

La geometría nutricional como herramienta para el estudio del comportamiento alimentario en animales y humanos

Nutritional geometry as a tool for the study of feeding behavior in animals and humans

Nicoletta Righini*, Alma Gabriela Martínez Moreno, Berenice Sánchez Caballero
y Antonio López-Espinoza

Universidad de Guadalajara, Centro Universitario del Sur, Instituto de Investigaciones en Comportamiento Alimentario y Nutrición (IICAN), Ciudad Guzmán, Jalisco, México.
Red Internacional de Investigación en Comportamiento Alimentario y Nutrición (RIICAN)

Recibido: 17 de febrero de 2020; aceptado: 24 de abril de 2020**

Resumen

La selección de la dieta es un proceso complejo, y para analizarla es necesario integrar información sobre la fisiología, el comportamiento, y los ambientes ecológicos y sociales en los que viven los sujetos de estudio. La ecología nutricional es una disciplina que justo nos puede ayudar a explorar las interacciones dinámicas entre los alimentos y los organismos que los consumen. En este contexto ha surgido la geometría nutricional, la cual considera la alimentación como un proceso cuyo fin es balancear la ingesta de múltiples nutrientes y no simplemente maximizar la energía. A través de la geometría nutricional se pueden analizar gráficamente y modelar varios escenarios nutricionales, en donde los requerimientos de nutrientes, el comportamiento, y la fisiología de los organismos son tomados en cuenta junto con variables ambientales en el mismo modelo multidimensional. Este marco teórico y experimental nos permite entender mejor los mecanismos que controlan la ingestión de nutrientes y los apetitos específicos, y la manera en que el comportamiento y la fisiología interactúan afectando la salud de los individuos. En esta revisión ofrecemos una descripción de esta herramienta y de cómo puede ser empleada en diferentes estudios de ecología animal y aplicada al comportamiento alimentario y salud humana.

Palabras Clave: Alimentación, apetitos, ecología nutricional, nutrientes.

Abstract

Food selection is a complex process, and to analyze it, it is necessary to integrate information on physiology, behavior, and the ecological and social environment where our study subjects live. In this sense, nutritional ecology is a discipline that can help us explore the dynamic interactions between food and the organisms that consume it. It is in this context that a novel framework has been developed: nutritional geometry, which views feeding as a process with the goal of balancing the ingestion of multiple nutrients, instead of simply maximizing energy intake. Using nutritional geometry, it is possible to graphically analyze and model different nutritional scenarios, where nutrient requirements, behavior, and physiology are taken into account together with environmental variables, in the same multidimensional model. This framework allows to better understand the mechanisms that control nutrient intake and specific appetites, and the way in which behavior and physiology interact, ultimately having an effect on the health of individuals. In this review, we offer a description of the main features of this tool and how it can be applied to different types of research, from animal ecology to human feeding behavior and health.

Keywords: Feeding behavior, appetites, nutritional ecology, nutrients.

Introducción

La alimentación está estrechamente vinculada con todos los aspectos de la vida. Sin embargo, entender las decisiones relacionadas con la selección de la dieta, tanto en animales como en humanos, no es una tarea sencilla. Estas decisiones

* Autor corresponsal: nicoletta.righini@cusur.udg.mx

** Las fechas de recepción y aceptación del presente artículo son posteriores a la fecha de publicación debido a retrasos logísticos que tuvo la revista durante el año de 2019

dependen de la interacción de muchos factores intrínsecos y extrínsecos tales como las necesidades y los requerimientos nutricionales individuales, las deficiencias en algún macro o micronutriente, la experiencia previa, la disponibilidad de alimento, las interacciones sociales, y sobre todo en el caso de la nutrición humana, factores culturales, psicológicos y socioeconómicos, entre otros. El análisis de cómo y porqué los organismos seleccionan o evitan ciertos alimentos o nutrientes no solo es relevante en estudios sobre comportamiento, fisiología, ecología y reproducción, sino fundamental para poder abordar problemas ligados a la salud. En particular, existe una disciplina que explora las interacciones dinámicas entre los alimentos y los organismos que los consumen (Bogin et al., 2018). Esta es la ecología nutricional, la cual busca entender, en un contexto ecológico y evolutivo, a los factores que afectan la selección de la dieta en los organismos, y sus adaptaciones conductuales y fisiológicas para obtener los alimentos y satisfacer sus requerimientos nutricionales (Lambert, 2011; Righini, 2017). Esta rama de la ecología se enfoca en las propiedades de los organismos (p.ej., comportamiento, fisiología, anatomía) y en cómo éstas son influenciadas por el ambiente. La ecología nutricional, por lo tanto, puede ser considerada una ciencia integrativa, que estudia fenómenos ecológicos haciendo referencias a mecanismos que operan a nivel de los organismos, y que a la vez analiza ciertos rasgos de los organismos considerando el contexto ecológico en el cual evolucionaron (Raubenheimer y Boggs, 2009).

Sin embargo, la interacción compleja entre los múltiples factores que se tienen que tomar en cuenta en los estudios de selección de la dieta ha tradicionalmente favorecido el surgimiento de modelos que de alguna manera tendían a simplificar la complejidad de estos fenómenos. Por ejemplo, la Teoría del Forrajeo Óptimo (Pyke et al., 1977; Stephens y Krebs, 1986; Altmann, 2006) se basa en modelos predictivos de optimización matemática en los que una variable, por lo general la energía, tiene que ser maximizada (Schoener, 1971). La energía en este caso se utiliza como un *proxy* de la nutrición (Raubenheimer y Simpson, 2016). Dichos modelos de optimización se consideraban adecuados debido a que el forrajeo puede ser analizado como un proceso que ha sido optimizado por la selección natural para maximizar la adecuación de los individuos, y han sido ampliamente utilizados tanto en el campo de la ecología animal, por ejemplo con invertebrados, aves, mamíferos marinos y primates (Tahon, 1982; Harrison, 1984; Berec et al., 2003; Doniol-Valcroze et al., 2011), como en la ecología humana (Hill et al., 1987; Rodríguez et al., 2019). Estos marcos teóricos, sin embargo, son unidimensionales y no abarcan los efectos simultáneos de diferentes componentes de la dieta (Raubenheimer, 2011). Por esto, es necesario construir modelos multidimensionales que sean nutricionalmente explícitos, ya que los macro y micronutrientes que los organismos obtienen de sus alimentos interactúan de manera compleja y no pueden ser considerados por separado.

