

Ecología nutricional y estrategias de forrajeo



La disponibilidad de energía y nutrientes y el uso que hacen los animales de éstos, representan compromisos importantes a su funcionamiento, en relación con:

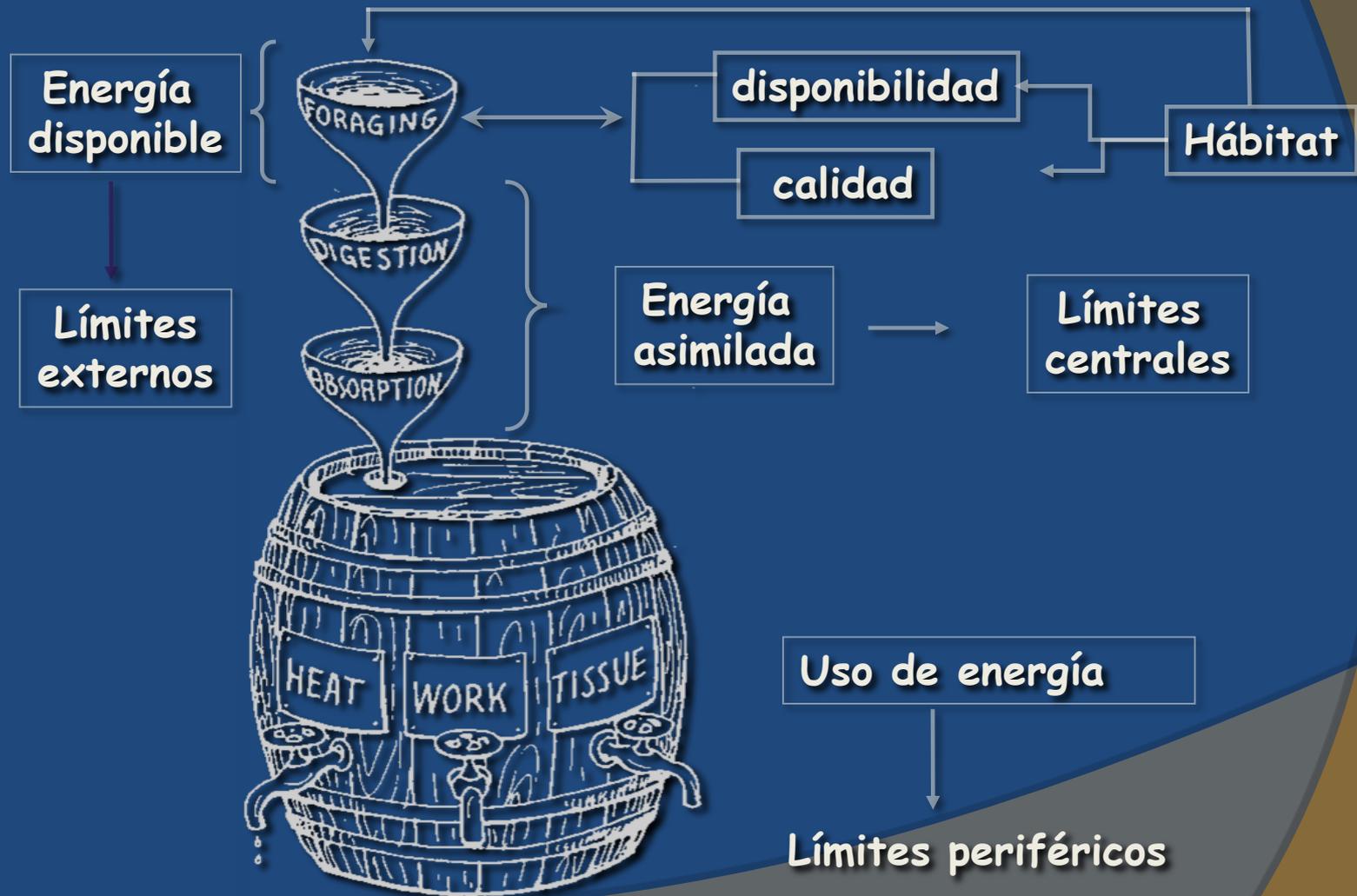
- ❑ la cantidad requerida en función a la disponible
- ❑ las limitaciones de la capacidad fisiológica de procesamiento



(Feder, Bennett, Burggren, Huey 1988)



El Modelo del Barril



(Weiner 1992)

**ECOLOGÍA
CONDUCTUAL**



Teoría de
Forrajeo



Enfatiza
determinantes
preingestionales



Parcialmente ignora
mecanismos y restricciones
postingestionales



La alimentación es un
problema de adquisición, pero
también de utilización,
manejo y digestión de ítems
tróficos y los nutrientes en
el alimento



Teoría de Digestión



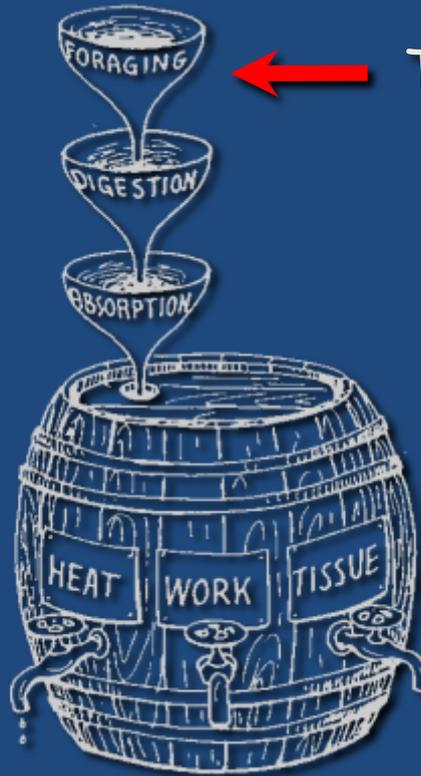
La capacidad de digestión
restringe y determina el
comportamiento trófico



FISIOLOGÍA ECOLÓGICA

Obtención de recursos

TEORÍA DE DIGESTIÓN



TEORÍA DE FORRAJEO



Mecanismo

Digestivo

Ej: capacidad fisiológica
presencia de una enzima



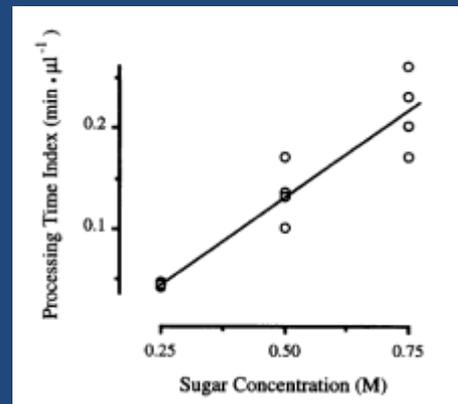
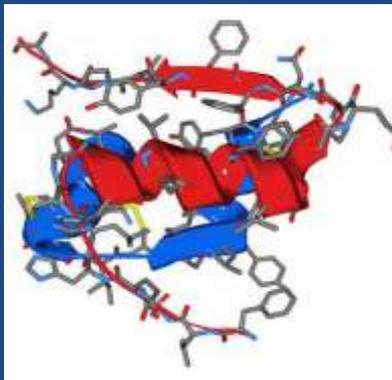
Proceso

de Forrajeo,
Ej: selección de ítems tróficos específicos



Patrón

Ej: de composición química de frutos preferido por los dispersores



Teoría de Digestión: La estrategia digestiva que maximice la adecuación será favorecida (Silby 1981)

RESTRICCIONES DIGESTIVAS

Limitaciones de absorción o degradación de componentes

Limites para procesar suficiente alimento para cubrir requerimientos de energía y nutrientes

Lo cual suele ser una cuestión de tiempo...

