

RITMOS CIRCADIANOS EN EL METABOLISMO DEL CALCIO EN AVES DE POSTURA

Héctor Jairo Correa Cardona¹

RESUMEN

Se revisó literatura relacionada con las variaciones circadianas en el metabolismo del calcio en aves de postura y se concluye que la información analizada y discutida suministra evidencia suficiente que demuestra la existencia de ritmos circadianos en diferentes procesos relacionados con el metabolismo y la alimentación del calcio en las aves de postura. Esto demuestra la necesidad de ajustar el momento y la cantidad de calcio a suministrar a las aves en postura con la finalidad de mejorar la eficiencia en la utilización de este mineral y reducir los problemas de calidad de cascarón.

ABSTRACT

Literature on circadian rhythms in calcium metabolism on laying hens was reviewed and it was concluded that analyzed and discussed information provide sufficient evidence that prove existence of this rhythms in different process involved with calcium metabolism and feeding in laying hens. This prove the needs of adjust the moment and amount of calcium to supply to laying hens with the purpose of increase the efficiency of utilization of this mineral and to reduce the problems of eggshell quality.

¹ Profesor Asistente. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Apartado 568. E-mail: jairocorrea@hotmail.com

INTRODUCCIÓN

Hay muchas razones que justifican el interés científico en el metabolismo del calcio en las aves de postura. Una primer razón involucra la enorme importancia económica de esta especie que provee buena parte de nuestro suministro diario de alimentos. En segundo lugar, no obstante los avances en la investigación del metabolismo del calcio con relación a la formación del cascarón, los controles de calidad y la tecnología aplicada, continúan presentándose pérdidas de huevos debido a problemas en el cascarón las cuales pueden ascender hasta un 14.14% de la producción total (Carnarius *et al.*, 1991). Este problema se acentúa especialmente con la edad de las aves al incrementarse el porcentaje de huevos con cascarón delgado como resultado de una disfunción en el metabolismo del Ca (Elaroussi *et al.*, 1994; Al-Batshan *et al.*, 1994; Washburn, 1982).

De otra parte, ha habido una considerable motivación para usar aves como modelos en estudios de disfunciones del metabolismo del calcio que conduce a diferentes enfermedades que se presentan tanto en humanos como en animales (Soares, 1987; Norman, 1987).

Resulta dudosos que exista cualquier otro animal que pueda consumir, absorber, transportar y metabolizar más calcio por unidad de peso que las aves. Las ponedoras comerciales producen, en un periodo de 52 semanas 295 huevos, cada uno con un peso aproximado de 60 g lo que representa un total de cerca de 18 kg de masa (Hy-Line, 1996). Esto constituye una considerable transferencia de material corporal que equivaldría a cerca de 12 veces el peso corporal del ave. Considerando que el cascarón representa el 9.3% del peso total del huevo (Al-Batshan *et al.*, 1994) y que, a su vez, el Ca es el 36% del peso total del cascarón (Clunies y Leeson, 1995), es posible calcular que una gallina comercial secreta durante un periodo productivo de un año, cerca de 600 g de Ca en el cascarón lo que corresponde a unas 30 veces la cantidad de Ca que contiene en su cuerpo (Elaroussi *et al.*, 1994). Sí, además, se asume que del Ca consumido se retiene un 50% para el huevo y la formación del cascarón (Etches, 1987), una gallina consumiría cerca de 1.2 kg de Ca en un año.

El manipular esta enorme cantidad de Ca desde el alimento hasta el cascarón necesariamente debe involucrar un mecanismo homeostático muy eficiente y particular de las ponedoras (Etches, 1987). El conocimiento de este mecanismo es la base para entender y corregir los diferentes problemas que enfrenta la industria avícola con relación a la calidad del cascarón. Actualmente es conocido que el metabolismo del calcio en aves de postura presenta fluctuaciones rítmicas de tipo circadiano.

RITMOS CIRCADIANOS

Desde hace muchos años es conocido que la mayoría de las variables fisiológicas fluctúan regularmente entorno a algún valor intermedio gracias al efecto homeostático del sistema nervioso y endocrino. Actualmente es conocido que existen varias actividades bioquímicas, fisiológicas y comportamentales que se presentan con una regularidad reproducible tal, que los picos y depresiones de dicha actividad se encuentran a intervalos predecibles. En 1969, Halberg introdujo el término cronobiología para agrupar dichos aspectos temporales de los fenómenos biológicos (Wilson, 1989).