Balance de nutrientes y Geometría Nutricional

A raíz de la crítica hacia los modelos de optimización, ha empezado a tener más peso la noción de mezcla o balance de nutrientes (Hailey et al., 1998; Singer et al., 2002; Simpson et al., 2004; Felton et al., 2009a). Bajo este concepto, las decisiones alimentarias de los individuos se basarían en la regulación independiente de múltiples nutrientes, en respuesta a las fluctuaciones en sus requerimientos nutricionales y metabólicos y en los recursos disponibles en el ambiente. Por esto, la geometría nutricional surgió para analizar de manera apropiada y demostrar empíricamente el balance de nutrientes (Simpson y Raubenheimer, 2012). Una descripción detallada de este marco teórico comprensivo fue publicada por primera vez en 1993 en dos artículos: uno experimental, sobre la geometría de la alimentación compensatoria en un insecto herbívoro; y otro teórico, en donde se analizaban las implicaciones más generales de un análisis multinivel del comportamiento alimentario a través de la 'geometría de las decisiones nutricionales' (Raubenheimer y Simpson, 1993; Simpson y Raubenheimer, 1993).

A través de esta herramienta se pueden analizar gráficamente y modelar varios escenarios nutricionales, en donde los requerimientos de nutrientes, el comportamiento, y la fisiología de los organismos estudiados son tomados en cuenta junto con variables ambientales en el mismo modelo multidimensional (Simpson et al., 2004; Behmer, 2009). La geometría nutricional también permite examinar cómo la mezcla de nutrientes (u otros componentes de la dieta) puede tener implicaciones para la salud o las enfermedades, en lugar de considerar los efectos de un dado nutriente aisladamente (Raubenheimer y Simpson, 2016).

Gráficamente, los valores de la cantidad de nutrientes ingeridos se pueden ubicar en un espacio cartesiano, llamado espacio nutricional, en donde cada eje representa un macro o micronutriente de interés en el sistema de estudio. Los alimentos disponibles se representan como vectores (o carriles nutricionales), cuyo ángulo corresponde a la razón de los nutrientes que contienen (Figura 1). Conforme el sujeto de estudio se alimenta, su posición avanza a lo largo de los carriles. Su objetivo es alcanzar el blanco u objetivo nutricional, el cual representa la razón 'óptima' de nutrientes que un individuo necesita ingerir para obtener beneficios máximos en términos de su adecuación (Simpson y Raubenheimer, 2012). Esta razón 'óptima' sin embargo no es fija o predeterminada, al contrario, puede tener variaciones inter- e intraindividuales; por ejemplo, es muy probable que fluctúe en el transcurso de la vida de un individuo dependiendo de sus necesidades fisiológicas y reproductivas durante diferentes etapas. En algunos casos, el sujeto podrá alcanzar el blanco alimentándose de un solo alimento balanceado (i.e., un alimento con las mismas proporciones de nutrientes que aquellas requeridas por el sujeto), pero en la mayoría de los casos los alimentos disponibles no son balanceados, y esto ocasiona que

se tengan que tomar trayectorias alternativas para llegar al blanco (Figura 1). La disponibilidad de diferentes alimentos permite combinarlos en la dieta, llevando a cabo lo que se denomina 'mezcla' o 'alimentación complementaria' (Raubenheimer et al., 2014).

Figura 1

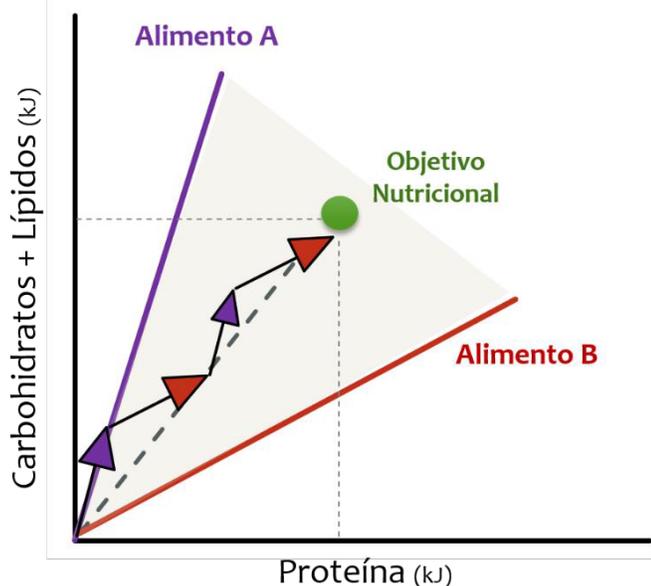


Figura 1. Representación gráfica de un modelo de geometría nutricional. Dos alimentos no balanceados (A y B) están disponibles para el consumo de un individuo. Cada alimento está caracterizado por una razón entre proteína y carbohidratos más lípidos, $P:(C+L)$. Se muestra también el objetivo nutricional del individuo, que solo puede ser alcanzado alternando la ingestión y mezclando los dos alimentos disponibles. Modificado de Behmer (2009).

Nuevos conocimientos sobre la regulación simultánea de varios nutrientes en animales invertebrados y vertebrados han surgido de experimentos de laboratorio, en donde se pueden ofrecer dietas a los individuos utilizando diferentes tratamientos, manipulando las proporciones y cantidades de ciertos nutrientes, para así identificar el objetivo nutricional de los individuos bajo estudio y demostrar la regulación activa de la ingestión de nutrientes. El balance de diferentes nutrientes implica la presencia de mecanismos internos de regulación (*feedback*) y homeostasis, de rutas neuronales y apetitos específicos asociados a sistemas regulatorios separados, como los que existen para proteínas, carbohidratos, lípidos, y para algunos micronutrientes como el sodio y el calcio (Tordoff, 2001; Raubenheimer, 2011; Morrison et al., 2012; Simpson y Raubenheimer, 2012; Hill et al., 2018).

