunoglobulina; IgA, inmunoglobulina A; IgG, inmunoglobulina G; IgG1, inmunoglobulina G tipo 1; IgG2, inmunoglobulina G tipo 2; IgM, inmunoglobulina M; OS, oligosacáridos

Introducción

La lactancia evolucionó hasta convertirse en la inversión característica en el cuidado materno de las especies de mamíferos. Sin embargo, la lactancia implica más que simplemente proporcionar leche para nutrir a la descendencia. Desde un punto de vista evolutivo, las secreciones glandulares de la piel con propiedades antimicrobianas e inmunoprotectoras coevolucionaron hasta su función en la nutrición de la descendencia (Oftedal, 2012). La función del calostro y la leche de proporcionar componentes inmunológicamente activos aún se conserva en muchas especies de mamíferos. Además de los humanos, este artículo se centra en diversos animales de granja, de compañía y de laboratorio: humanos, conejos, roedores (ratas y ratones), carnívoros (gatos y perros) y ungulados (bovinos, ovejas, cabras, cerdos y caballos). Considerando las múltiples diferencias fenotípicas entre las especies de

En los recién nacidos de mamíferos (p. ej., peso al nacer o etapa de maduración), no es sorprendente que la composición del calostro y la leche madura no sea homogénea. A pesar de las diversas similitudes en los hábitos alimentarios o el tamaño corporal de los mamíferos, las distintivas diferencias anatómicas y funcionales de la placenta determinan la necesidad de un suministro oportuno de calostro en algunas especies, mientras que el calostro es de menor importancia para el neonato de otras. Las características específicas del calostro de cada especie y el impacto de sus componentes en el desarrollo y la salud neonatal han sido objeto de numerosos artículos y revisiones científicas (p. ej., Blum y Hammon, 2000; Blättler y otros, 2001). El énfasis de la presente revisión es ilustrar las relaciones en varias especies de mamíferos con respecto a la actividad secretora de la glándula mamaria en el parto y las consecuencias para la

Recibido el 4 de julio de 2022 Aceptado el 30 de agosto de 2022.

© El/Los autor(es) 2022. Publicado por Oxford University Press en nombre de la Sociedad Americana de Ciencia Animal. Reservados todos los derechos. Para obtener permisos, envíe un correo electrónico a journals.permissions@oup.com.

Descendencia, por ejemplo, la forma de transmisión de la inmunidad pasiva o la frecuencia de la lactancia. Vinculamos las características anatómicas (es decir, el tipo de placentación) con el contenido de componentes individuales en el calostro y la leche, y señalamos otras asociaciones entre el cuidado materno y el desarrollo de la descendencia.

Inversiones durante la gestación y la importancia de la lactancia en el cuidado materno de los mamíferos

Hasta el parto, la inversión materna se centra en el mantenimiento de la preñez y el desarrollo de un feto viable. En caballos y burros (neonatos precoces y nidífugos), el período de gestación ocupa la mitad o más del tiempo total de la inversión materna, mientras que en cerdos (neonatos precoces pero nidífugos) la duración de la gestación representa menos del 50% de la inversión materna (Langer, 2008). La estrategia reproductiva de los metaterios es completamente opuesta a la de los mamíferos precoces, ya que sus crías nacen en un estado muy inmaduro después de una gestación muy corta (Brennan y otros, 2007; Bradshaw y Bradshaw, 2011; Cheng y Belov, 2017), lo que a su vez requiere un largo período de lactancia con una producción de leche en constante aumento, paralela al crecimiento de las crías. En este caso, las crías dependen completamente de la madre y de la leche como única fuente de alimento durante largos períodos después del nacimiento (Brennan y otros, 2007; Bradshaw y Bradshaw, 2011; Cheng y Belov, 2017). A diferencia de la mayoría de los euterios, la glándula mamaria de la metaterio sufre una mamogénesis excesiva durante una lactancia en curso (Bradshaw y Bradshaw, 2011). En este último caso, es necesaria una regulación pronunciada por factores locales, ya que los hermanos difieren en edad y estado de maduración, por lo que sus demandas sobre la glándula mamaria son completamente diferentes (Forsyth y Hayden, 1977; Brennan y otros, 2007; Bradshaw y Bradshaw, 2011).

Concomitantemente con la gestación avanzada, la glándula mamaria se prepara para el inicio de la lactancia. El período de solo leche es la fase más exigente para la madre. Por lo tanto, este período representa solo una pequeña parte de la duración total de los cuidados maternos (Langer, 2008). En los caballos, el período de solo lactancia ocupa menos del 5% de la inversión materna total. Los pequeños mamíferos y las especies que viven en ambientes fríos, por ejemplo, las ballenas árticas y las focas, tienen una fase de solo lactancia relativamente más larga (Lee y otros, 1991; Langer, 2008). A diferencia de las especies terrestres como los caballos y el ganado, su leche tiene un contenido muy alto de grasa, lo que proporciona una fuente de alimento fácilmente digerible y rica en energía que favorece la formación de grasa para reducir las pérdidas de calor (Akers, 2002).

Sin embargo, la lactancia no solo proporciona leche como fuente de nutrientes personalizada que cubre completamente las necesidades del neonato durante el período de alimentación exclusiva con leche, sino que también cumple varias funciones adicionales. La primera leche secretada después del parto (calostro) es crucial para que ciertas especies reciban inmunización pasiva con inmunoglobulinas (Ig). En un capítulo posterior se abordará este tema en detalle. Además, la lactancia puede suprimir la actividad ovárica cíclica y, en consecuencia, el establecimiento de una nueva preñez para reservar recursos para la descendencia actual (Schmidt y otros, 1983; Chao, 1987; Mayordomo, 2005). Además, la lactancia y la lactancia fortalecen el vínculo madre-cría (Henry y otros, 2020). Paralelamente a la fase de alimentación con leche, el tracto digestivo de la cría se va adaptando gradualmente a su posterior independencia de la madre, comenzando ya con los efectos estimulantes del calostro sobre el desarrollo de las estructuras intestinales (Blättler y otros, 2001;

Blum y Baumrucker, 2002). Paralelamente al consumo de leche, la alimentación sólida favorece el desarrollo gastrointestinal junto con el establecimiento de un microbioma intestinal funcional, especialmente en especies herbívoras (Blättler y otros, 2001; Blum y Baumrucker, 2002).

En algunas especies, como los caballos y las vacas, la lactancia continúa a un nivel más bajo después de la fase de solo leche. Aunque los potros y terneros son nutricionalmente independientes del cuidado materno poco después del nacimiento, siguen amamantando a su madre durante varios meses, hasta más de un año, en condiciones salvajes o semisalvajes. Este lento proceso de destete desempeña un papel importante en el mantenimiento del vínculo madre-cría (Reinhardt y Reinhardt, 1981; Henry y otros, 2020). El apoyo continuo más allá de la alimentación beneficia aún más la supervivencia de las crías, por ejemplo, debido a una mejor protección contra los depredadores cuando se vive en manada.

Placentación, tipos, transferencia placentaria de inmunoglobulinas durante la gestación y consecuencias para la función mamaria.

Existen diferentes enfoques para distinguir y categorizar los tipos de placentación dependiendo de las estructuras morfológicas o histológicas y de dónde se originan las membranas extraembrionarias y los vasos sanguíneos placentarios dentro del feto (Kressin y Brehm, 2019). Consideraremos principalmente la tipificación histológica, ya que esta clasificación se ajusta mejor a la permeabilidad de los componentes sanguíneos de la madre al feto. Según el origen de la placenta, podemos diferenciar entre el saco vitelino (o placenta coriovitelina) y la placenta corioalantoidea. En la mayoría de las especies analizadas en este artículo, la placenta del saco vitelino representa un órgano transitorio que es completamente reemplazado por una placenta alantoidea durante la gestación (Carter y Enders, 2016). Sin embargo, en roedores y conejos, partes de la placenta del saco vitelino persisten hasta el final del embarazo y comparten la función de transferir nutrientes e Ig con la placenta alantoidea recién formada (Jollie, 1990; Carter y Enders, 2016).