Con base en la duración del ciclo, Ruckebusch *et al.* (1991) los han clasificado en ritmos de alta frecuencia (ultradianos) que tienen poca duración; ritmos de baja frecuencia (infradianos) que son de larga duración, y ritmos de frecuencia media entre los que se encuentran los ritmos circadianos, con un período aproximado de 24 horas con límites normales de 20 a 28 horas.

En los animales domésticos han sido detectados y descrito ritmos en diferentes procesos y actividades relacionadas con la alimentación y el metabolismo de los nutrientes, los cuales, sin

embargo, son frecuentemente ignorados y, de aquí, que en esa misma medida se desconozca la importancia y las implicaciones que puedan tener dentro de la nutrición y la alimentación animal. Tal es el caso del metabolismo del calcio en las aves de postura.

Los requerimientos nutricionales se han establecido sobre la base de asignaciones diarias en las que no se han tenido en cuenta las variaciones que dentro del día se presentan para dichos requerimientos. Así mismo, los programas de alimentación se establecen sobre la base de suministrar estos nutrientes asignados por día, ya sea en una comida, en varias o a libre voluntad durante el día, determinando el momento en que se suministra, más por razones prácticas o empíricas que por fundamentos científicos.

Es por lo anterior que el principal objetivo del presente trabajo es tratar de esclarecer la importancia que tienen los ritmos circadianos en la nutrición y sus implicaciones en la investigación y en la práctica de la alimentación del calcio a las aves de postura.

CONSUMO DE CALCIO

El consumo voluntario es un fenómeno fisiológico (expresado en términos comportamentales), que comprende la integración de muchas señales, y refleja la flexibilidad del sistema biológico involucrado para hacer frente a la variabilidad en el suministro de alimento, la composición y el estado animal (Illus y Jessop, 1996). Para Church y Pond (1977), resulta indudable que todos los animales disponen de mecanismos fisiológicos para regular el consumo de alimentos, tanto en situaciones a corto como a largo plazo. El consumo de alimento, sin embargo, más que estar regulado, es la expresión de la situación metabólica y psicológica del animal; los animales consumen como consecuencia del estado metabólico con el fin de cubrir las necesidades de nutrientes que en esos momentos demanda. El consumo no es más que una respuesta a una demanda por parte del metabolismo del animal. Si no hay demanda, no hay consumo. Es un principio de economía. En este sentido, Jhonson, (1992), afirma que la ritmicidad en el consumo de alimentos es una señal de ritmos circadianos. El asegura que el comportamiento alimenticio es un patrón inherente, genéticamente controlado que puede ser variado por condicionamientos o entrenamientos.

En el caso del calcio, ha sido postulado que el consumo de este mineral por las aves de postura estaría regulado por tres fuerzas (Etches, 1987): Primero, por la existencia de un ritmo circadiano tanto en el consumo de alimento como de calcio el cual es modificado, a su vez, por el estado de la formación del huevo. En segundo lugar, el consumo diario de calcio depende del estado de la secuencia ovulatoria. Sin embargo, quizá la fuerza que altera en mayor medida el consumo de calcio, es el método de presentación de éste para su consumo. Invariablemente estas tres fuerzas son la expresión de las variaciones cíclicas en los requerimientos de calcio para la formación del cascarón.

Sí el calcio está incorporado en el alimento de modo que la gallina es incapaz de seleccionar este nutriente, ella consume el calcio a una tasa dependiente del consumo de alimento a través del fotoperíodo (Clunies y Leeson, 1995; Chan y Moran, 1985; Clunies y Leeson, 1994). De otra parte, si el calcio es suministrado separadamente del resto de ingredientes, este es consumido preferentemente al final del fotoperíodo y muy poco calcio es consumido durante las primeras 10 a 12 horas (Chan y Moran, 1985). Alrededor del 60% del consumo del calcio del día se presenta en las cuatro últimas horas del fotoperíodo (Tabla 1).

Tabla 1. Consumo de Ca por aves en postura suministrado con un alimento completo o en un suministro tipo Cafetería@.

Hora dentro del fotoperíodo	Consumo de Ca g/ave	
	Alimento completo	Cafetería
0600-0800	.45 ∇ .13 **	.20 ∇ .22
0800-1000	.55 ∇ .23 **	.16 ∇ .11
1000-1200	.66 ∇ .35 **	.17 ∇ .08
1200-1400	.65 ∇ .26 **	.09 ∇ .07
1400-1600	.62 ∇ .21 **	.20 ∇ .18
1600-1800	.59 ∇ .18 *	.46 ∇ .30
1800-2000	.72 ∇ .18	.94 ∇ .45 **
2000-2200	.60 ∇ .22	.93 ∇ .49 **
Total/día	4.81 ∇ .49 **	3.14 ∇ .72