De esta manera se ha podido notar que los individuos no forrajean para maximizar la ingesta de energía, sino regulan la ingesta de algunos nutrientes para alcanzar y mantener algunas razones específicas. Además, en el caso de los invertebrados, debido a sus cortos ciclos de vida, es posible analizar cómo diferentes dietas que varían

en cantidades y proporciones de nutrientes, por lo general proteína y carbohidratos, afectan ciertas características tales como la supervivencia, el éxito reproductivo, la duración del desarrollo, el peso, y en general las historias de vida (Fanson et al., 2009; Roeder y Behmer, 2014; Jensen et al., 2012; Clark et al., 2015; Lee, 2015; Bunning et al., 2016; House et al., 2016; Le Couteur et al., 2016). En particular, dietas bajas en proteína y altas en carbohidratos favorecen la longevidad, mientras que dietas con un balance a favor de la proteína tienden a incrementar el éxito reproductivo (Le Couteur et al., 2016). Además, se ha observado que cuando los individuos (p.ej., escarabajos de tierra [*Anchomenus dorsalis*] y moscas del género *Drosophila*) tienen la libertad de escoger entre diferentes dietas, seleccionan ciertas razones (proteína:carbohidratos o proteína:lípidos) que maximizan la reproducción en lugar de la longevidad (Lee et al., 2008; Jensen et al., 2012).

También investigaciones con vertebrados, tanto en experimentos controlados en laboratorio como en estudios con animales silvestres (Raubenheimer et al., 2014, 2015), han evidenciado que individuos de diferentes taxones y niveles tróficos como carnívoros, herbívoros y frugívoros pueden buscar nutrientes específicos durante el forrajeo, y regular la ingesta de diferentes nutrientes al mismo tiempo (Mayntz et al., 2009; Köhler et al., 2012; Tait et al., 2014; Nie et al., 2015; Machovsky-Capuska et al., 2016). Por ejemplo, en ratones de laboratorio ha sido demostrado que ciertas razones específicas entre nutrientes (bajos valores de proteína:carbohidratos), y no las calorías, son las responsables del mantenimiento de la salud cardiometabólica, del envejecimiento y de la longevidad (Solon-Biet et al., 2014). De manera específica, un mayor riesgo de mortalidad está ligado a altos niveles sistémicos de proteínas debido a que éstas provocan aumentos en las señales reguladas por la proteína mTOR (*mammalian Target of Rapamycin*, o diana de rapamicina en células de mamíferos) (Solon-Biet et al., 2014).

Estudios en humanos y 'Efecto Palanca de la Proteína'

A pesar de que el estudio de la alimentación humana debería incluir no solo enfoques biológicos, ecológicos y fisiológicos, sino también factores socioculturales, psicológicos y económicos (Housni et al., 2016), el análisis geométrico ha sido aplicado también a la nutrición humana (Raubenheimer y Simpson, 2019). Uno de los primeros estudios experimentales se llevó a cabo con diez voluntarios de diferentes sexos, edades y pesos (Simpson et al., 2003). Durante la primera fase del experimento, los sujetos tenían acceso a una gran variedad de alimentos, para poder establecer las ingestas de macronutrientes bajo libre elección; posteriormente los mismos sujetos tuvieron acceso restringido a ciertas dietas que los obligaban a balancear la ingestión de nutrientes, consumiendo nutrientes en exceso o déficit respecto a los valores alcanzados

durante la libre elección (Simpson et al., 2003). Con este diseño experimental, los autores pudieron concluir que la ingestión de proteína podría estar bajo una regulación fisiológica más estricta que la ingestión de energía derivada de carbohidratos y lípidos. Esto significa que existen mecanismos que ayudarían a mantener la adquisición de proteína más constante, comparada con las más amplias fluctuaciones que se pueden observar en la ingestión de los otros nutrientes. Lo anterior ha sido observado tam-

bién en un estudio no experimental de un primate frugívoro (*Ateles chamek*, mono araña peruano) en Bolivia, en donde los individuos silvestres observados mantuvieron una ingesta diaria constante de proteína a lo largo de diferentes temporadas, independientemente de las fluctuaciones en la disponibilidad de hojas y frutos en el ambiente (Felton et al., 2009b).

Una hipótesis que surgió de los resultados anteriormente descritos, y que ha sido considerada importante