Los ungulados tienen una placenta epiteliocorial, donde permanecen presentes hasta seis capas de tejido materno y fetal hasta el final del embarazo (Enders, 2009). Aquí, la madre y el feto comparten solo una conexión superficial sin invasión significativa del tejido materno (Furukawa y otros, 2014; Carter y Enders, 2016). Los carnívoros tienen un tipo de placenta endotelicorial, donde el epitelio uterino materno y el tejido conectivo están disueltos y el trofoblasto fetal tiene contacto directo con el endotelio materno (Enders, 2009; Furukawa y otros, 2014; Carter y Enders, 2016). Los primates, roedores y conejos pertenecen al subgrupo hemocorial, donde todas las capas maternas son invadidas y disueltas por las membranas fetales (Enders, 2009). Aquí, las membranas fetales están en contacto directo con la sangre materna (Furukawa y otros, 2014; Carter y Enders, 2016).

La necesidad de considerar los tipos de placentación se debe, en particular, a que la permeabilidad de la placenta durante la gestación, por ejemplo, para las Ig, tiene implicaciones fundamentales en la función de la glándula mamaria en cuanto a la formación de calostro. En las diferentes especies de mamíferos, el sistema inmunitario de los neonatos no está completamente desarrollado al nacer (Tsafaras y otros, 2020). Por lo tanto, la descendencia recién nacida depende de la inmunización pasiva, ya sea mediante la transferencia de Ig placentarias durante la gestación o mediante la ingesta de calostro inmediatamente después del nacimiento.

La transferencia de Ig prenatal se permite a través de la placenta del saco vitelino en conejos y roedores, y a través de la placenta alantoidea en humanos y potencialmente otras especies de primates. [Peri y Rothberg, 1986](#); [Leach y otros, 1996](#); [Carter y Enders, 2016](#)). Por lo tanto, un aporte oportuno de calostro inmediatamente después del nacimiento es de menor importancia en estas especies. A pesar de una transferencia parcial de Ig intrauterina, los gatos y los perros dependen principalmente del calostro. [Casal y otros, 1996](#); [Stoffel y otros, 2000](#); [Claus y otros, 2006](#)). Por lo tanto, la ingesta de cantidades adecuadas de calostro de suficiente calidad inmediatamente después del parto en esta última especie sigue siendo crucial ([Casal y otros, 1996](#); [Chastant y Mila, 2019](#)). Los ungulados domésticos (bovinos, ovejas, cabras, etc.) dependen únicamente del calostro para la transferencia de inmunidad pasiva, ya que la placenta no permite la transferencia de Ig durante la gestación ([Rooke y Bland, 2002](#); [Castro y otros, 2011a, 2011b](#)). En este caso, la disponibilidad inmediata de calostro al nacer es esencial.

A diferencia de la mayoría de las especies eutéricas, los metaterios nacen en un estado muy inmaduro, sin un sistema linfocítico funcional. Por lo tanto, la transferencia de inmunidad pasiva se produce únicamente mediante el consumo de calostro o leche. [Cheng y Belov, 2017](#) A diferencia de la eutheria, se pueden identificar dos fases consecutivas de transferencia de Ig, con un período intermedio de baja concentración de Ig en la leche, mientras las crías crecen en la bolsa. La primera fase comienza justo después del nacimiento y dura varias semanas, mientras que la segunda fase comienza unos meses después, coincidiendo con la primera salida de la bolsa por parte de las crías y el contacto con una amplia gama de nuevos patógenos. [Cheng y Belov, 2017](#).

En general, el número de capas entre la circulación sanguínea fetal y materna está relacionado con el potencial de transferencia intrauterina de Ig y la eficiencia de la nutrición fetal, pero otros factores también influyen en la eficiencia de la transferencia de Ig placentaria y nutrientes al feto. La mayoría de las especies con una superficie placentaria menos entrelazada en cuanto a la estructura histológica de la barrera interhemal presentan mayores concentraciones de Ig en el calostro que las especies con un contacto más extenso y estrecho entre los tejidos maternos y fetales. [Butler y Kehrlí, 2005](#); [Markowska-Daniel y Pomorska-Mól, 2010](#); [Capellini y otros, 2011](#)).

La transferencia placentaria de macromoléculas depende en gran medida, pero no exclusivamente, del número de capas placentarias ([Furukawa y otros, 2014](#); [Tanner y otros, 2022](#)). Existen diferentes mecanismos para superar estas barreras, por ejemplo, un adelgazamiento parcial de las seis capas placentarias existentes en los cerdos, o mecanismos de transporte como la fagocitosis o la secreción ([Furukawa y otros, 2014](#)). En los perros, la Ig puede atravesar capas placentarias adicionales mediante un sistema de transporte integrado, donde no se observó transferencia de Ig prenatal en las zonas marginales hemofágicas (tres capas), pero sí en la zona del laberinto caracterizada por cuatro capas ([Stoffel y otros, 2000](#)). Aunque no se describe en detalle, asumimos que el sistema del receptor Fc neonatal (FcRn) está involucrado en el transporte de Ig, aunque aún no se ha presentado evidencia específica de perros.

[Capellini y otros \(2011\)](#) Se afirmó que, más que la invasividad de las membranas fetales, es la complejidad de la interfaz madre-feto, junto con una mayor superficie, lo que permite una transferencia más eficiente de nutrientes a través de la placenta. Según [Capellini y otros \(2011\)](#) Las especies con una interfaz madre-feto más grande crecen más rápido, pero en lugar de dar a luz crías más grandes, la duración de la gestación se acorta. Esta observación se aplica especialmente a las crías altriciales, que se caracterizan por una etapa de maduración baja al nacer, pero una tasa de crecimiento rápida. Los gatos y los perros tienen una relación cercana.

interdigitación placentaria laberíntica y dan a luz crías altriciales, mientras que la vaca y el ternero (precoces) comparten una interdigitación vellosa más distante.

Colostrogénesis y composición del calostro en diferentes especies

Inmunoglobulinas y proteínas

Independientemente de las particularidades de cada especie, la transferencia placentaria insuficiente o nula debe compensarse con una secreción rica en Ig de la glándula mamaria (es decir, calostro) inmediatamente después del parto. Durante la colostrogénesis, la Ig materna aparece y se acumula en la glándula mamaria para garantizar una protección inmunológica oportuna y suficiente del neonato inmediatamente después del parto. [Barrington y otros, 2001](#)). Mientras que los ungulados dependen de la disponibilidad inmediata de calostro al nacer, un suministro inmediato de calostro en especies con una transferencia significativa de Ig placentarias durante la gestación (por ejemplo, conejos y humanos) es de menor importancia ([Peri y Rothberg, 1986](#); [Leach y otros, 1996](#)). Los seres humanos producen sólo pequeñas cantidades de calostro directamente después del parto, mientras que el inicio de la producción abundante de leche puede retrasarse de 2 a 4 días ([Neville y Morton, 2001](#); [Aleksseev, 2021](#)).

En los caballos, la transferencia de Ig al precalostro ocurre durante las últimas 2 semanas de gestación ([McCue y Sitters, 2011](#)). Por lo tanto, la colostrogénesis en los caballos es aparentemente mucho más corta que en las vacas, donde se supone que la colostrogénesis comienza varias semanas antes del parto ([Brandon y otros, 1971](#)). Como una caída de la concentración de Ig en el suero de la yegua ocurre concomitantemente con la aparición de Ig en el precalostro, se confirma la suposición de que al menos parte de la Ig en el calostro proviene de la circulación materna ([Peaker y otros, 1979](#)). De manera similar, se observó la formación de calostro en los cerdos durante los últimos 10 días de gestación y el primer día posparto ([Quesnel y Farmer, 2019](#); [Granjero y Quesnel, 2020](#)). Mientras que la mayoría de la IgG transportada a la glándula mamaria proviene del suero, más de la mitad de la IgA se produce localmente en la glándula mamaria de los cerdos ([Bourne y Curtis, 1973](#)) y vacas ([Porter, 1972](#)) No se pudo recopilar información sobre carnívoros y humanos.

El mecanismo exacto de transferencia de Ig a las secreciones mamarias aún no se ha dilucidado por completo. La mayor parte de la información disponible se refiere a roedores y bovinos, ya que la información sobre otras especies es escasa. Se supone que el transporte preparto de Ig a la glándula mamaria está mediado por el sistema FcRn, como sugiere la evidencia en roedores y vacas. [Cianga y otros, 1999](#); [Mayer y otros, 2005](#)). La IgG se transporta por una vía transcelular desde el torrente sanguíneo hasta las células epiteliales mamarias ([Wall y otros, 2015](#)) y secretada por el sistema FcRn, que se descubrió por primera vez en el intestino de ratas y ratones recién nacidos ([Rodewald, 1976](#)), pero también está presente en el tejido epitelial mamario del ganado vacuno y ovino ([Mayer y otros, 2002](#), 2005).