Lo cual suele ser una cuestión de tamaño corporal y de las cámaras digestivas...

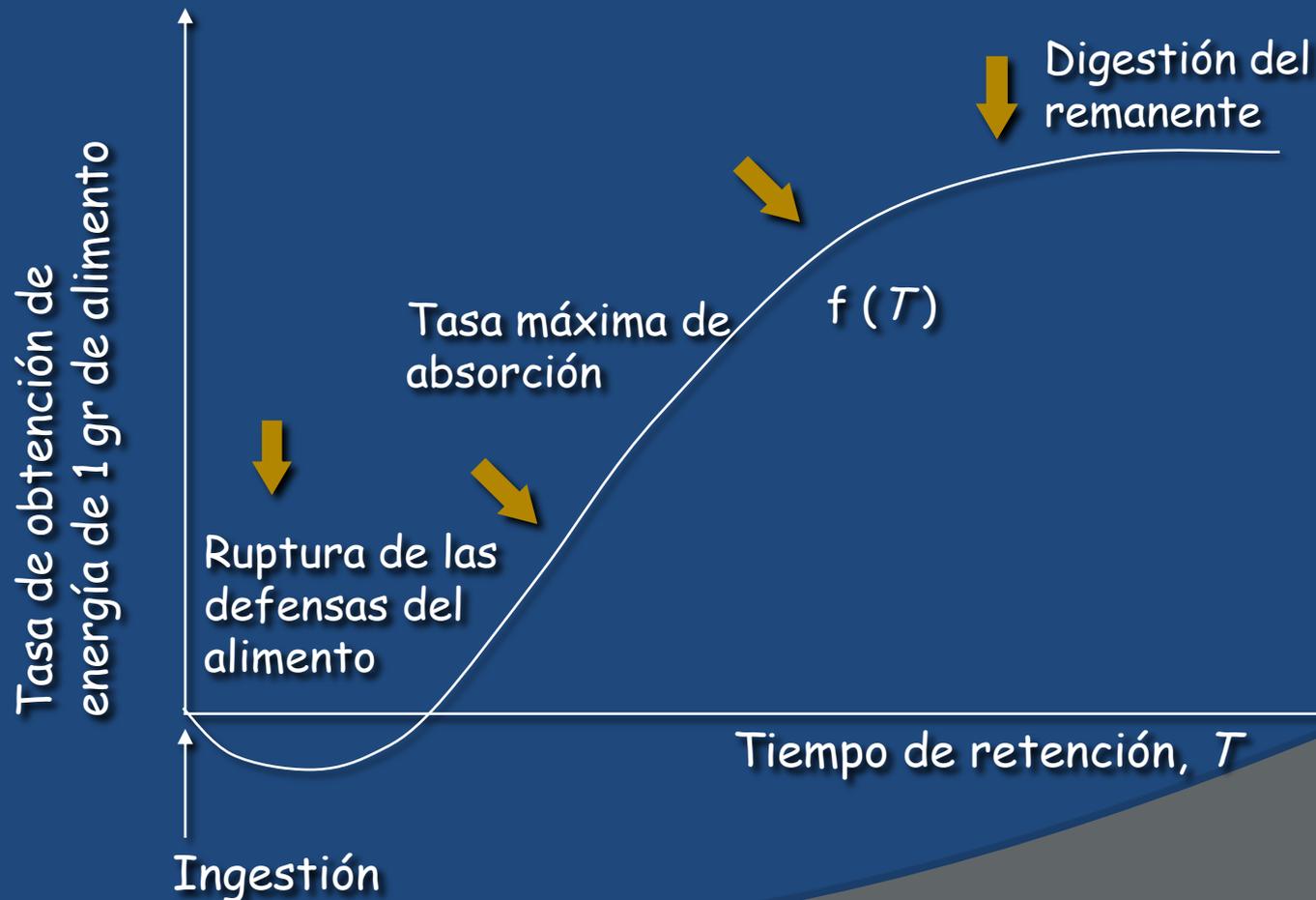


Compromisos al procesamiento del alimento:

- La identidad química de los nutrientes del alimento no ha sido relevante para los modelos clásicos de forrajeo
- Sin embargo, diferencias sutiles en la estructura química de los nutrientes pueden afectar su procesamiento



Teoría de Digestión Óptima (Sibly 1980)



Compromisos al procesamiento del alimento: Detoxificación

Los vertebrados responden a los compuestos secundarios de sus presas:

- formando complejos inactivos con proteínas de la saliva o el rumen,
- degradando y excretando las moléculas por vía enzimática,
- reduciendo los requerimientos de ingesta (evasión)

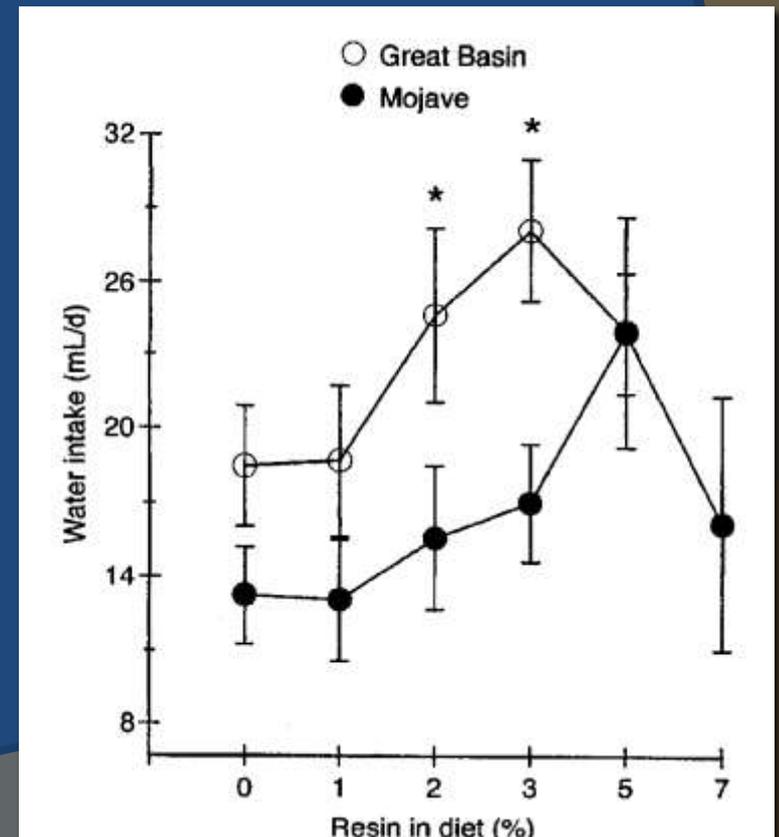
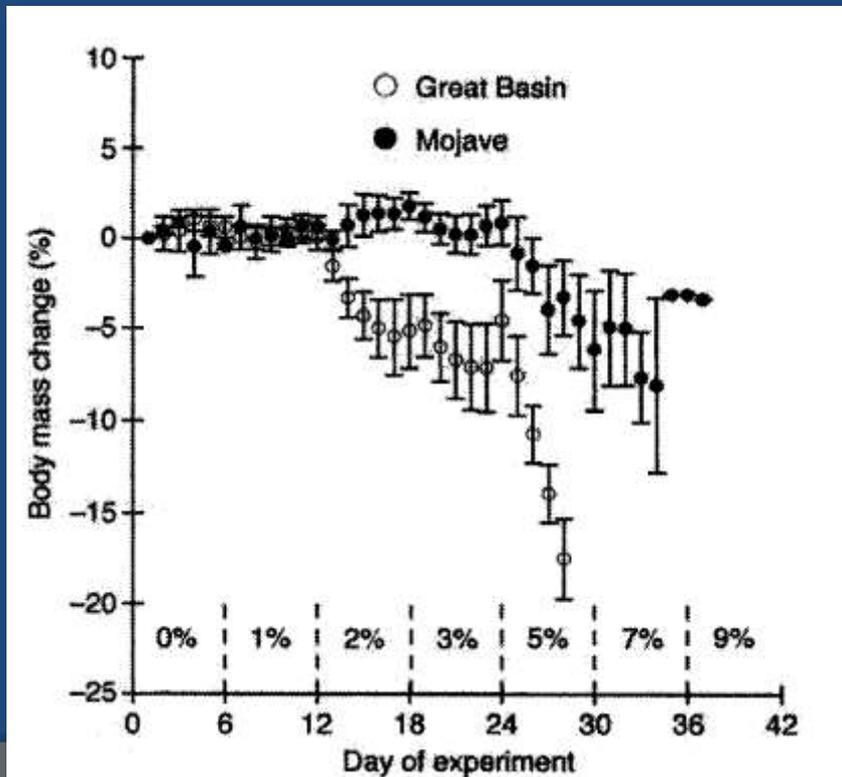
Estos compuestos producen:

- toxicidad (lesiones renales, problemas de crecimiento)
- captación de proteínas
- diuresis
- pérdida de energía



Detoxificación: el caso de *Neotoma lepida*

- Comparación interpoblacional
- Niveles experimentales crecientes de resina de *Larrea sp.*
- Efecto sobre el peso corporal y la ingesta de agua
- Diferencias: debidas a aclimatación o adaptación?



Compromisos al procesamiento del alimento:

Regulación enzimática

La digestión se lleva a cabo mediante enzimas que actúan en 3 contextos espaciales:

- intraluminales,
- asociadas a la membrana,
- intracelulares



La importancia relativa de cada clase varía entre grupos de animales

En vertebrados la mayoría de reacciones enzimáticas son extracelulares, entonces la **digestión** precede a la **absorción**

Compromisos al procesamiento del alimento:

Regulación enzimática

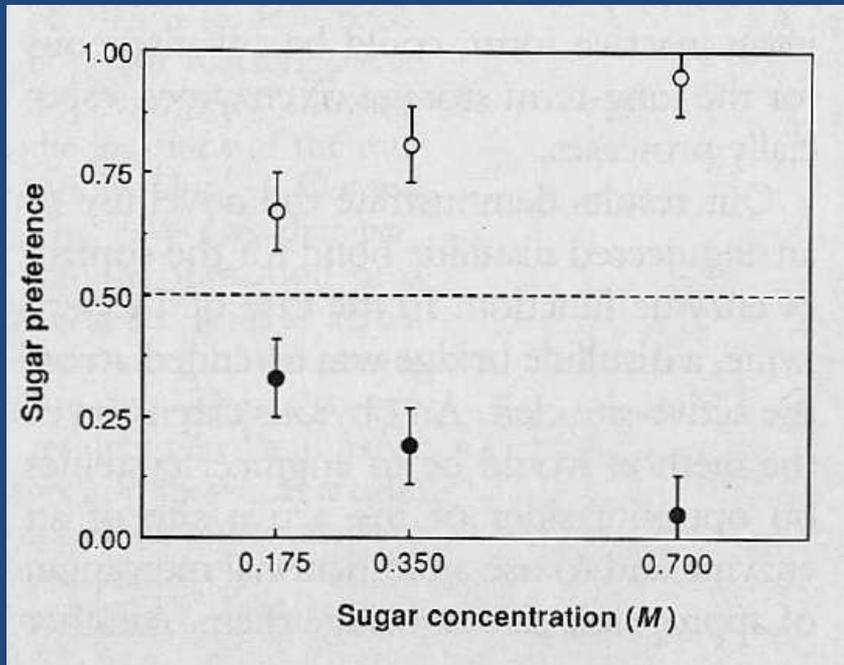
- La preferencia por determinados nutrientes guarda relación con la eficiencia y tasa a la cual estos son procesados
- Esta eficiencia depende de las enzimas, que son muy específicas
- Todo esto puede definir la selección de dieta, con consecuencias ecológicas profundas (conducta, interacciones, dispersión)



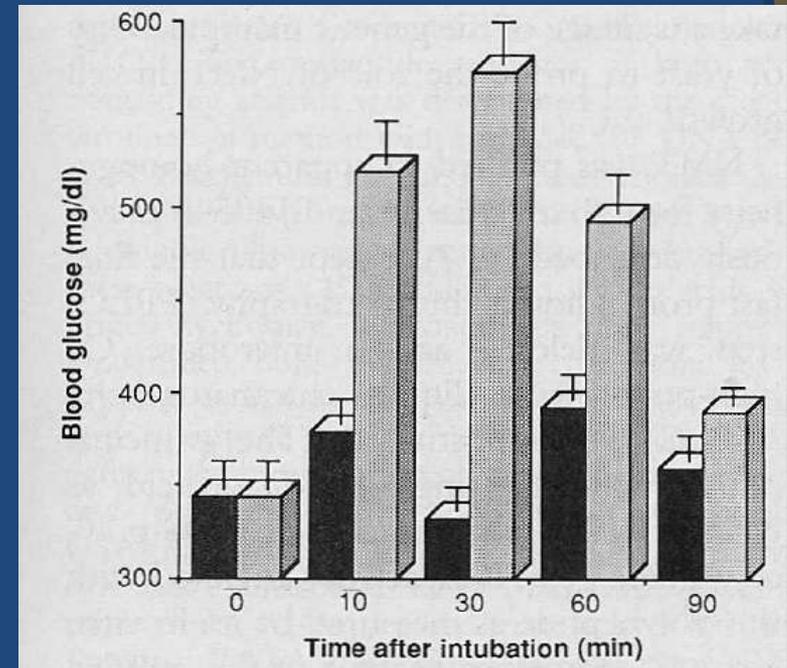
Estornino común (*Sturnus vulgaris*)

Regulación enzimática: el caso del Estornino

- Experimento de preferencia sobre dos tipos de soluciones: sacarosa o glucosa/fructosa (energéticamente idénticas)
- Las aves prefirieron la segunda opción
- Cuando se los alimentó de manera obligada, los niveles de glucosa en sangre sólo aumentaron con la segunda opción



Un valor de 1 representa preferencia, un valor de 0 representa rechazo. Los símbolos significan ○, glucosa + fructosa y ● sacarosa.



Las barras sólidas representan glucosa + fructosa y las grises sacarosa. Niveles de azúcar en sangre, es decir efectivamente absorbida a nivel intestinal.