Figura 2

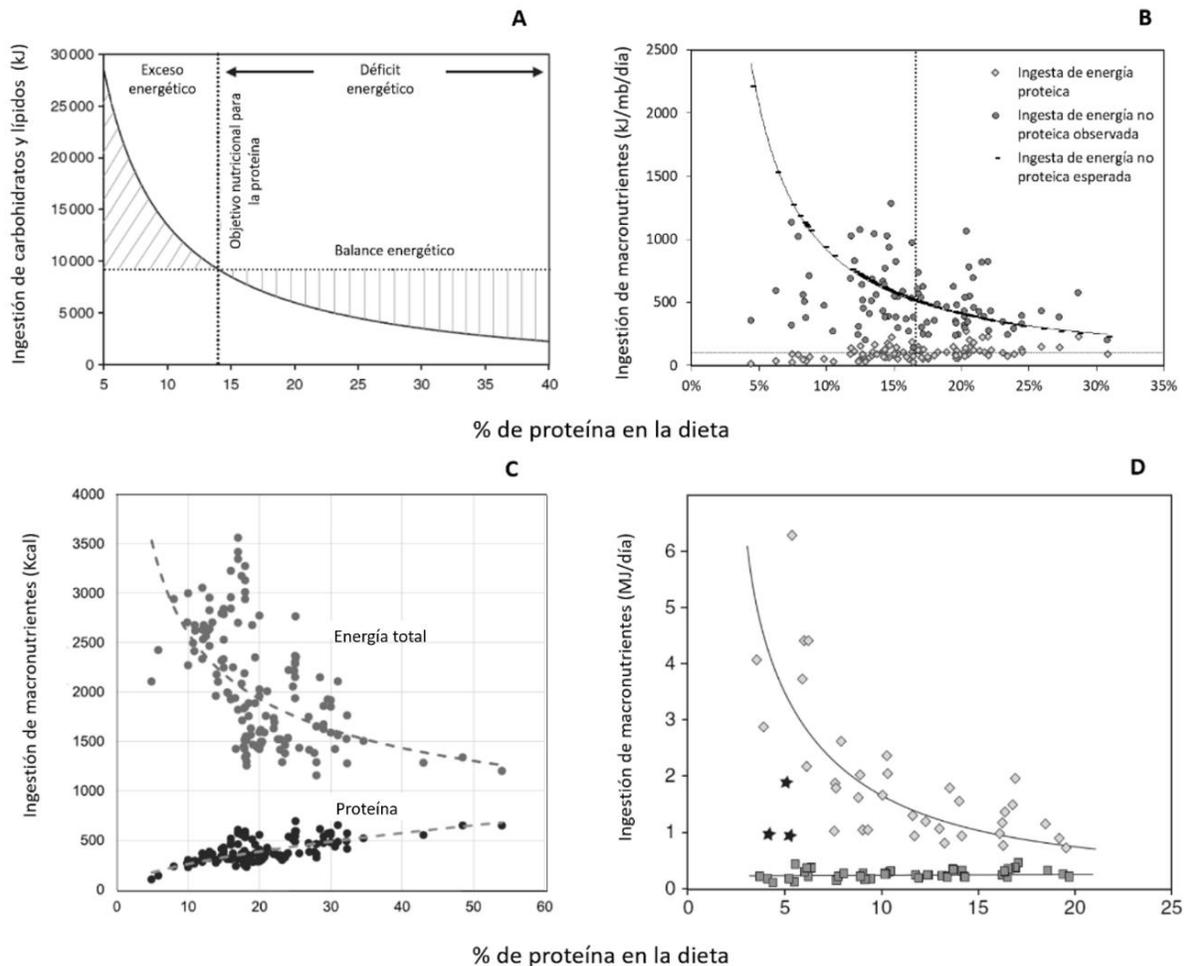


Figura 2. Efecto palanca de la proteína. A) Gráfica tomada de Simpson y Raubenheimer (2005). Cuando la ingestión de proteína es estrictamente regulada (i.e., hay mecanismos para mantenerla relativamente constante), el balance energético resulta afectado a través de un efecto 'palanca' sobre el consumo de carbohidratos y lípidos. Por ejemplo, una pequeña disminución en el porcentaje de proteína en la dieta puede resultar en un consumo en exceso de carbohidratos y lípidos (área con líneas diagonales). Por el contrario, un pequeño aumento del porcentaje de proteína en la dieta provoca una disminución en el consumo de carbohidratos y lípidos y por lo tanto un déficit energético (área con líneas verticales). B) En un estudio con monos aulladores negros silvestres (*Alouatta pigra*) en Campeche, México, el efecto palanca de la proteína no es evidente (Righini, 2014). Los datos, obtenidos durante 91 registros focales, muestran la ingesta diaria de nutrientes de 13 monos aulladores. La ingestión de energía no proteica esperada (línea hiperbólica) se calculó como: $(Po/P) - Po$; donde Po es el objetivo nutricional para la proteína (que se asume como la ingestión diaria promedio de proteína) y P es el porcentaje de proteína en la dieta. De acuerdo a la hipótesis del efecto palanca de la proteína, conforme el porcentaje de proteína en la dieta aumenta (eje de las x), la ingesta de energía no proteica disminuye, pero la ingesta de proteína diaria debería permanecer constante. A pesar de que el consumo de proteína diaria no fluctuó de manera importante, los datos no muestran el típico patrón del efecto palanca, ya que la ingestión de energía no proteica observada no sigue la distribución hiperbólica esperada. C) Figura tomada de Raubenheimer y Simpson (2019), con un ejemplo muy claro del efecto palanca de la proteína en humanos: la ingesta de energía es una función negativa del porcentaje de proteína en la dieta. D) Figura tomada de Felton et al. (2009b) que ilustra un ejemplo de efecto palanca de la proteína en monos araña (*Ateles chamek*) silvestres en Bolivia. Los datos, obtenidos durante 38 registros focales, representan la ingestión de macronutrientes de 15 monos araña. La ingestión de proteína (cuadros gris oscuro, línea horizontal) se mantuvo constante, y el consumo observado de carbohidratos y lípidos (rombos gris claro) siguió el patrón del consumo esperado (línea hiperbólica). Kcal = kilocalorías; kJ = kilojulios; mb = masa metabólica; MJ = Megajulios.

en el estudio tanto de las causas, como de los factores socioeconómicos asociados a la obesidad humana, es la del 'Efecto Palanca de la Proteína' (Bekelman et al., 2017; Raubenheimer y Simpson, 2019). Su nombre deriva del hecho que los apetitos hacia la proteína funcionarían como una palanca hacia la ingesta de grasas, carbohidratos y energía total (Simpson et al., 2003; Simpson y Raubenheimer, 2005; Hall et al., 2019). Dietas con bajas concentraciones de proteína (i.e., <12-15% de la energía total de la dieta) estimularían un consumo excesivo de energía no-proteica, ya que los individuos sentirían la necesidad de sobre-consumir alimentos considerados de 'baja calidad' para alcanzar los requerimientos proteicos mínimos (Simpson et al., 2003).

Algunos datos que corroboran este fenómeno provienen también de estudios longitudinales, como por ejemplo la Encuesta Longitudinal sobre Nutrición y Salud de Cebú, en Filipinas (Martínez-Cordero et al., 2012). Cinco veces durante 20 años, de 1986 a 2005, se recolectó información sobre el consumo de macronutrientes de 2031 mujeres a través del método del recordatorio de 24 horas. En el transcurso de los años el aporte calórico de la proteína se mantuvo más constante que las calorías obtenidas de carbohidratos y lípidos. La ingestión de proteína aumentó ligeramente en el tiempo, pero con una tasa de incremento menor que en los lípidos. Este patrón se mantuvo aun tomando en cuenta cambios en la dieta y el estilo de vida asociados a fluctuaciones en los ingresos familiares y en un índice de urbanidad basado en factores tales como el tamaño y la densidad de la población, transporte, educación y disponibilidad de servicios de salud (Martínez-Cordero et al., 2012).