* P < .05

** P < .01

Tomado de Chan y Moran, 1985

Este comportamiento en el consumo estaría respondiendo a un incremento en las necesidades de calcio para formar el cascarón el cual, sí se asume que la ovoposición se presenta a las 0800 h, presentaría su tasa máxima entre las 10 y 14 horas post-ovoposición (1800 a 2000 h) de acuerdo a los datos de Clunies y Leeson (1995). Este tiempo concuerda con el momento del día en el cual se presenta un incremento marcado en el consumo de calcio alcanzando su cenit entre las 1800 y 2200 h indicando que el incremento marcado en el consumo de calcio se presenta como una respuesta al incremento en la demanda del organismo por este mineral para la formación del cascarón.

El consumo tanto de alimento como de calcio se ven reducidos durante los días en que las aves se encuentran en pausa ovárica.

Esta reducción en el consumo de nutrientes se ha postulado como una respuesta a la reducción en las necesidades tanto de energía como de nutrientes, incluido el calcio (Nesheim y Austic, 1985). La reducción en el consumo de calcio, sin embargo, no es proporcional a la reducción en las necesidades de calcio para formar el cascarón lo que se ha explicado como una compensación al balance negativo que se presenta durante los días de formación de cascarón (Chan y Moran, 1985; Clunies *et al.*, 1992a).

ABSORCIÓN DEL CALCIO

Actualmente es aceptado que el calcio puede ser transferido desde el lumen intestinal hasta el sistema circulatorio por vías para e intracelulares (Norman, 1987; Wasserman y Fuller, 1995; Bronner, 1987; Fernández, 1995a; Dunn *et al.*, 1995; Norman y Hurwitz, 1993). El primero es un proceso no saturable que se presenta a todo lo largo del intestino delgado, el cual es independiente de regulaciones fisiológicas y nutricionales, siendo dependiente únicamente de la concentración del calcio a nivel luminal. La segunda vía se da por procesos saturables, predominantemente a bajas concentraciones de calcio, por lo que requieren energía para mover el calcio en contra de un gradiente electro-químico, localizándose especialmente en el intestino proximal, es decir, el duodeno y yeyuno superior. Estas rutas están reguladas por la hormona 1,25-dihidroxicolecalciferol mediante dos efectos (Wasserman y Fuller, 1995): Uno dependiente de la expresión genómica y

síntesis de proteína (respuesta genómica), y la otra, una respuesta más rápida que no es dependiente de la activación genómica (respuesta no-genómica). El primero está ejemplificado por la síntesis de la Proteína Transportadora de Calcio (CaBP) (Bronner, 1987) denominada también Calbindin-D_{28k} (Fernández, 1995a) y un oligómero recientemente descubierto de 400-kDa (Dunn *et al.*, 1995). En el caso de los mamíferos, esta proteína transportadora presenta un tamaño de 9-kDa y es denominada Calbindin-D_{9k} (Wasserman y Fuller, 1995). Se trata de un proceso complejo que involucra el movimiento luminal del calcio a través de la membrana de las microvellosidades al interior del enterocito, la traslocación del calcio desde el punto de entrada hasta la membrana basolateral, y la extrusión activa desde la célula al sistema circulatorio (Wasserman y Fuller, 1995). El segundo, está ejemplificado por el incremento rápido en la concentración intracelular de calcio por la apertura de canales de calcio (Wasserman y Fuller, 1995; Norman y Hurwitz, 1993).

En principio puede plantearse que la importancia cuantitativa de las dos vías en la absorción del calcio en un momento determinado, dependerá de dos factores: la cantidad de calcio presente en el lumen intestinal y la concentración de 1,25-dihidroxicolecalciferol en plasma. En el primer caso, Bronner (1987) señala que variando la cantidad de calcio consumido se tendrán efectos diferentes y opuestos sobre las dos rutas de absorción del calcio: Un incremento en el consumo de calcio reducirá la regulación de los procesos transcelulares saturables, mientras que la cantidad de calcio movido por la ruta no saturable paracelular se incrementará en proporción directa al incremento en el consumo. Por el contrario, disminuyendo el consumo de calcio conducirá al resultado opuesto: un incremento en la regulación por los procesos transcelulares, mientras que la cantidad de calcio absorbido por la ruta paracelular disminuirá, de nuevo en proporción directa a la disminución del consumo. Así mismo, Soares (1984) señala que aunque existen diferencias en opinión, se piensa que los mecanismos pasivos (procesos paracelulares?) para la absorción del calcio predominan cuando el calcio en la dieta es adecuado. Bajo condiciones de bajo calcio o de deficiencia, los mecanismos activos (procesos transcelulares?) se asume que son mucho más importantes.