La transferencia de IgG de la sangre a la glándula mamaria puede ser extremadamente rápida después de una extracción de calostro previa poco antes del parto ([Gross y otros, 2014](#)). Presumiblemente, la sangre no es la única fuente de Ig que se transfiere al calostro, ya que las concentraciones de Ig en la sangre no estaban relacionadas con el contenido de Ig en el calostro de las vacas ([Baumrucker y otros, 2016](#)). Las fuentes alternativas podrían ser la producción local o un grupo de Ig dentro o cerca de la glándula mamaria ([Baumrucker y otros, 2016](#)). Sin embargo, la colostrogénesis no cesa inmediatamente en el parto, sino que puede continuar durante las primeras horas después del parto hasta que la barrera sangre-leche (BMB) esté completamente cerrada ([Bruto](#)

y otros, 2014; Wall y otros, 2015) Los mecanismos que median la transición de la calostrogénesis a la producción abundante de leche aún no se han dilucidado por completo. Suponemos que la interrupción de las concentraciones de hormonas placentarias (p. ej., estradiol) está sustancialmente implicada.

En comparación con la leche madura, el calostro se caracteriza por un contenido elevado de proteínas, incluidas Ig y albúmina (Samarütel y otros, 2016; Figuras 1 y 2) En ungulados y carnívoros, donde la transferencia de IgG a la descendencia se produce mediante la ingesta de calostro, la Ig representa la fracción proteica más abundante en este. En este artículo, abordaremos principalmente las diferencias entre especies en el contenido de Ig en el calostro y haremos referencia a los tres isotipos más relevantes: IgA, IgG e IgM. La IgG es el isotipo más abundante en la sangre y el calostro. Figura 2 La IgA es principalmente activa en las superficies mucosas y en las secreciones, donde neutraliza los antígenos o impide su unión a la superficie. Es la Ig más abundante en las secreciones de las glándulas mamarias de conejos y humanos. Figura 2). En general, las concentraciones de Ig en el calostro se caracterizan por una variación considerable.

El alto contenido de proteínas e Ig en el calostro disminuye rápidamente con el cierre de la BMB concomitantemente con el inicio de la producción abundante de leche después del parto (Butler y Kehrlí, 2005; Wall y otros, 2015; Kessler y otros, 2019). Junto con la disminución general del contenido de proteínas e Ig durante la transición del calostro a la leche madura (Figuras 1 y 2), las concentraciones de IgA aumentan en relación con la IgG en la leche madura. Sin embargo, en los rumiantes, la IgG sigue siendo la más

Ig abundante también en la leche madura (Butler y Kehrlí, 2005; Sánchez-Macías et al., 2014).

Se observó una diferencia menos pronunciada en el contenido de proteínas entre el calostro y la leche madura en humanos (Yuen y otros, 2012) y conejos (Ludwiczak y otros, 2020). En estas especies, la descendencia recibe IgG ya en el útero y, por lo tanto, no depende de un suministro de IgG del calostro (Peri y Rothberg, 1986; Leach y otros, 1996). A diferencia de los ungulados y carnívoros, el isotipo de Ig más abundante en el calostro y la leche madura es la IgA (Butler y Kehrlí, 2005), que destaca la importancia del calostro para el desarrollo de la competencia inmune local en conejos y humanos al recubrir la superficie mucosa del intestino en los neonatos (Pang y Hartmann, 2007). Una excepción notable es el gato, cuyos gatitos dependen del calostro para la transferencia de inmunidad pasiva (Casal y otros, 1996), aunque la IgG (Claus y otros, 2006) y las concentraciones totales de proteína de la leche son similares en el calostro y la leche durante toda la lactancia (Jacobsen y otros, 2004).

Gordo

Se puede observar una variación considerable en el contenido de grasa del calostro y la leche entre diferentes especies de mamíferos (Figura 1). En las especies lecheras típicas (vaca, oveja y cabra), el contenido de grasa en el calostro es mayor que en la leche madura (Guo y otros, 2001; Kessler y otros, 2019, 2020) Por otro lado, el calostro de los cerdos tiene un menor contenido de grasa en comparación con la leche madura. Dado que los lechones nacen sin grasa corporal parda (Berg y otros, 2006), dependen de energía de rápida digestión como

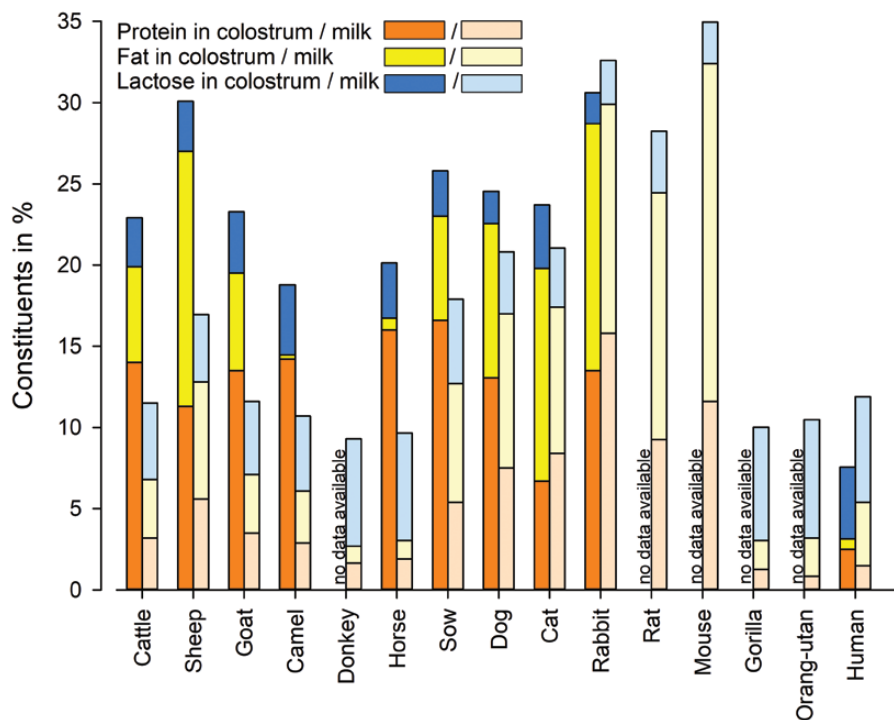


Figura 1. Contenido promedio de proteína, grasa y lactosa en el calostro (barras izquierdas) y la leche madura (barras derechas) de diferentes especies de mamíferos. El contenido acumulado de proteína, grasa y lactosa indica el contenido de materia seca (MS) del calostro y la leche. Los datos se derivan de (para ganado vacuno) Pereira (2014), Kessler y otros (2020), (para ovejas) Merlin Junior y otros (2015), Kessler y otros (2019), (para cabra) Guo y otros (2001), Kessler y otros (2019), (para camello) Zhang y otros (2005), Mohamed y otros (2021), (para burro) Guo y otros, 2007, (para caballo) Salimei y otros (2002), Pecka y otros (2012), Barreto y otros (2020), (para cerda) Hurley (2015), (para perro) Oftedal (1984), Mila y otros (2015)a, Chastant-Maillard y Mila (2016), (para gato) Dobenecker y otros (1998), Jacobsen y otros (2004), (para conejo) Anderson y otros (1975), Ludwiczak y otros (2020), (para rata) Cox y Mueller (1937), Keen y otros (1981), Grigor y otros (1986), Nicolás y Hartmann (1991), (para el ratón) Görs y otros (2009), (para gorila) García et al. (2017), (para orangután) García et al. (2017), (para humanos) Yuen y otros (2012), Palmeira y Carneiro-Sampaio (2016), y Lima y otros (2018).