Sin embargo, hasta la fecha varios estudios experimentales con humanos y ratones, u observacionales con primates silvestres, han encontrado resultados contrastantes con respecto al efecto palanca de la proteína (Felton et al., 2009b; Gosby et al., 2011; Griffioen-Roose et al., 2011; Martens et al., 2013; Righini, 2014). Por lo tanto, sería recomendable llevar a cabo más estudios, por ejemplo: 1) para aclarar si diferentes tipos de proteína (p.ej., de origen animal o vegetal) pueden tener el mismo efecto sobre la ingesta de energía; 2) si individuos pertenecientes a poblaciones con dietas tradicionales (i.e., más fibra y menos azúcares refinados) poseen los mismos mecanismos de regulación que individuos que consumen habitualmente dietas más procesadas (i.e., altas en calorías, sal, azúcares y grasas); o 3) si hay variaciones en los patrones de priorización de la proteína entre poblaciones o grupos étnicos caracterizados por diferentes dietas, genes asociados al metabolismo y microbiota intestinal. En la Figura 2 se muestra la representación gráfica del efecto palanca de la proteína en diferentes estudios con primates no humanos y humanos.

Conclusiones

Conocer los efectos de dietas que varían en la cantidad y calidad de sus componentes nutricionales sobre las decisiones de alimentación de los individuos es fundamental para entender las consecuencias del comportamiento alimentario sobre la salud. Pero aún existen lagunas en los conocimientos sobre los mecanismos con los cuales el comportamiento y la fisiología interactúan afectando la salud de los individuos. En este contexto, la geometría nutricional es una herramienta muy útil ya que puede ser utilizada para resolver problemas aplicados, tales como el diseño de dietas balanceadas para animales domésticos y mascotas como perros y gatos (Hewson-Hughes et al., 2012, 2013, 2016); la identificación de las necesidades nutricionales de especies en peligro de extinción (Raubenheimer y Simpson, 2006) o que proveen importantes servicios ecosistémicos (p.ej., dispersores de semillas y polinizadores) como los animales frugívoros y nectarívoros; y el análisis de los mecanismos que provocan la obesidad humana y otros trastornos metabólicos e inflamatorios (Simpson y Raubenheimer, 2005; Gosby et al., 2014; Morimoto et al., 2019).

En los últimos años, además, el marco de la geometría nutricional ha sido utilizado para integrar otros temas y disciplinas, incluyendo el comportamiento (p.ej., los patrones de actividad de moscas de la fruta dependen de la concentración de proteína y carbohidratos en la dieta) (Fanson et al., 2013); la inmunología (p.ej., interacciones entre nutrición, inmunología y microbiota en insectos) (Ponton et al., 2013); la contaminación ambiental y las redes tróficas (p.ej., los nichos nutricionales están siendo afectados por la ingestión de plástico en la fauna silvestre) (Machovsky-Capuska et al., 2019); la ecología urbana (p.ej., relaciones entre alimentos de origen natural, antrópica, y suplementos en poblaciones de aves urbanas) (Coogan et al., 2018); y la toma de decisiones colectivas (p.ej., comportamiento de grupos de animales en ambientes heterogéneos que contienen recursos alimentarios con diferente abundancia, distribución y composición nutricional) (Lihoreau et al., 2017).

La pertinencia de este marco teórico y experimental radica precisamente en el impacto de la aplicación de conceptos de regulación y balance nutricional en una gran variedad organismos, independientemente de su taxonomía, para avanzar el conocimiento sobre el comportamiento alimentario y la nutrición tanto animal como humana. Los principales problemas de salud en México se relacionan con la nutrición; por ejemplo la Encuesta Nacional de Salud y Nutrición llevada a cabo en 2018 ha revelado una alta prevalencia de desnutrición crónica infantil (Cuevas-Nasu et al., 2019) y de obesidad en preescolares, escolares, adolescentes y adultos (Campos Rivera y Reyes Lagunes, 2014; Shamah-Levy et al., 2019). La obesidad está asociada a enfermedades crónicas como diabetes, hipertensión y otras enfermedades cardiovasculares que causan una

alta mortalidad (Bryce-Moncloa et al., 2017). De hecho, a nivel mundial, el sobrepeso, la desnutrición y otros factores tales como el exceso en el consumo de sodio y las deficiencias en micronutrientes están todos asociados a muerte prematura (Di Angelantonio et al., 2016). A pesar de lo anterior, hasta hace pocos años, menos del 1% de los investigadores pertenecientes al Sistema Nacional de Investigadores (SNI) en México estaba generando conocimiento en esta área (Ojeda-Granados et al., 2013). Por esta razón, es imperativo abordar los estudios de investigación básica en ecología conductual y nutricional en humanos y modelos animales desde diferentes enfoques, para poder obtener evidencias de los patrones que regulan las conductas alimentarias, y así trabajar hacia una mejor educación en nutrición y cambios en hábitos y conductas (Martínez Moreno et al., 2014).

Agradecimientos

Agradecemos al editor general y los revisores anónimos por los comentarios y sugerencias proporcionados para mejorar el manuscrito. Todos los autores contribuyeron a la redacción del artículo.