La concentración de calcio a nivel intestinal estará determinada por la tasa de consumo la cual, como se vio en el apartado anterior, va a ser diferente dependiendo principalmente del estado de formación del huevo y la presentación de calcio en el alimento. Cuando el calcio es suministrado mezclado con el resto de componentes del alimento, éste será consumido en la misma medida en que el alimento como un todo sea consumido. Cuando el calcio es suministrado separado del resto de componentes de la dieta, este será consumido en una proporción mucho mayor al final del fotoperíodo.

De otra parte, las concentraciones de la 1,25-dihidroxicolecalciferol en el plasma de aves de postura, presenta un ritmo circadiano que, según Frost *et al.* (1991) es dependiente de la ovoposición alcanzando el cenit entre las 10 y 14 horas post-ovoposición. Estas variaciones rítmicas en la concentración de esta hormona estarían controladas inicialmente por los requerimientos de calcio por el organismo. Las concentraciones plasmáticas de calcio iónico (Ca⁺⁺) disminuyen a medida que el calcio es bombeado desde la sangre hacia la glándula coquiliar para formar el cascarón de modo que la concentración más baja se alcanza alrededor de las 14 horas POV. Esa reducción, que en realidad es un estado de hipocalcemia, estimula la actividad de la enzima 25-hidroxicolecalciferol 1- α hidroxilasa a nivel renal quien, a su vez, induce la transformación de la 25-hidroxicolecalciferol en 1,25-dihidroxicolecalciferol (Soares, 1984; Frost *et al.*, 1991). Así mismo, una baja concentración de Ca⁺⁺ en plasma estimula la secreción de la hormona paratiroidea la cual actúa concertadamente con la 1,25-dihidroxicolecalciferol para causar un incremento en la resorción ósea, la absorción intestinal del calcio y una reducción en la excreción renal de éste mineral, todo con la finalidad de contrarrestar la disminución en su concentración plasmática (Elaroussi *et al.*, 1994; Soares, 1984).

Bajo estas consideraciones es posible argumentar que sobre la base de las variaciones circadianas en la concentración de la 1,25-dihidroxicolecalciferol, se podría esperar una absorción del calcio por procesos paracelulares principalmente al principio y la final del período comprendido entre dos ovoposiciones y, por procesos intracelulares durante el período de máxima deposición de calcio en cascarón. Esto no implica que al mismo tiempo se presente el proceso complementario de absorción de calcio. Sin embargo, si se considera el patrón de consumo de calcio bajo condiciones de suministro separado, donde se da un incremento repentino al final del fotoperíodo, es probable que el calcio sea absorbido principalmente por procesos paracelulares contrariamente al modo en que se absorbe cuando se suministra con un alimento completo. Ahora, la retención de calcio no ha sido establecida sobre una base de intervalos cortos de tiempo a través del período de formación del cascarón (Etches, 1987) por lo que la eficiencia con la cual estas vías independientemente absorben el calcio intestinal tampoco se ha establecido, pero es posible especular que la vía intracelular sea más eficiente que la paracelular dado que es conocido que a medida que se incrementa el consumo de calcio se reduce la retención de este tanto en días de formación de cascarón como en días en que no hubo formación de cascarón (Clunies *et al.*, 1992b) aunque en términos cuantitativos haya un incremento neto en la cantidad retenida.

Durante los días en que las gallinas no están formando cascarón, ha sido demostrado que no solo se reduce el consumo de calcio y demás nutrientes (Chan y Moran, 1985; Nesheim y Austic, 1985; Clunies *et al.*, 1992a; Clunies *et al.*, 1992b) si no que además, se reduce la eficiencia en la absorción de éste.

También ha sido demostrado que a medida que avanza la edad de las aves, la tasa de absorción de calcio se ve reducida (Al-Batshan *et al.*, 1994), lo cual estaría asociado a una disminución en la actividad de la enzima 25-hidroxicolecalciferol 1- α hidroxilasa a nivel renal y la consecuente disminución en la concentración plasmática de la 1,25-dihidroxicolecalciferol como se puede deducir de los niveles máximos presentados por Frost *et al.* (1992) con aves de 48 semanas de edad (646 pmol/L) y por Frost *et al.* (1991) con aves de 75 semanas de edad (300 pmol/L).

Tabla 2. Retención de Ca y P en aves de postura alimentadas con diferentes niveles de Ca.