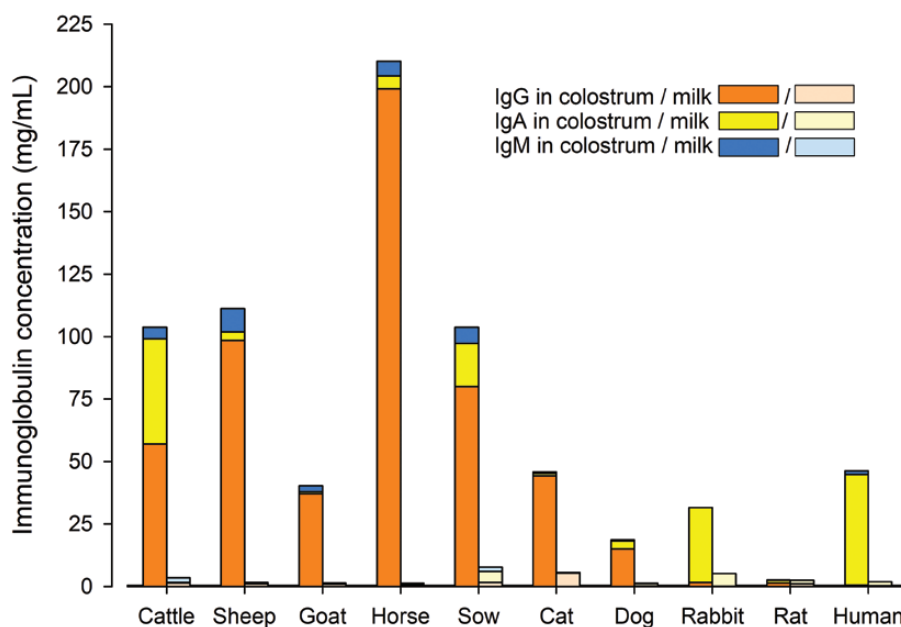


Figura 2. Contenido de IgG, IgA e IgM en el calostro (barras izquierdas) y la leche madura (barras derechas) de diferentes especies de mamíferos. Las barras muestran los valores promedio de los datos obtenidos (para el ganado) [Guidry y otros \(1980\)](#), [Butler y Kehrlí \(2005\)](#), [Hurley y Theil \(2011\)](#), [Wellnitz y otros \(2013\)](#), [Hernández-Castellano et al. \(2016\)](#), (para ovejas) [Campbell y otros \(1977\)](#), [Butler y Kehrlí \(2005\)](#), [Hurley y Theil \(2011\)](#), [Hernández-Castellano et al. \(2016\)](#), (para cabra) [Sánchez-Macías et al. \(2014\)](#), [Hernández-Castellano et al. \(2016\)](#), (para caballo) [Kohn y otros \(1989\)](#), [Sheoran y otros \(2000\)](#), [Butler y Kehrlí \(2005\)](#), [Hurley y Theil \(2011\)](#), (para cerda) [Butler y Kehrlí \(2005\)](#), [Markowska-Daniel y Pomorska-Mól \(2010\)](#), [Hurley y Theil \(2011\)](#), (para gato) [Butler y Kehrlí \(2005\)](#), [Claus y otros \(2006\)](#), (para perro) [Heddle y Rowley \(1975\)](#), [Butler y Kehrlí \(2005\)](#), [Mila y otros \(2015b\)](#), (para conejo) [Butler y Kehrlí \(2005\)](#), (para rata) [McGhee y otros \(1975\)](#), [Michalek y otros \(1975\)](#), [Butler y Kehrlí \(2005\)](#), (para humanos) [Butler y Kehrlí \(2005\)](#), [Hurley y Theil \(2011\)](#), [Sousa y otros \(2014\)](#), y [Czosnykowska-Lukacka et al. \(2020\)](#).

como carbohidratos ([Granjero, 2015](#)) para mantener la termorregulación mediante el escalofrío ([Le Dividich y Noblet, 1984](#); [Berg y otros, 2006](#)). El calostro humano tiene un contenido de grasa similar, aunque los bebés, a diferencia de los lechones, nacen con una reserva de grasa y, en consecuencia, no dependen instantáneamente de la leche rica en energía ([Pang y Hartmann, 2007](#)). Los conejos tienen un alto contenido de grasa láctea durante la lactancia, probablemente porque sus crías son altriciales y su madre las alimenta solo una vez al día. Por lo tanto, las crías requieren una fuente de energía duradera y saciante ([Zarrow y otros, 1965](#)). Por el contrario, la leche de yegua tiene un bajo contenido de grasa durante toda la lactancia, probablemente porque el potro es precoz y capaz de seguir a su madre succionando varias veces por hora ([Tyler, 1972](#)). Solo encontramos datos inconsistentes sobre el calostro y la composición de la leche en gatos y perros, y ningún dato sobre el calostro de roedores ([Figura 1](#)).

Lactosa y otros carbohidratos

La lactosa es el principal componente osmóticamente activo de la leche de la mayoría de los euterios, cuyo contenido está relacionado positivamente con la cantidad de agua y, por tanto, con el volumen de leche producida ([Fox y otros, 2015](#); [Urashima y otros, 2022](#)). El contenido de lactosa de la leche aumenta con el inicio de una producción abundante de leche ([Fox y otros, 2015](#)). Los euterios recién nacidos y alimentados con leche expresan la enzima lactasa, que es importante para la digestión de la lactosa ([Lebensthal y otros, 1975](#)). Todas las especies incluidas en esta revisión tienen mayores cantidades de lactosa en la leche madura que en el calostro ([Figura 1](#)). Además de la lactosa, los oligosacáridos (OS) representan una fracción importante de los carbohidratos. En monotremas y marsupialia, incluso representan la gran mayoría de los carbohidratos de la leche, ya que la lactosa apareció en mayor cantidad en la leche solo después de la evolución de la α -lactoalbúmina a partir de la lisozima en eutheria ([Urashima y otros, 2022](#)). Las concentraciones de SO son

mayor en el calostro en comparación con la leche madura ([Albrecht y otros, 2014](#)). Desde un punto de vista evolutivo, las secreciones precursoras de la leche actual tenían numerosas propiedades inmunológicas protectoras, mientras que hoy en día predomina su finalidad nutritiva en los mamíferos ([Urashima y otros, 2022](#)). Se podría suponer que el calostro es un paso intermedio en la evolución de un líquido antiinfeccioso a un líquido nutricional.

Los humanos, y presumiblemente también muchas otras especies eutéricas, sólo pueden digerir el SO en menor medida mediante enzimas endógenas ([Urashima y otros, 2022](#)). En cambio, los SO actúan como prebióticos en el intestino grueso del recién nacido, estimulando el crecimiento de microbios beneficiosos y su colonización del intestino grueso ([Plaza-Díaz et al., 2018](#); [Quinn y otros, 2020](#)). Además de apoyar la microbiota intestinal ([Fischer y otros, 2018](#)), se especula que los efectos mediados por el SO mejoran la absorción de IgG ([Gill y otros, 1999](#)), y la unión y neutralización de patógenos ([Martín y otros, 2002](#); [Quinn y otros, 2020](#)). Si bien sus efectos son probablemente similares entre especies, cada especie parece tener su propio patrón con respecto a los tipos y concentraciones de SO en la leche ([Albrecht y otros, 2014](#); [Quinn y otros, 2020](#)). La mayor concentración y diversidad de SO se observa en la leche humana, con alrededor de 20 g/L al cuarto día de lactancia ([Coppa y otros, 1993](#)) y más de 200 tipos diferentes descubiertos hasta ahora ([Plaza-Díaz et al., 2018](#)). En comparación con la leche materna, el calostro bovino contiene cantidades mucho menores de SO ([Urashima y otros, 2022](#)).

Probablemente debido a su importancia para la salud neonatal, el SO de la leche humana es el más estudiado, mientras que el conocimiento científico sobre el contenido de SO en el calostro y la leche de otros mamíferos es bastante escaso. Otros primates también presentan una gran diversidad de SO, pero las similitudes con los humanos no parecen deberse necesariamente a factores filogenéticos, sino a diferentes tipos.

de exposición a antígenos de los recién nacidos (Bode, 2012). Albrecht y otros (2014) Se analizó la importancia del SO del calostro y la leche para el desarrollo del sistema gastrointestinal neonatal, y se observaron similitudes en la distribución del SO en el calostro y la leche de especies con una fuente de alimento y un sistema digestivo similares. No se pudieron obtener datos específicos para carnívoros, roedores y conejos.