Compromisos al procesamiento del alimento:

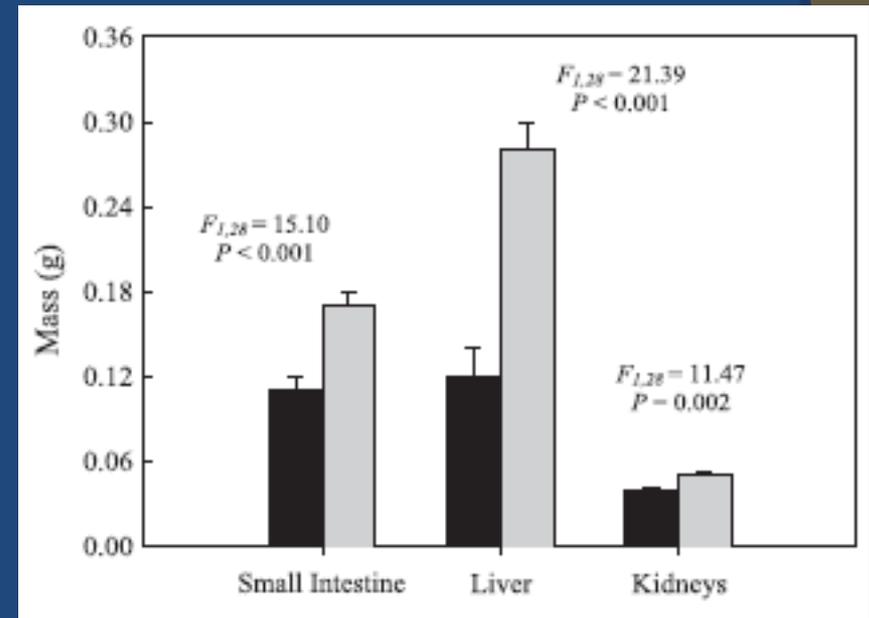
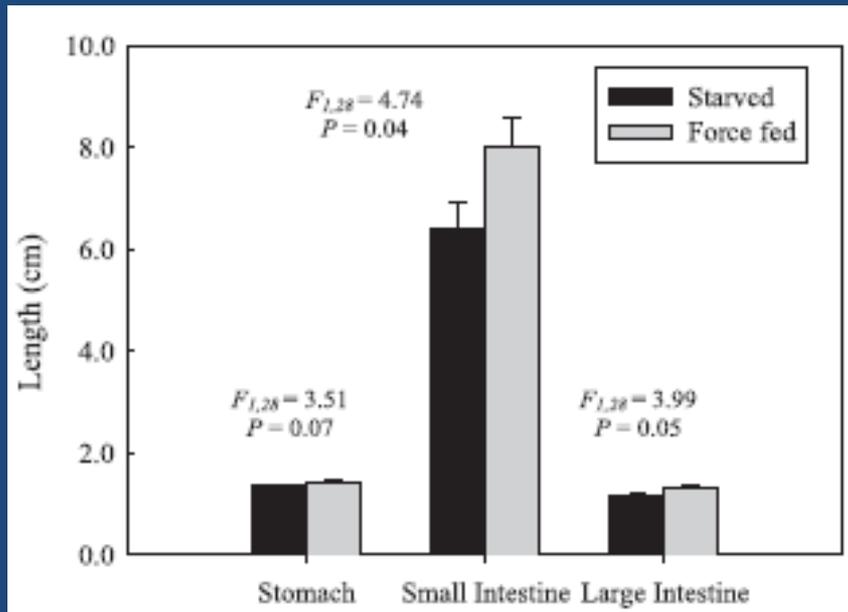
Tasas de Absorción

- Uno de los ajustes digestivos más frecuentes ocurre a nivel de las tasas de absorción de alimento
- La capacidad de ajustarse mejora el desempeño biológico
- El sistema digestivo se considera uno de los más sensibles a responder a señales ambientales
- Vínculo funcional entre la ingesta de energía y su asignación, y por lo tanto bajo muchas presiones selectivas



Tasas de Absorción: el caso de *Bufo spinulosus*

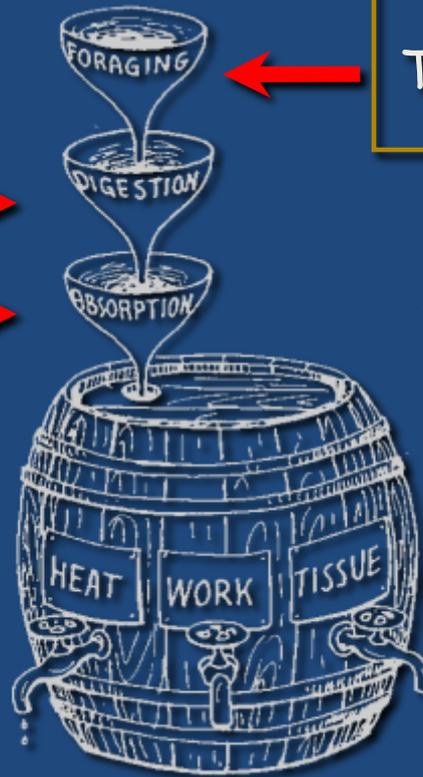
- Individuos que viven en regiones variables estacionalmente presentarán variaciones en el desarrollo del tracto gastrointestinal
- En adultos se predice una falta de modulación del tracto gastrointestinal por dieta poco variable
- Correlación entre la frecuencia de alimentación y la magnitud de regulación del desempeño digestivo



Cambios en la longitud y masa de secciones del tracto digestivo y órganos asociados, en función de tratamientos de inanición (barras negras) o de alimentación forzada (barras grises). Valores de $p < 0,05$ indican diferencias estadísticamente significativas.

Obtención de recursos

TEORÍA DE
DIGESTIÓN



TEORÍA DE FORRAJEO



Determinantes preingestionales

Comportamiento de **forrajeo**: incluye la búsqueda, manipulación e ingesta

Teoría de Forrajeo óptimo (MacArthur y Pianka 1966)

¿Dónde, cuándo, qué y cuánto comer?

Los organismos al buscar, seleccionar e ingerir alimento siguen las **estrategias** de comportamiento que les permiten **obtener**:

- la **mayor** tasa neta de consumo
- el mayor beneficio con el **mínimo** esfuerzo y riesgo



Maximizar la **energía ganada** y minimizar los **gastos** energéticos propios de la búsqueda

Teoría de Forrajeo óptimo

Los organismos **preferirán** aquellas fuentes de alimento, parcelas o presas que ofrezcan:

- Una mayor **cantidad** de alimento;
- Aquellas que se encuentren más **cercanas** entre sí, pues ello permitirá la explotación de varias fuentes casi al mismo tiempo;
- Aquellas cuyo contenido no ofrezca riesgos de **intoxicación**;
- Las que se encuentren más alejadas de posibles **depredadores**;
- Las que requieran de un menor **esfuerzo** para ser explotadas, etc.



La selección natural favorece la **eficacia alimenticia** y a los animales que pueden invertir tiempo y energía en otras estrategias relacionadas a la **eficacia biológica**

(Krebs y Davies 1984)