Formación del cascarón	Nivel de Ca (%)	Retención de Ca (%)	Retención de P (%)	Retención de Ca (g/día)	Retención de P (mg/día)
NFC	2.5	58.6 ^a	31.3	1.25	190
	3.5	38.4 ^b	32.5	1.49	250
	4.5	36.2 ^b	25.9	1.53	170
** P < .01		**	NS	NS	NS
FC	2.5	62.5 ^a	11.5 ^b	1.45 ^c	80 ^b
	3.5	51.4 ^b	23.8 ^a	1.94 ^b	180 ^a
	4.5	50.5 ^b	21.9 ^a	2.35 ^a	160 ^a
** P < .01		**	**	**	**

ACREENCIÓN Y RESORCIÓN ÓSEA

El tejido óseo es un tejido fisiológicamente activo que participa de una manera importante en la homeóstasis de las concentraciones sanguíneas del calcio. Fernández (1995b) realizando un estudio de cinética con calcio y fósforo radioactivos en cerdos en crecimiento demostraron que la acreencia ósea fue constante e independiente del nivel de consumo pero, al contrario, la resorción ósea disminuyó con el incremento en el consumo, de modo que las cantidades incrementadas de calcio y fósforo que ingresaron al sistema al incrementarse la cantidad absorbida fueron contraatacadas por una reducción de la cantidad de minerales liberados del hueso. Etches, 1987 cita que tanto la actividad osteoclástica (resorción ósea) como la actividad osteoblástica (acreencia ósea) están presentes simultáneamente en todos los momentos del ciclo ovulatorio y formación del cascarón señalando que la actividad osteoblástica predomina cuando la gándula coquiliaria es inactiva en tanto que la actividad osteoclástica predomina cuando la tasa de acreencia de Ca^{++} sobre el cascarón es muy alta. Etches (1987) por su parte, indica que presumiblemente la corteza ósea es la encargada de suministrar el Ca^{++} durante períodos de privación crónica pero que la demanda aguda de Ca^{++} cuando la calcificación del cascarón ocurre en ausencia de consumo de alimento, es sostenida por la movilización de calcio desde la médula ósea.

Con lo anterior en mente es posible argumentar que cuando el calcio es consumido durante las primeras horas postovoposición y las últimas horas antes de la siguiente ovoposición, cuando la calcificación del cascarón es baja, este es principalmente destinado hacia la acreencia ósea en tanto que durante las horas intermedias en las que la formación del cascarón se da activamente con una alta demanda de calcio, es principalmente la actividad osteoclástica la encargada de suministrar el calcio al sistema dado que durante esas horas el consumo de calcio normalmente es muy bajo. Esto estaría reforzado por los datos reportados por Clunies y Leeson (1994) los cuales muestran que el calcio consumido durante las horas de máxima deposición del cascarón fue más bajo que durante los otros periodos y que, además, este fue empleado con una eficiencia calculada de más del 100% lo que indica que se esta depositando más calcio al cascarón que el que es aportado desde el tracto digestivo y esto es debido a que los bajos consumos que se presentan durante esos períodos no logran compensar la cantidad de calcio que es bombeado hacia el cascarón por lo que sería el calcio proveniente de los huesos el encargado de suministrar este mineral. Esto concuerda con las variaciones en la concentración de P plasmático reportadas por Frost *et al.* (1991) que presentan su máximo durante las horas de máxima deposición de cascarón, y las cuales son un indicador de la actividad osteoclástica. Dado que durante la resorción ósea se liberan Ca y P simultáneamente y, debido a que éste último no es empleado en la formación del cascarón, el exceso es expresado como un incremento en las concentraciones plasmáticas.

FORMACIÓN DE CASCARÓN

El proceso más importante que altera las concentraciones de Ca^{++} a nivel plasmático en aves en postura es fundamentalmente la alta demanda de este mineral para la formación del cascarón. Es precisamente este proceso el que pone en funcionamiento todos los mecanismos homeostáticos que poseen las aves para compensar la excreción de calcio por esta vía.

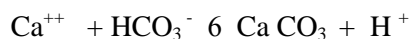
El cascarón está compuesto de aproximadamente un 95% de carbonato de calcio, principalmente en la forma de cristales de calcita, y 5% de material orgánico, en la forma de membranas y una matrix orgánica (Parsons, 1982).