Componentes bioactivos no nutritivos

Además de nutrientes, el calostro es rico en minerales, oligoelementos, vitaminas y células (leucocitos, lactocitos del epitelio y eritrocitos; Blum, 2000). Además, componentes bioactivos como hormonas y factores de crecimiento (hormona del crecimiento, factor de crecimiento similar a la insulina o factor de crecimiento epidérmico, prolactina, insulina, glucagón, factores liberadores y prostaglandinas), enzimas, lactoferrina y transferrina aparecen en concentraciones elevadas en el calostro, mientras que en la leche madura solo se pueden detectar trazas. Grosvenor y otros, 1993; Blum y Baumrucker, 2002; Fischer-Tlustos y otros, 2021). El impacto de los componentes bioactivos del calostro en el desarrollo del tracto gastrointestinal y otros órganos se ha estudiado ampliamente en bovinos y cerdos, mientras que los datos relativos a otras especies son escasos (Grosvenor y otros, 1993; Blättler y otros, 2001; Blum y Baumrucker, 2002).

Conclusiones

La estructura y el número de capas de la placenta determinan la transferencia intrauterina de Ig durante la gestación y, en consecuencia, la necesidad del suministro de calostro para asegurar la inmunización pasiva. En particular, muchos animales domésticos de granja son ungulados y dependen del suministro oportuno de calostro inmediatamente después del parto. El calostro y la composición de la leche proporcionan, además, una fuente de alimento líquido personalizada que satisface las necesidades de los neonatos nacidos en diferentes etapas de desarrollo y madurez. Sin embargo, la placentación solo explica parcialmente la heterogeneidad de la lactogénesis y la formación de calostro. A pesar de las similitudes en la placentación, el contenido de Ig y la composición de la leche pueden variar considerablemente entre y dentro de las diferentes especies.

Expresiones de gratitud

Se agradece el apoyo financiero de la Fundación Hans Sigrist (Universidad de Berna, Suiza) proporcionando una beca al NAB.

Declaración de conflicto de intereses

Los autores han declarado no tener ningún conflicto de intereses.

Literatura citada

- Akers, RM 2002. *La lactancia y la glándula mamaria*. 1.ª ed. Ames (IA): Wiley-Blackwell.
- Albrecht, S., JA Lane, K. Mariño, KA Al Busadah, SD Carrington, RM Hickey y PM Rudd. 2014. Un estudio comparativo de oligosacáridos libres en la leche de animales domésticos. *Br. J. Nutr.* 111:1313–1328. doi:10.1017/S0007114513003772
- Alekseev, NP 2021. *Fisiología de la lactancia femenina humana*. 1ª ed. Cham (Suiza): Springer. doi:10.1007/978-3-030-66364-3
- Anderson, RR, KC Sadler, MW Knauer, JP Wippler y RT Marshall. 1975. Composición de la leche de conejo de cola de algodón de

- estómagos de crías y directamente de la glándula. *J. Dairy Sci.* 58:1449–1452. doi:10.3168/jds.S0022-0302(75)84736-9
- Barreto, MLG, SA Urbano, CAA Oliveira, CS Macêdo, L. HF Borba, BME Chags y AHN Rangel. 2020. Composición química y perfil lipídico del calostro y la leche de yegua de raza Quarter Horse. *PLoS One* 15:1–10. doi:10.1371/journal.pone.0238921
- Barrington, gerente general, TB McFadden, MT Huyler y TE Besser. 2001. Regulación de la calostrogénesis en bovinos. *Ciencia de la producción ganadera*. 70:95–104. doi:10.1016/S0301-6226(01)00201-9
- Baumrucker, CR, CD Dechow, AL Macrina, JJ Gross y RM Bruckmaier. 2016. Tasas de transferencia de inmunoglobulina mamaria después del ordeño preparto. *J. Dairy Sci.* 99:9254–9262. doi:10.3168/jds.2016-11370
- Berg, F., U. Gustafson y L. Andersson. 2006. La proteína desacopladora Un gen (UCP1) está alterado en el linaje porcino: una explicación genética para la mala termorregulación en los lechones. *PLoS Genet.* 2:e1291178–e1291181. doi:10.1371/journal.pgen.0020129
- Blättler, U., HM Hammon, C. Morel, C. Philipona, A. Rauprich, V. Memoria de sólo lectura. I. Le Huerou, P. Guilloteau y JW Blum. 2001. La alimentación con calostro, su composición y duración modifican de forma variable la proliferación y la morfología del intestino y las actividades de las enzimas digestivas de los terneros neonatos. *J. Nutr.* 12:1256–1263. doi:10.1093/jn/131.4.1256
- Blum, JW y CR Baumrucker. 2002. Insuficiencia de calostro y leche. Factores de crecimiento tipo lin y sustancias relacionadas: objetivos en la glándula mamaria y neonatales (intestinales y sistémicos). *Endocrinos de animales domésticos*. 23:101–110. doi:10.1016/s0739-7240(02)00149-2
- Blum, JW, y H. Hammon. 2000. Efectos del calostro en el sistema gastrointestinal. tracto testinal y sobre parámetros nutricionales, endocrinos y metabólicos en terneros neonatos. *Ciencia de la producción ganadera*. 66:151–159. doi:10.1016/S0301-6226(00)00222-0
- Bode, L. 2012. Oligosacáridos de la leche humana: cada bebé necesita un azúcar mamá. *Glicobiología* 22:1147–1162. doi:10.1093/glycob/cws074
- Bourne, FJ, y J. Curtis. 1973. La transferencia de inmunoglobulinas IgG, IgA e IgM del suero al calostro y la leche de la cerda. *Inmunología* 24:157–162.
- Bradshaw, FJ y D. Bradshaw. 2011. Progesterona y reproducción. Ción en marsupiales: una revisión. *Comp. Gen. Endocrinol.* 170:18–40. doi:10.1016/j.ygcen.2010.07.015
- Brandon, MR, DL Watson y AK Lascelles. 1971. El mecanismo-mecanismo de transferencia de inmunoglobulina a la secreción mamaria de las vacas. *Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci.* 49:613–623. doi:10.1038/icb.1971.67
- Brennan, AJ, JA Sharp, C. Lefevre, D. Topcic, A. Auguste, M. Digby, y KR Nicholas. 2007. El ualabí de Tammar y la foca peletera: modelos para examinar el control local de la lactancia. *J. Dairy Sci.* 90:E66–E75. doi:10.3168/jds.2006-483
- Butler, WR 2005. Inhibición de la ovulación en la vaca posparto y la cerda lactante. *Ciencia de la producción ganadera*. 98:5–12. doi:10.1016/j.livprodsci.2005.10.007
- Butler, JE, y MEJ Kehrl. 2005. Inmunoglobulinas e inmunocitos en la glándula mamaria y sus secreciones. En J.F. Mestecky, J. Beinenstock, M.E. Lamm, L. Mayer, J.R. McGhee y W. Strober, editores. *Inmunología de las mucosas*. 3ª ed. Burlington (VT): Academic Press; págs. 1763–1793.
- Campbell, SG, MJ Siegel y BJ Knowlton. 1977. Inmunoglobulinas y su transmisión al cordero neonatal. *Veterinario de Nueva Zelanda*. J. 25:361–365. doi:10.1080/00480169.1977.34458
- Capellini, I., C. Venditti y RA Barton. 2011. Placentación y la inversión materna en los mamíferos. *Am. Nat.* 177:86–98. doi:10.1086/657435
- Carter, AM y AC Enders. 2016. Placentación en mamíferos: definición placenta activa, saco vitelino y paraplacenta. *Teriogenología* 86:278–287. doi:10.1016/j.teriogenologia.2016.04.041
- Casal, ML, PF Jezyk y G. Urs. 1996. Transferencia de calostro anti-cuerpos desde las reinas hasta sus gatitos. *Am. J. Vet. Res.* 57:1653–1658.
- Castro, N., J. Capote, M. Batista, RM Bruckmaier y A. Argüello. 2011a. Efectos del parto inducido en cabras sobre