Referencias

- Altmann, S. A. (2006). Primate foraging adaptations: two research strategies. En G. Hohmann, M. M. Robbins, & C. Boesch (Eds.), *Feeding Ecology in Apes and Other Primates* (pp. 243-262). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Behmer, S. T., 2009. Insect herbivore nutrient regulation. *Annual Review of Entomology*, 54, 165-187. doi:10.1146/annurev.ento.54.110807.090537
- Bekelman, T. A., Santamaría-Ulloa, C., Dufour, D. L., Marín-Arias, L., & Dengo, A. L. (2017). Using the protein leverage hypothesis to understand socioeconomic variation in obesity. *American Journal of Human Biology*, 29, e22953. doi:10.1002/ajhb.22953
- Berec, M., Krivan, V., & Berec, L. (2003). Are great tits (*Parus major*) really optimal foragers? *Canadian Journal of Zoology*, 81, 780-788. doi: 10.1139/Z03-057
- Bogin, B., Dickinson, F., Azcorra, H., Jiménez-Balam, D., Richardson, S., Castillo-Buerguete, M. T., Avila-Escalante, M. L., & Varela-Silva, M. I. (2018). Nutritional ecology. En H. Callan (Ed.), *The International Encyclopedia of Anthropology*. Wiley Blackwell.
- Bryce Moncloa, A., Alegría Valdivia, E., San Martín-San Martín, M. G. (2017). Obesidad y riesgo de enfermedad cardiovascular. *Anales de la Facultad de Medicina*, 78, 202-206. doi:10.15381/anales.v78i2.13218.
- Bunning, H., Bassett, L., Clowser, C., Rapkin, J., Jensen, K., House, C. M., ... & Hunt, J. (2016). Dietary choice for a balanced nutrient intake increases the mean and reduces the variance in the reproductive performance of male and female cockroaches. *Ecology and Evolution*, 6, 4711-4730. doi:10.1002/ece3.2243
- Campos Rivera, N. H., & Reyes Lagunes, I. (2014). Preferencias alimentarias y su asociación con alimentos saludables y no saludables en niños preescolares. *Acta de Investigación Psicológica*, 4, 1385-1397.
- Clark, R. M., Zera, A. J., & Behmer, S. T. (2015). Nutritional physiology of life-history trade-offs: how food protein-carbohydrate content influences life-history traits in the wing-polymorphic cricket *Gryllus firmus*. *Journal of Experimental Biology*, 218, 298-308. doi:10.1242/jeb.112888
- Coogan, S. C., Raubenheimer, D., Zantis, S. P., & Machovsky-Capuska, G. E. (2018). Multidimensional nutritional ecology and urban birds. *Ecosphere*, 9, e02177. doi:10.1002/ecs2.2177
- Cuevas-Nasu, L., Gaona-Pineda, E. B., Rodríguez-Ramírez, S., Morales-Ruán, M. C., González-Castell, L. D., García-Feregrino, R., Gómez-Acosta, L. M., Ávila-Arcos, M. A., Shamah-Levy, T., & Rivera-Dommarco, J. (2019). Desnutrición crónica en población infantil de localidades con menos de 100 000 habitantes en México. *Salud Publica Mex.*, 61, 833-840. doi:10.21149/10642
- Di Angelantonio, E., Bhupathiraju, S. N., Wormser, D., Gao, P., Kaptoge, S., de Gonzalez, A. B., ... & Lewington, S. (2016). Body-mass index and all-cause mortality: individual-participant-data meta-analysis of 239 prospective studies in four continents. *The Lancet*, 388, 776-786. doi:10.1016/S0140-6736(16)30175-1
- Doniol-Valcroze, T., Lesage, V., Giard, J., & Michaud, R. (2011). Optimal foraging theory predicts diving and feeding strategies of the largest marine predator. *Behavioral Ecology*, 22, 880-888. doi: 10.1093/beheco/arr038
- Fanson, B. G., Weldon, C. W., Pérez-Staples, D., Simpson, S. J., & Taylor, P. W. (2009). Nutrients, not caloric restriction, extend lifespan in Queensland fruit flies (*Bactrocera tryoni*). *Aging Cell*, 8, 514-523. doi: 0.1111/j.1474-9726.2009.00497.x
- Fanson, B. G., Petterson, I. E., & Taylor, P. W. (2013). Diet quality mediates activity patterns in adult Queensland fruit fly (*Bactrocera tryoni*). *Journal of Insect Physiology*, 59, 676-681. doi:10.1016/j.jinsphys.2013.04.005
- Felton, A. M., Felton, A., Lindenmayer, D. B., & Foley, W. J. (2009a). Nutritional goals of wild primates. *Functional Ecology*, 70-78. doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01526.x
- Felton, A. M., Felton, A., Raubenheimer, D., Simpson, S. J., Foley, W. J., Wood, J. T., ... & Lindenmayer, D. B. (2009b). Protein content of diets dictates the daily energy intake of a free-ranging primate. *Behavioral Ecology*, 20, 685-690. doi:10.1093/beheco/arp021
- Gosby, A. K., Conigrave, A. D., Lau, N. S., Iglesias, M. A., Hall, R. M., Jebb, S. A., ... & Simpson, S. J. (2011). Testing protein leverage in lean humans: a randomised controlled experimental study. *PLOS ONE*, 6, e25929. doi:10.1371/journal.pone.0025929