Teoría de Forrajeo óptimo

Aves

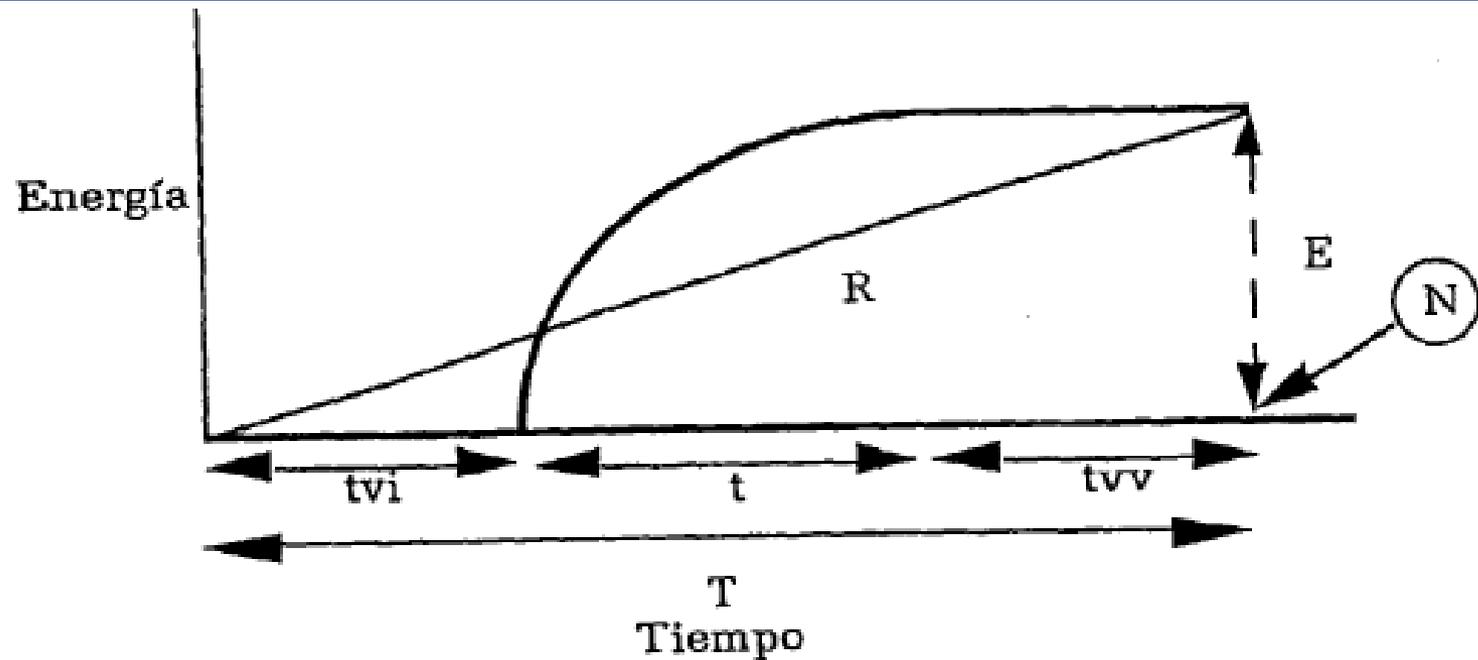


Figura 8.3.-Ganancia de energía debida a la captura de presas en función del tiempo. t_{vi} : tiempo de viaje de ida del nido al sitio de caza; t : tiempo en el sitio de caza; t_{vv} : tiempo de viaje de regreso desde el sitio de caza al nido. El círculo N indica la llegada al nido. Notemos que la recta R está determinada por la ganancia total de energía y por la duración total de cada ciclo.

Búsqueda y selección de alimento

Límite externo: disponibilidad

Alimento es abundante y ampliamente distribuido

No existen problemas para encontrar un lugar óptimo donde alimentarse



Alimento está concentrado en el espacio

Los animales deben localizar e identificar sitios de alimentación

Tomar decisiones de cuando conviene abandonar la parcela y buscar otra

Teorema de valor marginal

Búsqueda y selección de alimento

Límite externo: disponibilidad

Teorema de valor marginal

Un animal abandonará una parcela de alimentación cuando:

- La **energía neta** (calorías) obtenida descienda hasta un nivel próximo al **nivel promedio** de **todo** el hábitat
- Sea **mayor** la **energía perdida** buscando el alimento que la **energía ganada y obtenida** del alimento



Teorema de valor marginal

Experimento:

Ofertas a diferentes distancias del nido

Las cargas fueron **mayores** en las ofertas más **alejadas** al nido

Evita que la **energía perdida** buscando el alimento sea mayor que la **energía ganada** del alimento

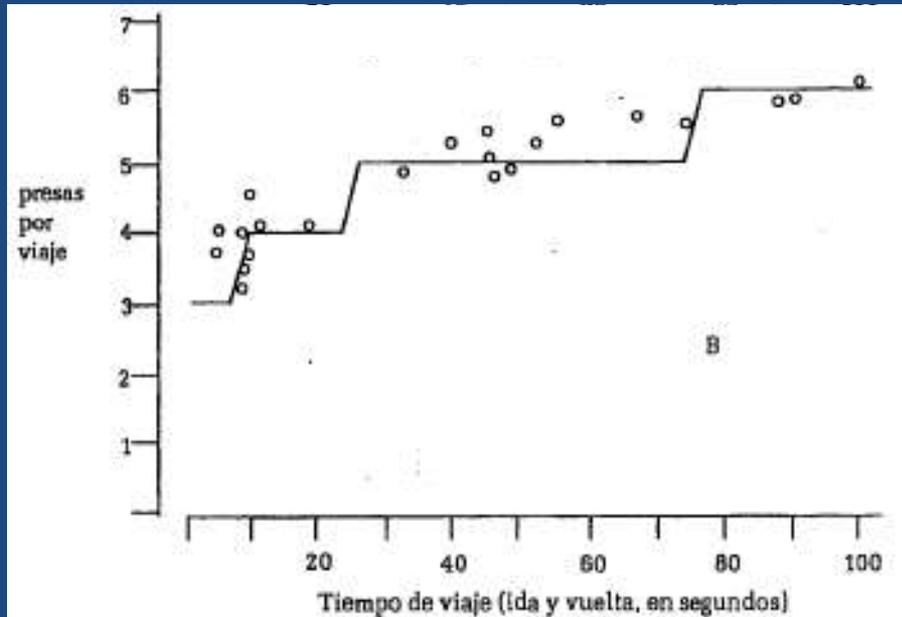


Figura 8.5.-Predicciones y resultados en la puesta a prueba del teorema del valor marginal en estorninos (Kacelnik, 1984). El eje horizontal es el tiempo total de viaje entre el nido y el comedero artificial. Cada punto es el número medio de presas recogidas en el curso de aproximadamente 50 visitas a un mismo sitio y las líneas continuas indican las predicciones de dos versiones del modelo. A: predicciones formuladas sin tener en cuenta los costos energéticos diferenciales. B: los mismos datos comparados con nuevas predicciones. Aquí las predicciones incorporan el costo energético de vuelo y el costo de activar a los polluelos.

300 viajes por día

Entre **1 a 8 presas** (orugas y larvas) por viaje



Estornino pinto (*Sturnus vulgaris*)

Búsqueda y selección de alimento

Límite externo: disponibilidad

Picaflores:

Estrategia de forrajeo muy costosa, alcanzando el límite más alto registrado en vertebrados

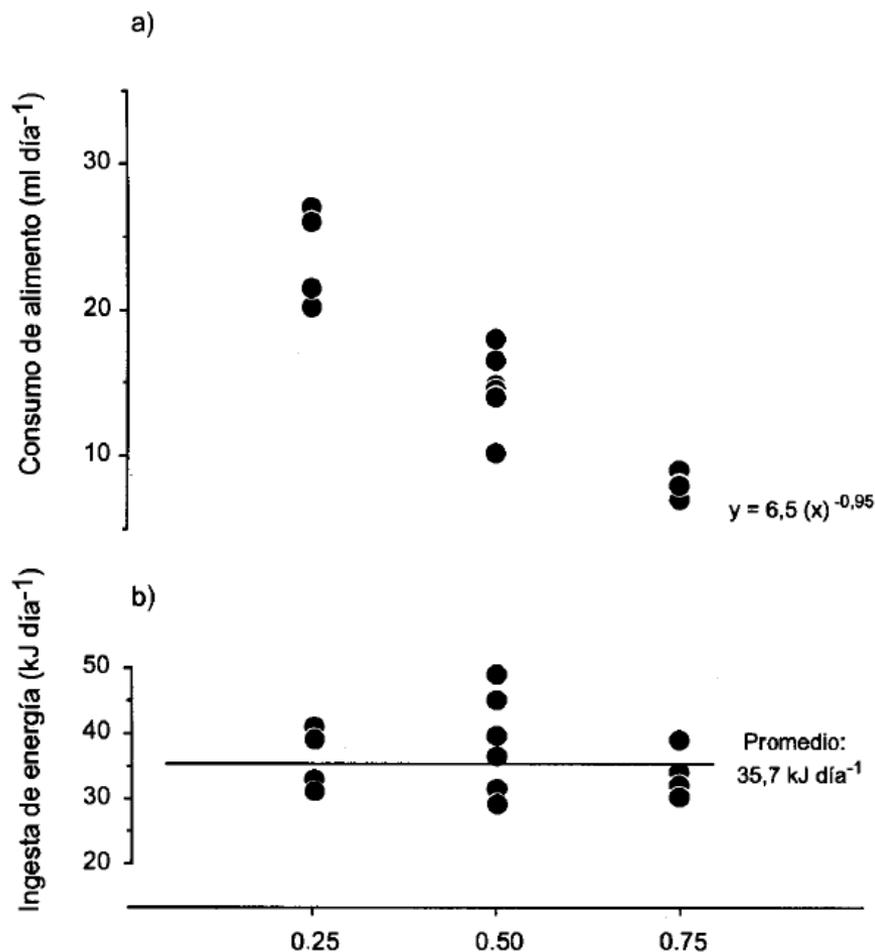
Los picaflores
invierten entre un **10**
a un 30% de su tiempo
forrajeando