- Actividad de inmunoglobulina G y quitotriosidasa en el calostro y el plasma y sobre las concentraciones plasmáticas de prolactina. *Endocrinos para animales domésticos*. 40:192–196. doi:10.1016/j.domaniend.2010.12.001
- Castro, N., J. Capote, RM Bruckmaier y A. Argüello. 2011b. Efectos del manejo sobre la calostrogénesis en pequeños rumiantes: una revisión. *J. Appl. Anim. Res.* 39:85–93. doi:10.1080/09712119.2011.581625
- Chao, S. 1987. El efecto de la lactancia sobre la ovulación y la fertilidad. *Clínica. Perinatol.* 14:39–50. doi:10.1016/S0095-5108(18)30780-2
- Chastant, S., y H. Mila. 2019. Transferencia inmune pasiva en cachorros. pasteles. *Animación, reproducción y ciencia*. 207:162–170. doi:10.1016/j.anireprosci.2019.06.012
- Chastant-Maillard, S., y H. Mila. 2016. Calostro canino. *Vet. Focus* 26:32–38.
- Cheng, Y., y K. Belov. 2017. Protección antimicrobiana de marbolsa supial joven. *Frente. Microbiol.* 8:1–8. doi:10.3389/fmicb.2017.00354
- Cianga, P., C. Medesan, JA Richardson, V. Ghetie y ES Ward. 1999. Identificación y función del receptor Fc neonatal en la glándula mamaria de ratones lactantes. *Eur. J. Immunol.* 29:2515–2523. doi:10.1002/(SICI)1521-4141(199908)29:08<2515::AID-IMMU2515>3.0.CO;2-D
- Claus, MA, JK Levy, K. MacDonald, SJ Tucker y PC Crawford. 2006. Concentraciones de inmunoglobulina en el calostro y la leche felinos, y requerimiento de calostro para la transferencia pasiva de inmunidad a gatitos neonatos. *J. Cirugía Médica Felina*. 8:184–191. doi:10.1016/j.jfms.2006.01.001
- Coppa, GV, O. Gabrielli, P. Pierani, C. Catassi, A. Carlucci y PL Giorgi. 1993. Cambios en la composición de carbohidratos en la leche humana durante 4 meses de lactancia. *Pediatría* 91:637–641. doi:10.1542/peds.91.3.637
- Cox, WM y AJ Mueller. 1937. La composición de la leche de ratas de cría y un aparato para ordeñar pequeños animales de laboratorio. *J. Nutr.* 13:249–261. doi:10.1093/jn/13.3.249
- Czosnykowska-Łukacka, M., J. Lis-Kuberka, B. Królak-Olejnyk y M. Orczyk-Pawiłowicz. 2020. Cambios en el perfil de inmunoglobulinas de la leche humana durante la lactancia prolongada. *Frente. Pediatr.* 8:428. doi:10.3389/fped.2020.00428
- Dobenecker, B., B. Zottmann, E. Kienzle, P. Wolf y J. Zentek. 1998. Producción de leche y composición de la leche de reinas lactantes. *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr. (Berl)* 80:173–178. doi:10.1111/j.1439-0396.1998.tb00523.x
- Enders, AC 2009. Razones de la diversidad de la estructura placentaria. *Placenta ejército de reserva* 23:15–18. doi:10.1016/j.placenta.2008.09.018
- Granjero, C. 2015. *La cerda gestante y lactante*. 1.ª ed. Wageningen (Países Bajos): Wageningen Academic Publishers.
- Farmer, C. y H. Quesnel. 2020. Conocimientos actuales sobre el control del inicio y cese de la calostrogénesis en cerdos. *J. Anim. Sci.* 98:S133–S139. doi:10.1093/jas/skaa132
- Fischer, AJ, N. Malmuthuge, LL Guan y MA Steele. 2018. Breve Comunicación: Efecto del tratamiento térmico del calostro bovino sobre la concentración de oligosacáridos en el calostro y en el intestino de terneros Holstein machos neonatos. *J. Dairy Sci.* 101:401–407. doi:10.3168/jds.2017-13533
- Fischer-Tlustos, AJ, A. López, KS Hare, KM Wood y MA Steele. 2021. Efectos del manejo del calostro en la transferencia de inmunidad pasiva y el papel potencial de los componentes bioactivos del calostro en el desarrollo y el metabolismo de los terneros neonatales. *Can. J. Anim. Sci.* 101:405–426. doi:10.1139/cjas-2020-0149
- Forsyth, IA, y TJ Hayden. 1977. Endocrinología comparada del crecimiento mamario y la lactancia. En: M. Peaker, editor. *Aspectos comparativos de la lactancia*. Londres (Reino Unido): Academic Press; págs. 135–163.
- Fox, PF, T. Uniacke-Lowe, PLH McSweeney y JA O'Mahony. 2015. *Química y bioquímica de los productos lácteos*. 2ª ed. Berlín Heidelberg (Dinamarca): Springer.
- Furukawa, S., Y. Kuroda y A. Sugiyama. 2014. Una comparación de la Estructura histológica de la placenta en animales de experimentación. *J. Toxicol. Pathol.* 27:11–18. doi:10.1293/tox.2013-0060
- García, M., ML Power y KM Moyes. 2017. Inmunoglobulina A y nutrientes en la leche de los grandes simios durante la lactancia. *Am. J. Primatol.* 79:1–11. doi:10.1002/ajp.22614
- Gill, RK, S. Mahmood, JP Nagpaul y A. Mahmood. 1999. Papel funcional del ácido siálico en la unión de IgG a las membranas de las microvellosidades en el intestino de ratas neonatales. *Biol. Neonato* 76:55–64. doi:10.1159/000014131
- Görs, S., M. Kucia, M. Langhammer, P. Junghans y CC Metges. 2009. Nota técnica: composición de la leche en ratones: aspectos metodológicos y efectos de la cepa de ratón y el día de lactancia. *J. Dairy Sci.* 92:632–637. doi:10.3168/jds.2008-1563
- Grigor, MR, J. Allan, A. Carne, JM Carrington y A. Geursen. 1986. Composición de la leche de ratas alimentadas con camadas restringidas. *Bioquímica. J.* 233:917–919. doi:10.1042/bj2330917
- Gross, JJ, EC Kessler, V. Bjerre-Harpoth, C. Dechow, CR Baumrucker y RM Bruckmaier. 2014. La progesterona y la prolactina periparto tienen poco efecto en el transporte rápido de inmunoglobulina G al calostro de las vacas lecheras. *J. Dairy Sci.* 97:2923–2931. doi:10.3168/jds.2013-7795
- Grosvenor, CE, MF Picciano y CR Baumrucker. 1993. Hormonas y factores de crecimiento en la leche. *Endocr Rev.* 14:710–728. doi:10.1210/edrv-14-6-710
- Guidry, AJ, JE Butler, RE Pearson y BT Weinland. 1980. IgA, IgG1, IgG2, IgM y BSA en suero y secreción mamaria durante la lactancia. *Vet. Immunol. Inmunopatológica*. 1:329–341. doi:10.1016/0165-2427(80)90012-4
- Guo, MR, PH Dixon, YW Park, JA Gilmore y PS Kindstedt. 2001. Cambios estacionales en la composición química de la leche de cabra mezclada. *J. Dairy Sci.* 84:E79–E83. doi:10.3168/jds.s0022-0302(01)70201-9
- Guo, HY, K. Pang, XY Zhang, L. Zhao, SW Chen, ML Dong, y FZ Ren. 2007. Composición, propiedades fisicoquímicas, distribución de la fracción de nitrógeno y perfil de aminoácidos de la leche de burra. *J. Dairy Sci.* 90:1635–1643. doi:10.3168/jds.2006-600
- Heddle, RJ, y D. Rowley. 1975. Inmunoglobulinas caninas. I. Inmuno-Characterización no química del suero canino, saliva parótida, calostro, leche y líquido del intestino delgado. *Inmunología* 29:185–195.
- Henry, S., H. Sigurjónsdóttir, A. Klapper, J. Joubert, G. Montier, y M. Hausberger. 2020. Destete de potros domésticos: ¿es necesario repensar las prácticas de cría? *Animales* 10:361. doi:10.3390/ani10020361
- Hernández-Castellano, LE, AM Almeida, J. Renaut, A. Argüello, y N. Castro. 2016. Estudio proteómico del calostro y la leche de las dos principales razas lecheras de pequeños rumiantes de las Islas Canarias: una perspectiva comparativa de la leche bovina. *J. Dairy Res.* 83:366–374. doi:10.1017/S0022029916000273
- Hurley, WL 2015. Composición del calostro y la leche de cerdas. En: C. Granjero, editor. *La cerda gestante y lactante* Wageningen (Países Bajos): Wageningen Academic Publishers; págs. 193–230. doi:10.3920/978-90-8686-803-2_9
- Hurley, WL y PK Theil. 2011. Perspectivas sobre inmunoglobulina Lins en el calostro y la leche. *Nutrientes* 3:442–474. doi:10.3390/nu3040442
- Jacobsen, KL, EJ DePeters, QR Rogers y SJ Taylor. 2004. Influencias de la etapa de lactancia, posición de los pezones y muestreo secuencial de leche en la composición de la leche de gato doméstico (*Felis catus*). *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr. (Berl)* 88:46–58. doi:10.1046/j.1439-0396.2003.00459.x
- Jollie, WP 1990. Desarrollo, morfología y función de la placenta de saco vitelino de roedores de laboratorio. *Teratología* 41:361–381. doi:10.1002/tera.1420410403
- Keen, CL, B. Lonnerdal, L. Clegg y LS Hurley. 1981. Desarrollo Cambios óptimos en la composición de la leche de rata: oligoelementos, minerales, proteínas, carbohidratos y grasas. *J. Nutr.* 111:226–236. doi:10.1093/jn/111.2.226
- Kessler, EC, RM Bruckmaier y JJ Gross. 2019. Inmunoglobulina Contenido de G y composición del calostro de diferentes razas de cabras y ovejas en Suiza y Alemania. *J. Dairy Sci.* 102:5542–5549. doi:10.3168/jds.2018-16235