- Gosby, A. K., Conigrave, A. D., Raubenheimer, D., & Simpson, S. J. (2014). Protein leverage and energy intake. *Obesity Reviews*, 15, 183-191. doi:10.1111/obr.12131
- Griffioen-Roose, S., Mars, M., Finlayson, G., Blundell, J. E., & de Graaf, C. (2011). The effect of within-meal protein content and taste on subsequent food choice and satiety. *British Journal of Nutrition*, 106, 779-788. doi:10.1017/S0007114511001012
- Hailey, A., Chidavaenzi, R. L., & Loveridge, J. P. (1998). Diet mixing in the omnivorous tortoise *Kinixys spekii*. *Functional Ecology*, 12, 373-385. doi:10.1046/j.1365-2435.1998.00203.x
- Hall, K. D., Ayuketah, A., Brychta, R., Cai, H., Cassimatis, T., Chen, K. Y., ... & Fletcher, L. A. (2019). Ultra-processed diets cause excess calorie intake and weight gain: an inpatient randomized controlled trial of ad libitum food intake. *Cell Metabolism*, 30, 67-77. doi:10.1016/j.cmet.2019.05.008.
- Harrison, M. J. (1984). Optimal foraging strategies in the diet of the green monkey, *Cercopithecus sabaues*, at Mt. Assirik, Senegal. *International Journal of Primatology*, 5, 435-471. doi:10.1007/BF02692269
- Hewson-Hughes, A. K., Hewson-Hughes, V. L., Colyer, A., Miller, A. T., McGrane, S. J., Hall, S. R., ... & Raubenheimer, D. (2012). Geometric analysis of macronutrient selection in breeds of the domestic dog, *Canis lupus familiaris*. *Behavioral Ecology*, 24, 293-304. doi:10.1093/beheco/ars168
- Hewson-Hughes, A. K., Hewson-Hughes, V. L., Colyer, A., Miller, A. T., Hall, S. R., Raubenheimer, D., & Simpson, S. J. (2013). Consistent proportional macronutrient intake selected by adult domestic cats (*Felis catus*) despite variations in macronutrient and moisture content of foods offered. *Journal of Comparative Physiology B*, 183, 525-536. doi:10.1007/s00360-012-0727-y
- Hewson-Hughes, A. K., Colyer, A., Simpson, S. J., & Raubenheimer, D. (2016). Balancing macronutrient intake in a mammalian carnivore: disentangling the influences of flavour and nutrition. *Royal Society Open Science*, 3, 160081. doi:10.1098/rsos.160081
- Hill, C. M., Berthoud, H. R., Münzberg, H., & Morrison, C. D. (2018). Homeostatic sensing of dietary protein restriction: a case for FGF21. *Frontiers in Neuroendocrinology*, 51, 125-131. doi:10.1016/j.yfrne.2018.06.002
- Hill, K., Kaplan, H., Hawkes, K., & Hurtado, A. M. (1987). Foraging decisions among Ache hunter-gatherers: new data and implications for optimal foraging models. *Ethology and Sociobiology*, 8, 1-36. doi:10.1016/0162-3095(87)90055-0
- House, C. M., Jensen, K., Rapkin, J., Lane, S., Okada, K., Hosken, D. J., & Hunt, J. (2016). Macronutrient balance mediates the growth of sexually selected weapons but not genitalia in male broad-horned beetles. *Functional Ecology*, 30, 769-779. doi:10.1111/1365-2435.12567
- Housni, F. E., Magaña González, C. R., Macías Macías, A., Aguilera Cervantes, V. G., & Bracamontes del Toro, H. (2016). La antropología nutricional y el estudio de la dieta. *Actualización en Nutrición*, 17, 87-93.
- Jensen, K., Mayntz, D., Toft, S., Clissold, F. J., Hunt, J., Raubenheimer, D., & Simpson, S. J. (2012). Optimal foraging for specific nutrients in predatory beetles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 2212-2218. doi:10.1098/rspb.2011.2410
- Köhler, A., Raubenheimer, D., & Nicolson, S. W. (2012). Regulation of nutrient intake in nectar-feeding birds: insights from the geometric framework. *Journal of Comparative Physiology B*, 182, 603-611. doi:10.1007/s00360-011-0639-2
- Lambert, J. E. (2011). Primate nutritional ecology: feeding biology and diet at ecological and evolutionary scales. En: C. Campbell, A. Fuentes, K. C. MacKinnon, S. K. Bearder, & R. M. Stumpf (Eds.), *Primates in Perspective* (pp. 512-522). New York: Oxford University Press.
- Le Couteur, D. G., Solon-Biet, S., Cogger, V. C., Mitchell, S. J., Senior, A., de Cabo, R., ... & Simpson, S. J. (2016). The impact of low-protein high-carbohydrate diets on aging and lifespan. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 73, 1237-1252. doi:10.1007/s00018-015-2120-y
- Lee, K. P. (2015). Dietary protein: carbohydrate balance is a critical modulator of lifespan and reproduction in *Drosophila melanogaster*: a test using a chemically defined diet. *Journal of Insect Physiology*, 75, 12-19. doi:10.1016/j.jinsphys.2015.02.007
- Lee, K. P., Simpson, S. J., Clissold, F. J., Brooks, R., Ballard, J. W. O., Taylor, P. W., Soran, N., & Raubenheimer, D. (2008). Lifespan and reproduction in *Drosophila*: New insights from nutritional geometry. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 2498-2503. doi:10.1073/pnas.0710787105
- Lihoreau, M., Charleston, M. A., Senior, A. M., Clissold, F. J., Raubenheimer, D., Simpson, S. J., & Buhl, J. (2017). Collective foraging in spatially complex nutritional environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, 20160238. doi:10.1098/rstb.2016.0238
- Machovsky-Capuska, G. E., Senior, A. M., Zantis, S. P., Barna, K., Cowieson, A. J., Pandya, S., ... & Raubenheimer, D. (2016). Dietary protein selection in a free-ranging urban population of common myna birds. *Behavioral Ecology*, 27, 219-227. doi:10.1093/beheco/ arv142
- Machovsky-Capuska, G. E., Amiot, C., Denuncio, P., Grainger, R., & Raubenheimer, D. (2019). A nutritional perspective on plastic ingestion in wildlife. *Science of the Total Environment*, 656, 789-796. doi:10.1016/j.scitotenv.2018.11.418
- Martens, E. A., Lemmens, S. G., & Westerterp-Plantenga, M. S. (2013). Protein leverage affects energy intake of high-protein diets in humans. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 97, 86-93. doi:10.3945/ajcn.113.078774