Sephanoides sephaniodes



Búsqueda y selección de alimento

Límite externo: disponibilidad



Frente a **cambios** en la calidad del alimento los picaflores modificaron el **volumen** de alimento consumido, manteniendo un **mismo** nivel de ingesta de **energía**

• Fig. 1. Volumen y energía ingerida diariamente por *Sephanoides sephaniodes* confrontado a dietas de diferente concentración de azúcar. a) Se observa una regresión negativa no diferente de -1 entre el consumo y la concentración del alimento ($y = 6,5(x)^{-0,95}$). b) La ingesta de energía es independiente de la concentración del alimento, con un promedio de 35,7 kJ día⁻¹ (figura modificada de López-Calleja et al. 1997).

Búsqueda y selección de alimento

Límite externo: disponibilidad

Picaflores:

Eficiencia de asimilación de néctar cercana al 100%

Tiempos **cortos** de procesamiento digestivo

Marcada **preferencia** por néctares con **altas** concentraciones de azúcar



Sephanoides sephaniodes

Búsqueda y selección de alimento

Límite externo: disponibilidad

Experimento: aclimataron durante 20 días, en dos condiciones dietarias (dieta rica o pobre)

Resultados:

La **calidad** de la dieta **afectó** el tamaño de los **órganos** asociados a procesos digestivos

En dietas diluidas:

Intestino, molleja, hígado y riñones **aumentaron** de tamaño



Sephanoides sephaniodes

Búsqueda y selección de alimento

Límite externo: disponibilidad

Los néctares **diluidos** y muy **concentrados** ($> 1,2 M$) son **rechazados** debido a que **afectan** la **eficiencia** del proceso de alimentación y digestión



En el proceso de digestión del néctar, el **agua ingerida** junto a los carbohidratos es **absorbida** a nivel del **intestino delgado**

Para luego ser eliminada por vía **renal**

Sephanoides sephaniodes

Búsqueda y selección de alimento

Límite externo: disponibilidad

La principal vía de **regulación hídrica** para estas aves es el **riñón**

El consumo de **néctares diluidos** determina **limitaciones renales** asociadas a la movilización de grandes volúmenes de agua, las cuales **afectan** el balance energético con pérdida de peso corporal

Las capacidades máximas de **procesamiento de agua** determinarían el **límite** de las **Tasas de ingesta** en picaflores

Dietas diluidas afectan:

- el patrón de forrajeo y presupuesto de tiempo (**mayor**)
- el presupuesto y balance diario de energía



Búsqueda y selección de alimento

Límite externo: disponibilidad

Experimento de campo

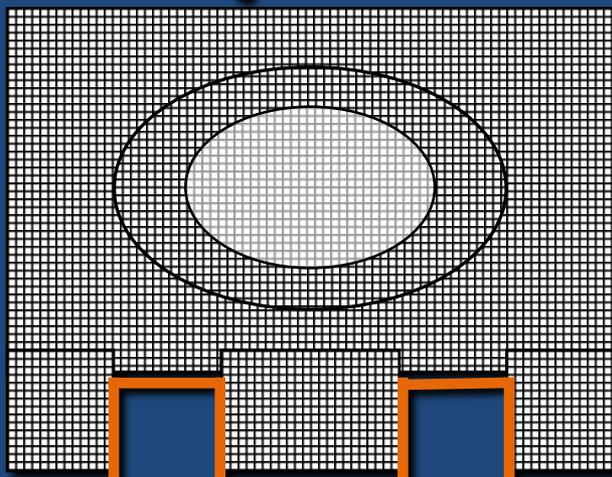
Ñacuñán



Ofertas

80 fuentes semillas,
microhábitats: 40 desprotegidos y
40 protegidos

Esquema de la oferta y la clausura
de alambre tejido



Se midió: número de
depósitos y el consumo de
semilla

Reconocer **especies:** Cinta adhesiva



Determinación de especies por pelos

Doñana, Acta Vertebrata, 16 (2): 247-291, 1989

247

Guía para el reconocimiento microscópico de los pelos de los mamíferos de la Patagonia

CLAUDIO CIEHÉBAR* y SUSANA MARTÍN**

* Intendencia del Parque Nacional Nahuel Huapi 8400-San Carlos de Bariloche
Río Negro-Argentina

** INTA-EERA Bariloche-8400 San Carlos de Bariloche-Río Negro-Argentina

Rodentia - Cricetidae
Eligmodontia typus
R Sage
ASM - MIL



Eligmodontia typus

Graomys griseoflavus

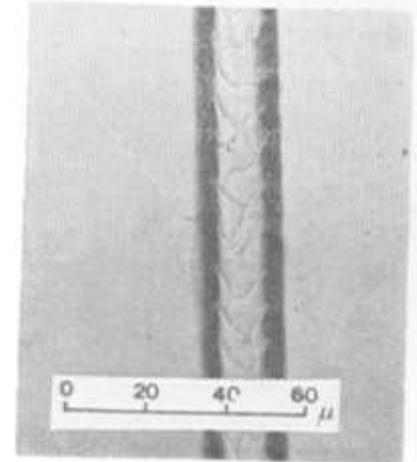
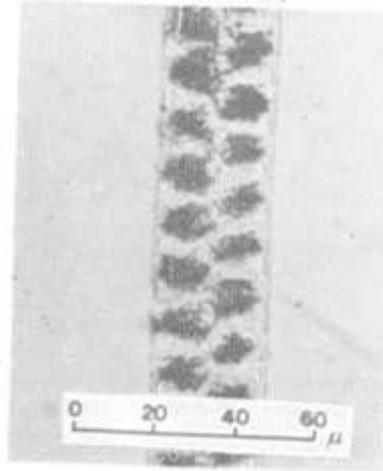


Eligmodontia typus—Laucha colilarga baya

Aspecto general: gris claro en porción proximal, pardo en porción media, y oscuro en porción distal; largo aprox. 12 mm.