- Kessler, EC, RM Bruckmaier y JJ Gross. 2020. Calostro Composición y contenido de inmunoglobulina G en razas bovinas lecheras y de doble propósito. *J. Anim. Sci.* 98:1–6. doi:10.1093/jas/skaa237
- Kohn, CW, D. Knight, W. Hueston, R. Jacobs y SM Reed. 1989. Concentraciones de IgG, IgA e IgM en el calostro y el suero de yeguas de raza Standardbred y sus potros en el momento del parto. *J. Am. Vet. Med. Assoc.* 195:64–68.
- Kressin, M. y R. Brehm. 2019. *Embriología del hogar iere7*.^a ed. Stuttgart (Alemania): Georg Thieme Verlag KG. doi: 10.1055/b-006-163266
- Langer, P. 2008. Las fases de la inversión materna en mamíferos euterios. *males. Zoología* 111:148–162. doi:10.1016/j.zool.2007.06.007
- Leach, JL, DD Sedmak, JM Osborne, B. Rahill, MD Lairmore, y CL Anderson. 1996. Aislamiento de la placenta humana del transportador de IgG, FcRn, y localización en el sincitiotrofoblasto: implicaciones para el transporte de anticuerpos materno-fetales. *J. Immunol.* 157:3317–3322.
- Lebensthal, E., I. Antonowicz y H. Shwachman. 1975. Correlación de la actividad de la lactasa, tolerancia a la lactosa y consumo de leche en diferentes grupos de edad. *Am. J. Clin. Nutrición.* 28:595–600. doi:10.1093/ajcn/28.6.595
- Le Dividich, J., y J. Noblet. 1984. Efecto de la ingesta de calostro en Tasa metabólica y glucosa plasmática en el cerdo neonatal en relación con la temperatura ambiental. *Biol. Neonato* 46:98–104. doi:10.1159/000242039
- Lee, PC, P. Majluf y IJ Gordon. 1991. Crecimiento, destete y ma-La inversión interna desde una perspectiva comparativa. *J. Zool.* 225:99– 114. doi:10.1111/j.1469-7998.1991.tb03804.x
- Lima, H., K. Vogel, M. Wagner-Gillespie, C. Wimer, L. Dean y A. Fogleman. 2018. Comparación nutricional de productos de leche humana cruda, pasteurizada y estable en almacenamiento. *J. Pediatr. Gastroenterología. Nutrición.* 67:649–653. doi:10.1097/MPG.0000000000002094
- Ludwiczak, A., J. Składanowska-Baryza, B. Kuczynorteska y M. Stanis. 2020. Propiedades de la leche de cierva Hycole y crecimiento del kit. *Animales* 10:214. doi:10.3390/ani10020214
- Markowska-Daniel, I. y M. Pomorska-Mól. 2010. Cambios en la inmunidad. Niveles de noglobulinas en las secreciones mamarias porcinas durante todo el período de lactancia. *Instituto Veterinario de Pulawy* 54:345–349.
- Martín, MJ, S. Martín-Sosa y P. Hueso. 2002. Encuadernación de oligosacáridos de la leche por varias cepas de Escherichia coli enterotoxigénicas aisladas de terneros. *Glycoconj. J.* 19:5–11. doi: 10.1023/A:1022572628891
- Mayer, B., M. Doleschall, B. Bender, J. Bartyik, Z. Bosze, LV Frenyó, y I. Kacsokovics. 2005. Expresión del receptor Fc neonatal (FcRn) en la glándula mamaria bovina. *J. Dairy Res.* 72:107–112. doi:10.1017/s0022029905001135
- Mayer, B., A. Zolnai, LV Frenyó, V. Jancsik, Z. Szentirmay, L. Ham-Marström, y I. Kacsokovics. 2002. Redistribución del receptor Fc neonatal de oveja en la glándula mamaria alrededor del momento del parto en ovejas y su localización en el intestino delgado de corderos neonatales. *Inmunología* 107:288–296. doi:10.1046/j.1365-2567.2002.01514.x
- McCue, PM, y S. Sitters. 2011. Lactancia. En: AO McKinnon, E. L. Squires, WE Vaala y DD Varner, editores. *Reproducción equina*. Hoboken (Nueva Jersey): Blackwell Publishing Ltd; págs. 2277–2290.
- McGhee, JR, SM Michalek y VK Ghanta. 1975. Inmuno-Globulinas en suero y secreciones: purificación de IgM, IgA e IgG de rata y su cuantificación en suero, calostro, leche y saliva. *Inmunología* 12:817–823. doi:10.1016/0019-2791(75)90146-9
- Merlín Junior, IA, JS Santos, LG Costa, RG Costa, A. Ludovico, FC Rego, y EH Santana. 2015. Leche de oveja: características físico-químicas y calidad microbiológica. *Arq. Latinoam. Nutrición.* 65:193–198.
- Michalek, SM, AFR Rahman y JR McGhee. 1975. Implantación de ratas Inmunoglobulinas en suero y secreciones: comparación de IgM, IgA e IgG en suero, calostro, leche y saliva de ratas desnutridas proteicamente y normales. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 148:1114–1118. doi:10.3181/00379727-148-38699
- Mila, H., S. Coinus, A. Grellet, A. Feugier, C. Mariani, ML Power, M. Maslanka y S. Chastant-Maillard. 2015a. Composición nutricional e inmunológica del calostro canino. *Libro de resúmenes del 18º congreso EVSSAR sobre reproducción y pediatría en perros, gatos y exóticos*. 11 y 12 de septiembre de 2015. Hannover, Alemania. Página 109 [Resumen].
- Mila, H., A. Feugier, A. Grellet, J. Anne, M. Gonnier, M. Martin, L. Ros-sig, y S. Chastant-Maillard. 2015b. Concentración de inmunoglobulina G en el calostro canino: evaluación y variabilidad. *J. Reprod. Inmunología.* 112:24–28. doi:10.1016/j.jri.2015.06.001
- Mohamed, H., P. Nagy, J. Agbaba y A. Kamal-Eldin. 2021. Uso de Espectroscopia de infrarrojo cercano y medio para el análisis de proteínas, grasas, lactosa y sólidos totales en leche cruda de vaca y camello. *Química alimentaria.* 334:127436. doi:10.1016/j.foodchem.2020.127436
- Neville, MC, y J. Morton. 2001. Fisiología y cambios endocrinos. es subyacente a la lactogénesis humana II. *J. Nutr.* 131:3005S–3008S. doi:10.1093/jn/131.11.3005S
- Nicholas, KR y PW Hartmann. 1991. Secreción de leche en la rata: Cambios progresivos en la composición de la leche durante la lactancia y el efecto de la dieta. *Comp. Bioquímica. Fisiología. A Comp. Fisiología.* 98:535–542. doi:10.1016/0300-9629(91)90443-g
- Oftedal, OT 1984. Lactancia en la perra: composición y consumo de leche. por cachorros. *J. Nutr.* 114:803–812. doi:10.1093/jn/114.5.803
- Oftedal, OT 2012. La evolución de la secreción de leche y sus orígenes antiguos. orígenes. *Animal* 6:355–368. doi:10.1017/S1751731111001935
- Palmeira, P. y M. Carneiro-Sampaio. 2016. Inmunología de la mama. *leche. Rev. Asociado Med. Bras.* 62:584–593. doi:10.1590/1806-9282.62.06.584
- Pang, WW y PE Hartmann. 2007. Iniciación de la lactancia humana: diferenciación secretora y activación secretora. *J. Biol. de la Glándula Mamaria. Neoplasia* 12:211–221. doi:10.1007/s10911-007-9054-4
- Peaker, M., PD Rosedale, IA Forsyth y M. Falk. 1979. Cambios en el desarrollo mamario y la composición de la secreción durante el final del embarazo en la yegua. *J. Reprod. Fertil* 27:555–561.
- Pecka, E., Z. Dobrzanorteesquí, A. Zachwieja, T. Szulc y K. Czyz. 2012. Estudios de composición y nivel de proteínas mayores en leche y calostro de yeguas. *Revista de Ciencias de la Animación.* 83:162–168. doi:10.1111/j.1740-0929.2011.00930.x
- Pereira, PC 2014. Composición nutricional de la leche y su papel en la alimentación humana. salud. *Nutrición* 30:619–627. doi:10.1016/j.nut.2013.10.011
- Peri, BA, y RM Rothberg. 1986. Transmisión de la an-anticuerpo prenatal y de la leche al suero de conejos neonatales. *Inmunología* 57:49–53.
- Plaza-Díaz, J., L. Fontana y A. Gil. 2018. Oligosacáridos de la leche humana. Carides y desarrollo del sistema inmunológico. *Nutrientes* 10:1038. doi: 10.3390/nu10081038
- Porter, P. 1972. Inmunoglobulinas en secreciones mamarias bovinas. Cambios cuantitativos en la lactancia temprana y absorción por el ternero neonatal. *Inmunología* 23:225–238.
- Quesnel, H., y C. Farmer. 2019. Revisión: nutricional y endocrino Control de la calostrogénesis en cerdos. *Animal* 13:s26526–s26534. doi: 10.1017/s1751731118003555
- Quinn, EM, L. Joshi y RM Hickey. 2020. Reseña del simposio: Oligosacáridos derivados de los lácteos y su influencia en las interacciones huésped-microbio en el tracto gastrointestinal de los bebés. *J. Dairy Sci.* 103:3816–3827. doi:10.3168/jds.2019-17645
- Reinhardt, V. y A. Reinhardt. 1981. Rendimiento de succión natural. y la edad del destete en el ganado cebú (*Bos indicus*). *J. Agric. Sci* 96:309–312. doi:10.1017/s0021859600066089
- Rodewald, R. 1976. Unión de inmunoglobulinas dependiente del pH a las células intestinales de la rata neonatal. *J. Cell Biol.* 71:666–669. doi:10.1083/jcb.71.2.666
- Rooke, JA, y IM Bland. 2002. La adquisición de inmunidad pasiva. ty en el lechón recién nacido. *Ciencia de la producción ganadera.* 78:13–23. doi:10.1016/S0301-6226(02)00182-3
- Salimei, E., G. Varisco y F. Rosi. 2002. Componentes principales, leptina, y compuestos nitrogenados no proteicos en el calostro y la leche de yeguas. *Reproducción, nutrición, desarrollo.* 42:65–72. doi:10.1051/ronda:2002007

