



**FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA**

**TRABAJO FINAL CARRERA DE ESPECIALIZACIÓN EN NUTRICIÓN ANIMAL
(Noviembre de 2017)**

**EVOLUCIÓN ALIMENTARIA DE *CANIS FAMILIARIS*:
DESDE LOS COMIENZOS DEL ORDEN CARNÍVORA HASTA LA ACTUALIDAD**

**Alumno: HERNAN AGUSTIN GORDILLO
Directora: ANALIA RISSO**

INDICE

INTRODUCCIÓN (Pag. 4).

OBJETIVO DEL TRABAJO (Pag.5).

1. PRIMERA ETAPA: COMIENZO DEL ORDEN CARNÍVORA HASTA LA DOMESTICACIÓN (63 ma¹ - 30.000 a²) (Pag. 5-8).

- Introducción.

1A. Antecedentes del Orden Carnívora y los primeros hábitos nutricionales - Familia Miracidae. (63– 40 millones de años).

- Contexto geográfico y climático de los comienzos de la Era Cenozoica.
- Origen del Orden Carnívora.
- Familia Miracidae. Ejemplo de versatilidad alimentaria originaria del Orden Carnívora.

1B. Comienzo del Orden Carnívora hasta la migración intercontinental del género *Canis* (40 – 4 millones de años).

- Calentamiento global y evolución alimentaria.
- Relación entre cambio climático y aparición de los primeros cánidos.
- Orden Carnívora – Familia Canidae.
- Aparición de las grandes praderas y la migración intercontinental del género *Equus*.
- Supervivencia de la Subfamilia Caninae. Migración intercontinental del género *Canis*.
 - Cambios anatómicos cefálicos.
 - Cambios anatómicos del Aparato Locomotor.
 - Cambios comportamentales.

1C. Distribución “holártica” del género *Canis* y aparición de los lobos como máximos predadores hasta su domesticación (4 millones de años - 30.000 años).

- Alimentación de *Canis lupus* actual y de los primeros cánidos del género *Canis* originados hace 4 millones de años.
 - Balance energético positivo-negativo (El péndulo “Ayuno/Festín” alimentario).
 - Conductas alimentarias durante la “faena” de la presa.

2. SEGUNDA ETAPA: LA DOMESTICACION COMO UN PROFUNDO PROCESO DE TRANSFORMACION ALIMENTARIA (30.000a hasta el comienzo de la industrialización de los alimentos para perros) (Pag. 8-10).

- Introducción

¹ ma: abreviatura de “millones de años”

² a: abreviatura de “años”

2A. El descubrimiento del fuego y primer punto de inflexión en la transformación alimentaria de homínidos y cánidos.

- Efectos nutricionales del uso del fuego sobre los tejidos animales y vegetales en *Canis familiaris*.
Efectos del fuego sobre las proteínas y los almidones.
- Capacidad de digestión de los almidones en *Canis spp*, con anterioridad al descubrimiento del fuego y cocción de los alimentos hace 1 ma.
- Capacidad de digestión de los almidones de *Canis lupus* vs *Canis familiaris*.

3. TERCERA ETAPA: COMIENZO DE LA INDUSTRIALIZACION DE ALIMENTOS PARA PERROS HASTA LA ACTUALIDAD (1860 - Actualidad) (Pag. 10-12).

- Introducción.

3A. Alimentos industrializados para perros y los cambios nutricionales asociados.

- Primeros alimentos industrializados y requerimientos nutricionales oficiales.
-Requerimientos de hidratos de carbono y vida sedentaria.
- Alimentación restringida y ayuno.
- Beneficios de los cuerpos cetónicos durante el ayuno.
- Aporte calórico de las proteínas, grasas e hidratos de carbono en *Canis familiaris* vs. *Canis lupus*.

4. CONCLUSIONES FINALES

Bibliografía

Anexos (en documento adjunto)

INTRODUCCION

Comprender los requerimientos nutricionales del perro doméstico (*Canis familiaris*) a lo largo de todas las etapas de su vida, requiere en parte, del estudio de las transformaciones alimentarias que sufrieron sus antepasados pertenecientes al Orden Carnívora.

La evolución alimentaria de *Canis familiaris* quedó íntimamente ligada a la evolución alimentaria del *Homo sapiens sapiens* desde la domesticación de *Canis lupus* hace aproximadamente 30.000 años (Thalmann, 2013) hasta la actualidad. Este proceso de domesticación de *Canis familiaris* se terminó de afianzar con los primeros asentamientos humanos permanentes, construcciones de piedra, trituration y cocción de los granos de cereales hace 12.000 años (Piperno, 2004) y finalmente con el desarrollo de la agricultura a gran escala hacia el fin de la última era glacial hace aproximadamente 10.000 años (Attig, 2011).

Hasta el momento, la evolución alimentaria de los antecesores de *Canis familiaris* fue investigada por genetistas (Thalmann, 2013) y paleontólogos (Tedford, 2009) desde un punto de vista filogenético, por observación directa de los hábitos alimenticios de *Canis lupus* (Mech 2015) y por la evaluación de sus contenidos gástricos (Landry, 1979).