La formación del cascarón no se da a una tasa constante. Esta es lenta al principio, presentando una tasa máxima al intermedio para luego disminuir nuevamente al final (Clunies y Leeson, 1995; Etches, 1987; Clunies y Leeson, 1994; Frost *et al.*, 1991). Clunies y Leeson (1994) demostraron estas variaciones al determinar la cantidad de calcio depositado en el cascarón cada seis horas POV

empleando cinco niveles de concentración de calcio en la dieta. De los datos reportados por estos autores se desprende que, en general, la tasa de deposición de Ca en el cascarón es baja durante las primeras 6 horas POV. Estas son consistentes con el tiempo en que tarda el huevo en formación en llegar a la glándula coquiliaria e iniciar la calcificación. La ovulación se presenta entre 40 minutos (North, 1991) a una hora (Etches, 1987) POV. Posteriormente, el huevo en formación tarda alrededor de 4.5 horas en alcanzar la glándula coquiliaria al pasar por el infundibulum (0.25 h), el magnum (3.0 h) y el itmus (1.25 h). Incluso, aún cuando el huevo en formación alcanza la glándula coquiliaria, la deposición del cascarón es muy lenta durante las primeras 4 horas ya que durante este período el principal proceso que se presenta es la absorción de agua, algunas sales y glucosa desde el fluido de la glándula hacia el interior del huevo incrementándose el volumen del huevo (North, 1991). Este proceso, conocido como Ahinchamiento, comienza a estrechar las membranas del cascarón y resulta en la distensión de la glándula coquiliaria lo cual es considerado como un estímulo para que se inicie la fase rápida de calcificación. La tasa máxima de deposición de calcio en el cascarón se presenta en el periodo comprendido entre las 12 y 18 horas POV, declinando posteriormente.

Durante la fase de máxima deposición de cascarón, la transferencia de Ca^{++} desde la sangre hacia éste se da a una tasa que oscila entre 100 y 200 mg/h (Clunies y Leeson, 1995; Etches, 1987; Clunies y Leeson, 1994). Según cálculos de Etches (1987), esta excreción de Ca^{++} desde la sangre podría reducir los niveles plasmáticos de Ca^{++} a cero si no hubiese otra fuente disponible. En vista de que la formación de cascarón se presenta en las horas de oscuridad cuando los niveles de consumo de alimento son muy bajos o inexistentes, la única fuente que puede suministrar el Ca^{++} durante éste período es la médula ósea.

En términos simples, el cascarón deriva de la combinación de iones de calcio con iones bicarbonato (Tullet, 1987; Taylor y Stringer, 1967):



Dado que el Ca^{++} no es almacenado en las células del oviducto, este es transportado desde la sangre por mecanismos pasivos y, mucho más importante, por mecanismos activos (Tullet, 1987). Esto estaría indicando que durante la formación del cascarón también se presentaría una demanda de energía para el transporte de este ion hacia el cascarón.

EXCRECIÓN

Al igual que en los demás procesos del metabolismo del calcio en aves de postura, la excreción de este mineral presenta una variación diurna. Fussell (1960) (citado por Wideman (1987) observó fluctuaciones en las tasas de excreción urinaria de Ca y P durante el ciclo de formación del huevo. La excreción de Ca disminuyó y la de P se incrementó durante los seis periodos de recolección de orina que precedieron la ovoposición (cada 2 h). Luego de la ovoposición, la excreción de Ca se incrementó y la de P disminuyó. Estos patrones de excreción de Ca y P parecen estar correlacionados con el estado de calcificación del cascarón y no necesariamente con el momento del día o con el momento de alimentación (Taylor, 1967) lo que estaría indicando que se trata de un ritmo circadiano endógeno que no es modificado por factores externos (Brady, 1979; Takahashi y Zatz, 1982). Estos datos concuerdan con los de Farmer *et al.* (1986) quienes estudiaron el efecto del momento del día en que se suministra el Ca a aves en postura sobre su utilización en la formación del cascarón. Sus resultados indican que cuando el Ca es suministrado en las horas AM (0800 h), este se absorbe en menor proporción y se excreta en mayores cantidades que cuando es suministrado en las horas PM (1600 h).

Durante la calcificación del cascarón, la glándula coquiliar remueve Ca desde la sangre. Cuando la absorción de Ca por el tracto no puede sostener el ritmo de utilización de Ca por la glándula coquiliar o cuando la calcificación ocurre durante la noche cuando el tracto está vacío, los niveles sanguíneos de Ca disminuyen (Etches, 1987; Frost *et al.*, 1991; Wideman, 1987). La disminución en los niveles plasmáticos de Ca estimula la glándula paratiroides para secretar PTH, lo que resulta en un incremento en la movilización de minerales del hueso (Wideman, 1987). Debido a que durante la resorción ósea se libera el Ca y el P con una relación de 2.5 a 1 y la relación de Ca a P en el cascarón es de 20 a 1 (Wideman, 1987), el P liberado en exceso se acumula en la sangre (Frost *et al.*, 1991; Wideman, 1987). Esta acumulación de P en la sangre es atenuada por una estimulación en la excreción de P urinario por la PTH (Wideman, 1987). Simultáneamente, como resultado de la reducción en la tasa de filtración y/o como resultado de la acción sostenida de la PTH sobre los riñones, la excreción urinaria de Ca disminuye (Wideman, 1987).