- Samarütel, J., CR Baumrucker, JJ Gross, CD Dechow y RM Bruckmaier. 2016. Variación trimestral y correlaciones de la albúmina del calostro, inmunoglobulina G1 y G2 en vacas lecheras. *J. Dairy Res.* 83:209–218. doi:[10.1017/S0022029916000091](https://doi.org/10.1017/S0022029916000091) Sánchez-Macías, D., I. Moreno-Indias, N. Castro, A. Morales-de-laNuez, y A. Argüello. 2014. Del calostro de cabra a la leche: evolución física, química e inmunológica desde el parto hasta los 90 días posparto. *J. Dairy Sci.* 97:10–16. doi:[10.3168/jds.2013-6811](https://doi.org/10.3168/jds.2013-6811) Schmidt, PM, PK Chakraborty y DE Wildt. 1983. Actividad ovárica, Hormonas circulantes y comportamiento sexual en la gata. II. Relaciones durante la gestación, el parto, la lactancia y el estro posparto. *Biol. Reproducción.* 28:657–671. doi:[10.1095/biolreprod28.3.657](https://doi.org/10.1095/biolreprod28.3.657) Sheoran, AS, JF Timoney, MA Holmes, SS Karzenski y MV Crisman. 2000. Isotipos de inmunoglobulina en sueros y secreciones de la mucosa nasal y su transferencia y distribución neonatal en caballos. *Am. J. Vet. Res.* 61:1099–1105. doi:[10.2460/ajvr.2000.61.1099](https://doi.org/10.2460/ajvr.2000.61.1099)
- Sousa, SG, I. Delgadillo y JA Saraiva. 2014. Efecto de la Efecto de la mal pasteurización y el procesamiento a alta presión sobre el contenido de inmunoglobulina y la actividad de lisozima y lactoperoxidasa en el calostro humano. *Química alimentaria.* 151:79–85. doi:[10.1016/j.foodchem.2013.11.024](https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2013.11.024)
- Stoffel, MH, AE Friess y SH Hartmann. 2000. Ultraestructura Evidencia natural del transporte transplacentario de inmunoglobulina G en perras. *J. Reprod. Fertil* 18:315–326. doi:[10.1530/jrf.0.1180315](https://doi.org/10.1530/jrf.0.1180315)
- Tanner, AR, VC Kennedy, CS Lynch, TK Hord, QA Winger, PJ Rozance y RV Anthony. 2022. Investigación in vivo de la función y fisiología de la placenta en rumiantes: una revisión. *J. Anim. Sci.* 100:skac045. doi:[10.1093/jas/skac045](https://doi.org/10.1093/jas/skac045)
- Tsafaras, GP, P. Ntontsi y G. Xanthou. 2020. Ventajas y Limitaciones del sistema inmune neonatal. *Frente. Pediatr.* 8:5. doi:[10.3389/fped.2020.00005](https://doi.org/10.3389/fped.2020.00005)
- Tyler, SJ 1972. El comportamiento y la organización social del Nuevo Ponis del bosque. *Monograma del comportamiento animal* 5:87–196. doi:[10.1016/0003-3472\(72\)90003-6](https://doi.org/10.1016/0003-3472(72)90003-6)
- Urashima, T., T. Katayama, M. Sakanaka, K. Fukuda y M. Messer. 2022. Evolución de los oligosacáridos de la leche: origen y selectividad de la relación entre oligosacáridos de la leche y lactosa entre mamíferos. *Bioquímica. Biofísica. Actas, Subsección General.* 1866:130012. doi:[10.1016/j.bbagen.2021.130012](https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2021.130012)
- Wall, SK, JJ Gross, EC Kessler, K. Villez y RM Bruckmaier. 2015. Proteínas derivadas de la sangre en la leche al inicio de la lactancia: indicadores de transferencia activa o pasiva. *J. Dairy Sci.* 98:7748–7756. doi:[10.3168/jds.2015-9440](https://doi.org/10.3168/jds.2015-9440)
- Wellnitz, O., ET Arnold, M. Lehmann y RM Bruckmaier. 2013. Comunicación corta: transferencia diferencial de inmunoglobulinas durante el desafío de mastitis por componentes específicos del patógeno. *J. Dairy Sci.* 96:1681–1684. doi:[10.3168/jds.2012-6150](https://doi.org/10.3168/jds.2012-6150)
- Yuen, JWM, AY Loke y MDI Gohel. 2012. Nutricional y Características inmunológicas de la leche humana almacenada fresca y refrigerada en Hong Kong: un estudio piloto. *Actas clínicas de chim.* 413:1549–1554. doi:[10.1016/j.cca.2012.03.018](https://doi.org/10.1016/j.cca.2012.03.018)
- Zarrow, MX, VH Denenberg y CO Anderson. 1965. Rabbit: frecuencia de succión en el cachorro. *Ciencia* 150:1835–1836. doi:[10.1126/ciencia.150.3705.1835](https://doi.org/10.1126/ciencia.150.3705.1835)
- Zhang, H., J. Yao, D. Zhao, H. Liu, J. Li y M. Guo. 2005. Changes en la composición química de la leche de camello bactriano Alxa durante la lactancia. *J. Dairy Sci.* 88:3402–3410. doi:[10.3168/jds.S0022-0302\(05\)73024-1](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(05)73024-1)