Médula biseriada, con sectores cortos triseriados

Escamas en vaina



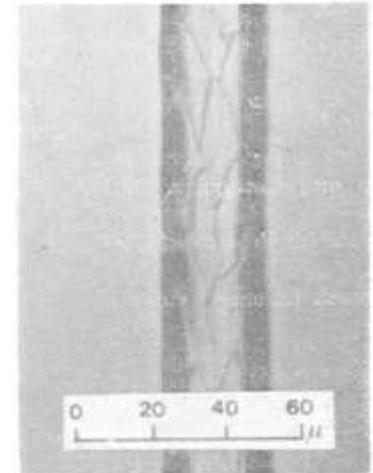
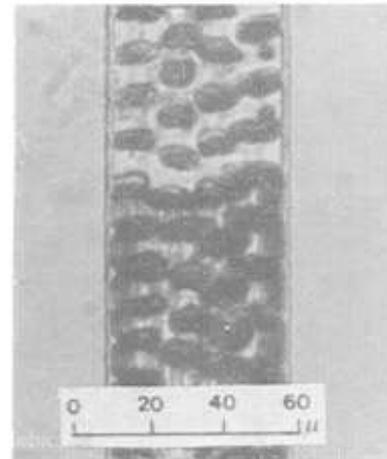
Doñana, Acta Vertebrata, 16 (2), 1989

Phyllotis darwini—Pericote panza gris

Aspecto general: gris claro, amarillento en la punta; largo aprox. 15-16 mm.

Médula triseriada, ocasionalmente tetraseriada

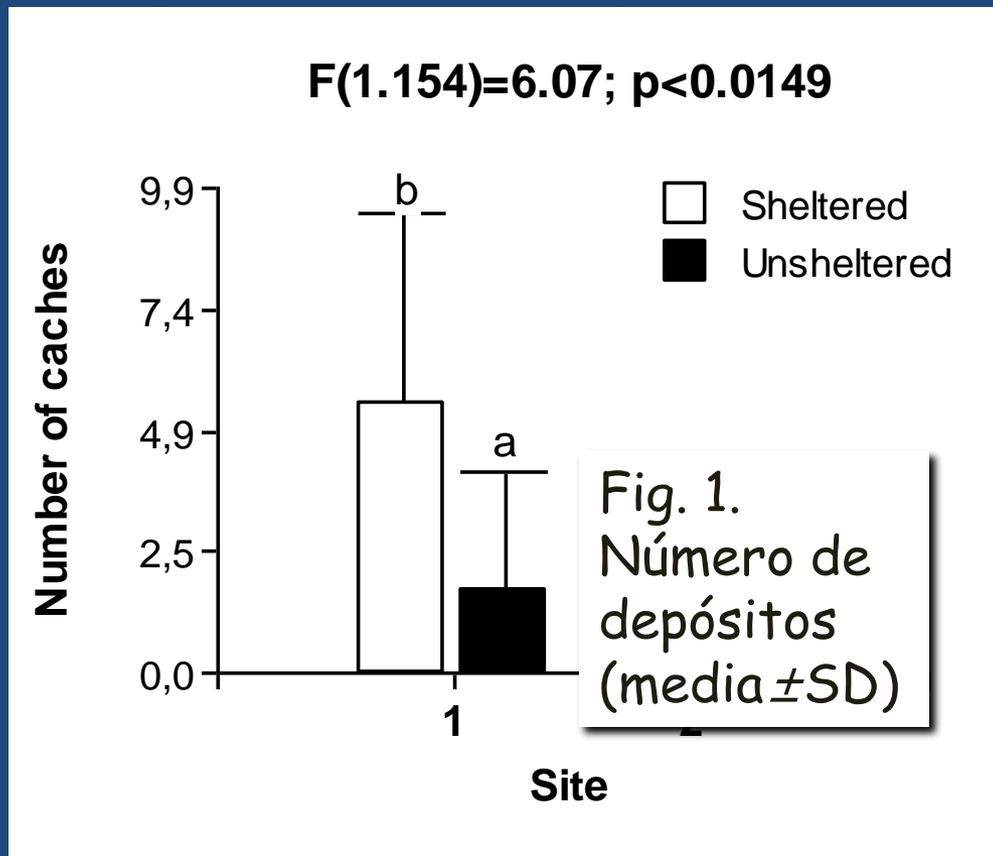
Escamas lanceoladas anchas



Búsqueda y selección de alimento

Límite externo: disponibilidad

Experimento de campo



Eligmodontia typus

Graomys griseoflavus



El consumo y números de depósitos de semillas fueron **superiores** bajo cobertura vegetal

Búsqueda y selección de alimento

Límite externo: Riesgo de depredación

Animales se alimentan en áreas **protegidas**

Tiempos cortos de **forrajeo** y mayor **vigilancia**

Consumen alimento de menor tamaño **in situ** y de mayor tamaño en **sitios seguros**

Acumulan alimento en lugares protegidos



Influencia del riesgo de depredación

Respuestas antidepredadoras ante señales indirectas de carnívoros



Zorro

Rol del olfato

Heces: sustancia volátil (trimethylthiazoline)

Provoca en roedores:
inmovilidad y disminución de la
conducta exploratoria



Felinos

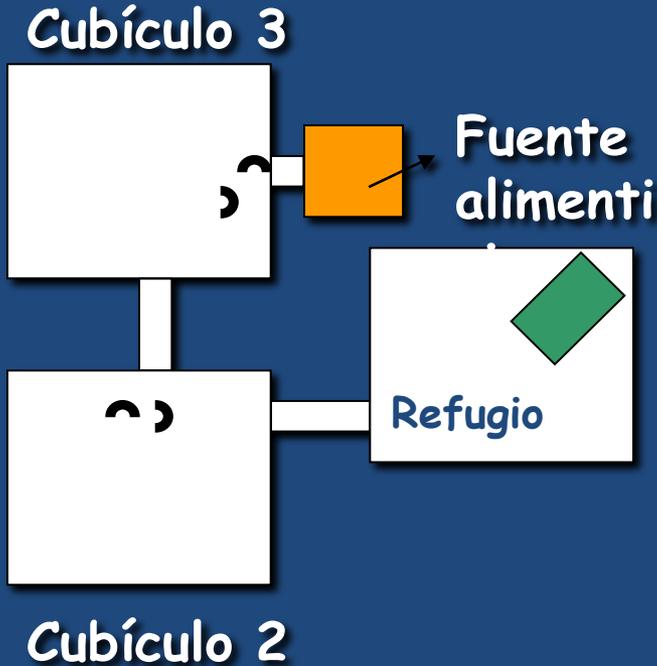
Mezcla de olores, orina, heces,
secreciones glandulares y pelo

Provoca en roedores:
reacción antidepredadora
(huida, inmovilidad, disminución de
actividad)

Influencia del riesgo de depredación

Experimento en cautiverio

Microcavia australis



Cubículo 1



Habitación: 24 hs

Tratamientos: zorro, puma, control (heces de liebre)
Orden: azar de los individuos y tratamientos cada individuo

Registros

De **actividad** a cada hora x huellas
Tiempo tardado en llegar al alimento

Taraborelli et al. 2008



Influencia del riesgo de depredación

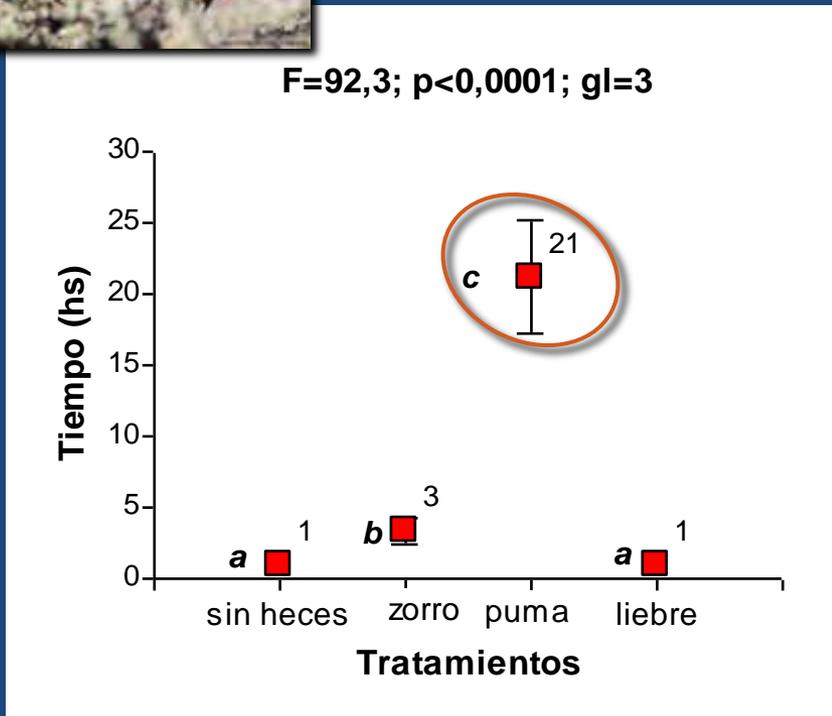


Fig. 1. Tiempo hasta llegar a la fuente de alimento entre los tratamientos.