CONCLUSIONES

Con base en la anterior revisión bibliográfica se puede concluir que existe suficiente evidencia experimental que demuestra la existencia de ritmos circadianos en diferentes procesos relacionados con el metabolismo y la alimentación del calcio en aves de postura. El conocimiento de estos procesos podría dar nuevas luces en la comprensión de los diferentes problemas relacionados con la disfunción del metabolismo de este mineral y que conduce a la presentación de cascarones débiles con las consecuentes pérdidas de huevos debido a la mala calidad del cascarón. Así mismo, la existencia de ritmos en diversas variables fisiológicas relacionadas con el metabolismo del calcio hace necesario tenerlas en cuenta en las investigaciones en las que se hace necesario muestrear estos parámetros de tal manera que el muestreo sea representativo del estado fisiológico del animal a lo largo del día y no del estado puntual del momento establecido para el muestreo. Así mismo, demuestra la necesidad de ajustar el momento y la cantidad de calcio a suministrar a las aves en postura con la finalidad de mejorar la eficiencia en la utilización de este mineral y reducir los problemas de calidad de cascarón.

BILIOGRAFÍA

- AL-BATSHAN, H.A. *et al.* Duodenal calcium uptake, femur ash, and eggshell quality decline with age and increase following molt. *En: Poultry Science*. Vol. 73, No. 10 (oct. 1994); p. 1590 B 1596.
- BRADY, J. Biological clocks : studies in biology No. 104. London : Edward Arnold (Publishers), 1979. 112 p.
- BRONNER, F. Intestinal calcium absorption: mechanisms and applications. *En : Journal of Nutrition*. Vol. 117, No. 5 (may. 1987); p. 1347 - 1352
- CARNARIUS, K. M., *et al.* Relationship of eggshell structure and shell strength to the soundness of shell eggs. *En : Poultry Science*. Vol. 75, No. 2 (feb. 1996); p. 656-663
- CHAN, C.C., and E. T. MORAN. Egg characteristics of high performance hens at the end of lay when given cafeteria access to energy, protein, and calcium. *En : Poultry Science*. Vol. 64, No. 9 (sep. 1985); p. 1696-1712
- CHURCH, D.C. y POND, W.G. Bases científicas para la nutrición y la alimentación de los animales domésticos. Zaragoza : Acribia, 1977. 245 p.
- CLUNIES, M., and LEESON, S. Calcium dynamics of hens laying thick- or thin-shelled eggs. *En : Canadian Journal of Animal Science*. Vol. 74, No. 3 (sep. 1994); p. 541-546.
- _____. Effect of dietary calcium level on plasma proteins and calcium flux occurring during a 24 h ovulatory cycle. *En : Canadian Journal of Animal Science*. Vol. 75, No. 3 (sep. 1995); p. 439 - 444

CLUNIES, M.; PARKS, D., and LEESON, S. *En : Poultry Science*. Vol. 71, No. 3 (marz. 1992a); p. 482-489

_____. Calcium and phosphorus metabolism and eggshell thickness in laying hens producing thick or thin shells. *En : Poultry Science*. Vol. 71, No. 3 (marz. 1992b): p. 490-498

DE BLAS, C. Manejo y alimentación de la gallina ponedora. Zaragoza : Acribia. 1988. 154 p.

DUNN, M.A.; TOO, S.L., and ISHIZAKI, A.S. Characterization of a novel protein in chick intestine that exhibits calcium-binding activity and regulation by dietary calcium, aluminium, and vitamin D. *En : Journal of Nutrition*. Vol. 125, No. 12 (dic. 1995); p. 2916-1924

ELAROSSI, M., *et al.* Calcium homeostasis in the laying hen: 1. Age and dietary calcium effects. *En : Poultry Science*. Vol 73, No. 10 (oct. 1994); p. 1581-1589

ETCHES, R.J. Calcium logistic in the laying hen. *En : Journal of Nutrition*. Vol. 117, No. 3 (marz. 1987); p. 619 - 625

FARMER, M.; ROLAND, D.A., and CLARK, A.J. Influence of time of calcium intake on bone and dietary calcium utilization. *En : Poultry Science*. Vol. 65, No. 3 (marz. 1986); p. 555-558