- Martínez-Cordero, C., Kuzawa, C. W., Sloboda, D. M., Stewart, J., Simpson, S. J., & Raubenheimer, D. (2012). Testing the Protein Leverage Hypothesis in a free-living human population. *Appetite*, 59, 312-315. doi:10.1016/j.appet.2012.05.013
- Martínez Moreno, A. G., López-Espinoza, A., López-Uriarte, P. J., Santos, L., & Solórzano, P. (2014). Control conductual y obesidad infantil. En A. López-Espinoza, A. G. Martínez Moreno, & P. J. López-Uriarte (Eds.), *México Obeso. Actualidades y Perspectivas* (pp. 270-283). Guadalajara, Jal.: Editorial Universidad de Guadalajara.
- Mayntz, D., Nielsen, V. H., Sørensen, A., Toft, S., Raubenheimer, D., Hejlesen, C., & Simpson, S. J. (2009). Balancing of protein and lipid intake by a mammalian carnivore, the mink, *Mustela vison*. *Animal Behaviour*, 77, 349-355. doi:10.1016/j.anbehav.2008.09.036
- Morimoto, J., Senior, A., Ruiz, K., Wali, J. A., Pulpitel, T., Solon-Biet, S. M., ... & Eberhard, J. (2019). Sucrose and starch intake contribute to reduced alveolar bone height in a rodent model of naturally occurring periodontitis. *PLOS ONE*, 14, e0212796. doi:10.1371/journal.pone.0212796
- Morrison, C. D., Reed, S. D., & Henagan, T. M. (2012). Homeostatic regulation of protein intake: in search of a mechanism. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 302, R917-R928. doi:10.1152/ajpregu.00609.2011
- Nie, Y., Zhang, Z., Raubenheimer, D., Elser, J. J., Wei, W., & Wei, F. (2015). Obligate herbivory in an ancestrally carnivorous lineage: the giant panda and bamboo from the perspective of nutritional geometry. *Functional Ecology*, 29, 26-34. doi:10.1111/1365-2435.12302
- Ojeda-Granados, C., Panduro, A., & Román, S. (2013). Situación actual de la investigación científica en nutrición con miembros del Sistema Nacional de Investigadores en México. *Revista de Endocrinología y Nutrición*, 21, 16-21.
- Ponton, F., Wilson, K., Holmes, A. J., Cotter, S. C., Raubenheimer, D., & Simpson, S. J. (2013). Integrating nutrition and immunology: a new frontier. *Journal of Insect Physiology*, 59, 130-137. doi:10.1016/j.jinsphys.2012.10.011
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R., & Charnov, E. L. (1977). Optimal foraging - Selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology*, 52, 137-154. doi:10.1086/409852
- Raubenheimer, D. (2011). Toward a quantitative nutritional ecology: the right-angled mixture triangle. *Ecological Monographs*, 81, 407-427. doi:10.1890/10-1707.1
- Raubenheimer, D., & Boggs, C. (2009). Nutritional ecology, functional ecology and *Functional Ecology*. *Functional Ecology*, 23, 1-3. doi:10.1111/j.1365-2435.2009.01530.x
- Raubenheimer, D., & Simpson, S. J. (1993). The geometry of compensatory feeding in the locust. *Animal Behaviour*, 45, 953-964. doi:10.1006/anbe.1993.1114
- Raubenheimer, D., & Simpson, S. J. (2006). The challenge of supplementary feeding: can geometric analysis help save the kakapo? *Notornis*, 53, 100-111.
- Raubenheimer, D., & Simpson, S. J. (2016). Nutritional ecology and human health. *Annual Review of Nutrition*, 36, 603-626. doi: 10.1146/annurev-nutr-071715-051118
- Raubenheimer, D., & Simpson, S. J. (2019). Protein leverage: theoretical foundations and ten points of clarification. *Obesity*, 27, 1225-1238. doi:10.1002/oby.22531
- Raubenheimer, D., Machovsky-Capuska, G., Felton, A. M., & Simpson, S. (2014). Nutritional geometry: from insects to ruminants. *Proceedings of the Australian Society of Animal Production*, 30, 32-36.
- Raubenheimer, D., Machovsky-Capuska, G. E., Chapman, C. A., & Rothman, J. M. (2015). Geometry of nutrition in field studies: an illustration using wild primates. *Oecologia*, 177, 223-234. doi:10.1007/s00442-014-3142-0
- Righini, N. (2014). Primate Nutritional Ecology: The Role of Food Selection, Energy Intake, and Nutrient Balancing in Mexican Black Howler Monkey (*Alouatta pigra*) Foraging Strategies. Tesis doctoral, Urbana, IL: University of Illinois at Urbana-Champaign.
- Righini, N. (2017). Recent advances in primate nutritional ecology. *American Journal of Primatology*, 79, e22634. doi:10.1002/ajp.22634
- Rodríguez, J., Zorrilla-Revilla, G., & Mateos, A. (2019). Does optimal foraging theory explain the behavior of the oldest human cannibals? *Journal of Human Evolution*, 131, 228-239. doi:10.1016/j.jhevol.2019.03.010
- Roeder, K. A., & Behmer, S. T. (2014). Lifetime consequences of food protein-carbohydrate content for an insect herbivore. *Functional Ecology*, 28, 1135-1143. doi:10.1111/1365-2435.12262
- Schoener, T. W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 369-404. doi:10.1146/annurev.es.02.110171.002101
- Shamah-Levy, T., Campos-Nonato, I., Cuevas-Nasu, L., Hernández-Barrera, L., Morales-Ruán, M. C., Rivera-Dommarco, J., & Barquera, S. (2019). Sobrepeso y obesidad en población mexicana en condición de vulnerabilidad. *Resultados de la Ensanut 100k. Salud Pública Mex.* 61, 852-865. doi:10.21149/10585
- Simpson, S. J., & Raubenheimer, D. (1993). A multi-level analysis of feeding behaviour: the geometry of nutritional decisions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 342, 381-402. doi:10.1098/rstb.1993.0166
- Simpson, S. J., & Raubenheimer, D. (2005). Obesity: the protein leverage hypothesis. *Obesity Reviews*, 6, 133-142. doi:10.1111/j.1467-789X.2005.00178.x
- Simpson, S.J., Raubenheimer, D. (2012). *The Nature of Nutrition: A Unifying Framework from Animal Adaptation to Human Obesity*. Princeton University Press, Princeton.
- Simpson, S. J., Batley, R., & Raubenheimer, D. (2003). Geometric analysis of macronutrient intake in humans: the

- power of protein? *Appetite*, 41, 123-140. doi:10.1016/s0195-6663(03)00049-7
- Simpson, S. J., Sibly, R. M., Lee, K. P., Behmer, S. T., & Raubenheimer, D. (2004). Optimal foraging when regulating intake of multiple nutrients. *Animal Behaviour*, 68, 1299-1311. doi:10.1016/j.anbehav.2004.03.003
- Singer, M. S., Bernays, E. A., & Carriere, Y. (2002). The interplay between nutrient balancing and toxin dilution in foraging by a generalist insect herbivore. *Animal Behaviour*, 64, 629-643. doi: 10.1006/anbe.2002.3082
- Solon-Biet, S. M., McMahon, A. C., Ballard, J. W. O., Ruohonen, K., Wu, L. E., Cogger, V. C., ... & Gokarn, R. (2014). The ratio of macronutrients, not caloric intake, dictates cardiometabolic health, aging, and longevity in ad libitum-fed mice. *Cell Metabolism*, 19, 418-430. doi:10.1016/j.cmet.2014.02.009
- Stephens, D.W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Taghon, G. L. (1982). Optimal foraging by deposit-feeding invertebrates: roles of particle size and organic coating. *Oecologia*, 52, 295-304. doi:10.1007/BF00367951
- Tait, A. H., Raubenheimer, D., Stockin, K. A., Merriman, M., & Machovsky-Capuska, G. E. (2014). Nutritional geometry and macronutrient variation in the diets of gannets: the challenges in marine field studies. *Marine Biology*, 161, 2791-2801. doi:10.1007/s00227-014-2544-1
- Tordoff, M. G. (2001). Calcium: taste, intake, and appetite. *Physiological Reviews*, 81, 1567-1597. doi:10.1152/physrev.2001.81.4.1567