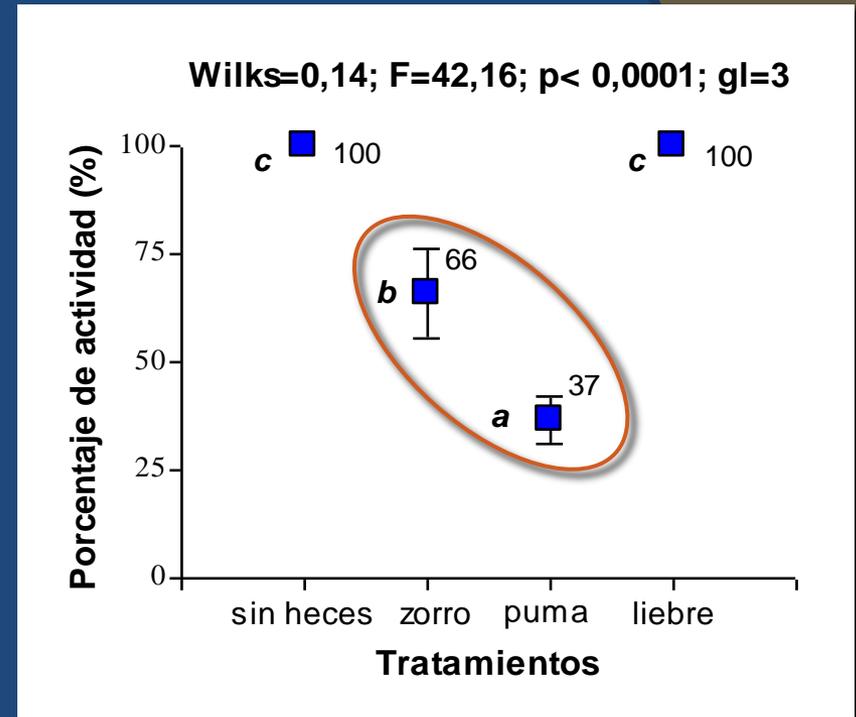


Fig. 2. Porcentaje de actividad en los cubículos entre los tratamientos.

✓ Ante señales de depredadores (heces) *M. australis* **evitó** los sectores con heces y **disminuyó** la actividad

✓ Habría un **reconocimiento diferencial** a través del olfato de sus depredadores carnívoros

Búsqueda y selección de alimento

Límite externo

Competencia



Intraespecífica

- **Alimento abundante y homogéneo** distribuido
la agresión es **mínima**

- **Alimento concentrados** y distribuido en forma **irregular**
Aumenta la competencia y agresión

Lleva a **establecimientos** de territorios de alimentación y jerarquías de dominancia



Búsqueda y selección de alimento

Límite externo

Cooperación o coordinación

Localizar un recurso alimenticio

Cazar en grupo, diferentes **roles** (perseguir, asechar, atacar)

Beneficiando a 2 o más miembros de la misma especie



Cóndores



Lobos

Selección de dieta

Carnívoros

Dada por el **tamaño** de la presa, contenido **energético**, **tiempo** de manipulación (persecución y captura) y la **abundancia** (probabilidad de encontrar las presas)



Herbívoros

Dada por la **calidad nutricional** del alimento

Pasan mucho **tiempo** ingiriendo y digiriendo y menos tiempo buscando





Demandas energéticas Balance hídrico

Obtención de agua

Agua libre

Bebiéndola directamente

Agua preformada

Incorpora con los alimentos

Agua metabólica

Producida por la oxidación de carbohidratos, lípidos y proteínas

Pérdida de agua

Orina y heces

Difusión por la piel

Evaporación por vías respiratorias y **Secreciones** glandulares

Alimentación y Balance hídrico

La composición química de la dieta y la cantidad de agua que se bebe tienen implicancias importantes en la fisiología hidrosalina.

Ej: depredadores en el mar $\begin{matrix} \rightarrow \\ \rightarrow \end{matrix}$ invertebrados (isoosmóticos)
peces (hipoosmóticos)

- Beber agua salada puede no proporcionar agua, sino restarla!
- Plantas y algas con líquidos tisulares salados son un desafío para los herbívoros

Ej: el caso de *Tympanoctomys barrerae* (rata vizcacha del salar)



Alimentación y Balance hídrico

- Herbívoro: se alimenta de *Atriplex lampa* (zampa), planta rica en sal.
- Fisiología hidrosalina: producción de orina altamente concentrada
- Morfología renal: Papila renal elongada y alta relación médula/corteza: mayor capacidad de concentrar orina.
- Comportamiento de pelado de hojas
- Morfología bucal: cerdas para pelar
- Convergencia evolutiva?



Typanoctomys/Octomys (divergencia?)



Alimentación y Balance hídrico

- Los alimentos secados al aire contienen agua en cantidades variables
Ej: la cebada seca contiene 4 gr de agua cada 100 gr a una humedad relativa ambiente de 10%, y contiene 5 veces más agua cuando la HR es del 76%.
Entonces la estrategia de los granívoros suele ser alimentarse por la noche o almacenar la comida en cuevas.

- Los alimentos ricos en proteínas pueden ser deshidratantes para animales terrestres: los desechos nitrogenados se eliminan como urea diluidos en la orina.



Dipodomys sp. rata canguro, modelo de estudios clásicos en desiertos

Alimentación y Balance hídrico

- Agua metabólica: producto del catabolismo de moléculas orgánicas



- La cantidad de agua metabólica depende de la reacción química, pero su importancia relativa es mayor en animales eficientes para conservar agua.
- La eficiencia depende de un bajo recambio hídrico, una alta concentración de orina y una baja tasa de pérdida por evapotranspiración.

Demandas energéticas Balance hídrico

Mamíferos

Producen **orina hiperosmótica** respecto al plasma

Dado por una **médula renal más grande**

Mayor capacidad de **concentrar orina** en hábitat más áridos o estación seca

Hipertrofia renal

Bajo contenido de agua en heces



Abrocoma



Thylamys pusilla

Demandas energéticas

Balance hídrico

Regulación osmótica

Aves marinas

Alimentación basada en presas de alta concentración de sales

Eliminan exceso de electrolitos:

-Las sales son **absorbidas** por el intestino delgado, **umenta** la **osmolalidad** de los fluidos corporales

-Glándulas de la sal produce **secreciones hipertónicas**



Larus alifornicus

Demandas energéticas Balance hídrico

Regulación osmótica

Aves marinas

- Mayor tamaño de los riñones (de 1% al **2,6 %** del peso corporal)
- Elección de dietas con **menor** contenido de sales
- Beben agua dulce



Podiceps nigricollis