FERNÁNDEZ, J.A. Calcium and phosphorus metabolism in growing pigs: I. Absortion and balance studies. *En : Livestock Production Science*. Vol. 41, No. 1, (ene. 1995a); p. 233-341

_____. Calcium and phosphorus metabolism in growing pigs: II. Simultaneous radio-calcium and radio-phosphorus kinetics. *En : Livestock Production Science*. Vol. 41, No. 1 (ene. 1995b); p. 243 - 254

FROST, T.J.; ROLAND, A., and MARPLE, D.N.. The effects of various dietary phosphorus levels on the circadian patterns of plasma 1,25-dihydroxycholecalciferol, total calcium, ionized calcium, and phosphorus in laying hens. *En : Poultry Science*. Vol. 70, 7 (jul. 1991); p. 1564-1570

FROST, T. J *et al.* The effect of sodium zeolite A and cholecalciferol on plasma levels of 1,25-dihydroxycholecalciferol, calcium, and phosphorus in commercial leghorns. *En : Poultry Science*. Vol.71, No. 5 (may. 1992); p. 886-893

FUSSEL, M. H. Studies on calcium and phosphorus metabolism in hen with particular reference to absortion and excretion. Ph. D. dissertation, Cambridge University, Cambridge, England. 1960. Citado por: WIDEMAN, R.F. Renal regulation of avian calcium and phosphorus metabolism. *En : Journal of Nutrition*. Vol. 117, No. 4 (abr. 1987); p. 808-815.

HY-LINE INTERNACIONAL. Guía de manejo. Pollitas, Pollonas, Ponedoras Variedad W-36. West Des Moines, Iowa U.S.A, 1996. sp.

ILLUS, A. W., and JESSOP, N. S.. Metabolic constraints on voluntary intake in ruminants. *En : Journal of Animal Science*. Vol. 74, No. 12 (dic. 1996); p. 3052-3062

JOHNSON, B. C. Nutrient intake as a time signal for circadian rythm. *En : Journal of Nutrition*. Vol. 122, No. 9 (sep. 1992); p. 1753 -1759

NESHEIM, M.C. and AUSTIC, R. E. Poultry production. 13a Edition. Philadelphia : Lea and Febifer, 1985.

NORMAN, A. W.. Studies on the vitamin D endocrine system in the avian. *En : Journal of Nutrition*. Vol. 117, No. 3 (marz. 1987); p. 797-807

_____. and HURWITZ, S.. The role of the vitamin D endocrine system in avian bone biology. *En : Journal of Nutrition*. Vol. 123, supplement, No.2, II (feb. 1993); p. 310-316

NORTH, M. O. Manual de producción avícola. México : Manual Moderno, 1986. 856 p.

PARSONS, A. H. Structure of the eggshell. *En : Poultry Science*. Vol. 61, No. 10 (oct. 1982); p.2013-2021

RUCKEBUSCH, Y., L. P. PHANEUF, y R. DUNLOP. Fisiología de pequeñas y grandes especies. México : Manual Moderno, 1991. 862 p.

SOARES, J. H. Calcium metabolism and its control: A review. *En : Poultry. Science*. Vol. 63, No. 10 (oct. 1984); p. 2075-2083

_____. Metabolic aspects of calcification in avians. *En : Journal of Nutrition*. Vol. 117, No. 3

(marz. 1987); p. 783 - 789

TAKAHASHI, J. S., and ZATZ, M. Regulation of circadian rhythmicity. *En* : Science No. 217 (1982); p. 1104-1111

TAYLOR, T G., y Stringer, D. A.. Formación de la cáscara del huevo y metabolismo esquelético. *En*: Sturkie, P. D. Fisiología aviar. Zaragoza : Acribia, 1967. pp. 390-410.

TULLET, S.G. Egg shell formation and quality. *En* : Wells, R.G. and BEYAVIN, C.G. Egg quality : Current problems and recent advances. (201 : 1987 : England). Poultry Science Symposium No. 20. England : Butterworths.

WASHBURN, K.W. Incidence, cause, and prevention of egg shell breakage in commercial production. *En* : Poultry Science. Vol. 61, No. 10 (oct. 1982); p. 2005-2012

WASSERMAN, R. H.. and FULLER, C.S. Vitamin D and intestinal calcium transport: facts, speculations and hypotheses. *En* : Journal of Nutrition. Vol. 125, Supplement No. 7, (jul. 1995); p. 1971- 1979

WIDEMAN, R.F. Renal regulation of avian calcium and phosphorus metabolism. *En* : Journal of Nutrition. Vol. 117, No. 3 (marz. 1987); p. 808-815

WILSON, J. A. Fundamentos de fisiología animal. México : Limusa, 1989. 984 p.