Históricamente se clasificó a *Canis familiaris* como carnívoro por pertenecer al Orden Carnívora aunque recientemente, otros autores lo consideran omnívoro (Bradshaw, 2006). Desde el punto de vista paleontológico dentro del Orden Carnívora aparece una nueva denominación como mesocarnívoro en base al tipo de dentición (Tedford, 2009).

La transformación alimentaria ocurrida en el período de domesticación quedó claramente reflejada en tres acontecimientos claves en la evolución alimentaria de *Canis familiaris*:

- 1) La utilización del fuego por el *Homo sapiens* hace por lo menos 1 millón de años (Berna, 2012).
- 2) La utilización de los almidones como fuente de energía hace 12.000 años (Piperno, 2004).
- 3) La pérdida progresiva del ayuno y disminución de la actividad física con la introducción en la dieta canina de los primeros alimentos para perros de origen industrial y el afianzamiento de los grandes asentamientos urbanos (Corbin, 2003).

OBJETIVO DEL TRABAJO

El objetivo del presente trabajo es trazar una línea de tiempo en este largo proceso evolutivo, describiendo detalladamente las transformaciones alimentarias sufridas en *Canis familiaris*, pudiendo así finalmente comparar los hábitos alimenticios de *Canis lupus* con los de *Canis familiaris* adulto de vida sedentaria.

Para lograr dicho objetivo dividiremos la línea de tiempo en tres etapas:

- 1- Comienzo del Orden Carnívora hasta la domesticación.
- 2- Domesticación hasta fines del siglo XIX con el comienzo de la industrialización de alimentos para perros.
- 3- Desde la industrialización hasta la actualidad.

1. PRIMERA ETAPA: ORIGENES DEL ORDEN CARNIVORA HASTA LA DOMESTICACION (63 ma - 30.000 a)

• Introducción

El Orden Carnívora se originó hace aproximadamente 63 millones de años en el Eoceno de América del Norte (Wesley-Hunt, 2005) en el Período Terciario de la Era Cenozoica (Janis, 1993) (Cuadro 1).

1A. Antecesoros del Orden Carnívora y los primeros hábitos alimenticios- Familia Miracidae. (63 – 40 ma).

• Familia Miracidae. Ejemplo de versatilidad alimentaria originaria del Orden Carnívora.

El Orden Carnívora se originó a partir de una familia parafilética de carnívoros dentro del Clado Carnivoromorpha llamada Miracidae, hace aproximadamente 63 ma (Wesley-Hunt, 2005) (Esquema 2).

La familia Miracidae (Fig. 2 - Foto 1), tenía dientes preparados para cortar tejidos animales: muelas carniceras conformadas por un 4to premolar superior con forma de cuchilla que ocluye con el 1er molar inferior (m1) parcialmente con forma de cuchilla, en una acción de tijera que permite cortar la piel, músculos y los tendones de las presas y otros dientes preparados para triturar material vegetal y huesos: muelas postcarniceras, reflejando una versatilidad alimentaria que no tenían otros mamíferos (Van Valkenburgh, 2010).

En base a esta dentición se clasificó a esta familia como mesocarnívora, alimentándose por un 50 a 70% de carnes y el resto alimentos no vertebrados (Van Valkenburgh, 2007).

Si comparamos el género *vulpavus* de la familia Miracidae con *Canis familiaris* actual, notaremos una gran similitud en la dentición. En ambos casos, presentan el 1er molar inferior (m1) con una porción anterior (oral) en forma de cresta para cortar (Fig. 2B) y un talón posterior (aboral) para triturar (Fig. 2A) (Fotos 1, 2 y 3). Ambas especies presentan, además, la misma fórmula dentaria, con la única diferencia que *Canis familiaris* presenta un molar superior menos (Fig. 2).

1B. Comienzo del Orden Carnívora hasta la migración intercontinental del género *Canis* (40 ma – 4 ma).

• Cambios climáticos y evolución alimentaria.

El comienzo del Orden Carnívora y su evolución alimentaria están en estrecha relación a los cambios climáticos que se desarrollaron hace 57ma (Janis, 1993). El clima frío y seco del Eoceno medio, dio lugar a una vegetación menos tropical, con el progresivo reemplazo en el Eoceno tardío por bosques deciduos y coníferas (Janis, 1993), derivando en ambientes cada vez más abiertos por sobre los boscosos (Figueredo, 2015).

El desarrollo de los ungulados durante el Eoceno, Oligoceno y hasta mitad del Mioceno, se produjo en un ambiente de praderas y bosques deciduos de tipo abierto que permitieron un pastoreo mayor, con animales de miembros cortos y de tamaños menores a los ungulados actuales (Janis, 1993). El desarrollo de estos ungulados favoreció la aparición de sus predadores naturales surgidos del Orden Carnívora.

• Orden Carnívora – Familia Canidae.

Dentro del Orden Carnívora, aparece la Familia Canidae donde se distinguen 3 subfamilias de las cuales solo una, Caninae, sobrevivió hasta la actualidad y dio origen a *Canis familiaris* (Tedford, 2009) (Fig. 3).

A diferencia de las otras dos subfamilias que se hicieron hipercarnívoras, Caninae se mantuvo como mesocarnívora, de tamaño pequeño y hábitos discretos poco visibles o llamativos ante la gran competencia y desplazamiento de las otras dos subfamilias (Jensen, 2004).

- **Supervivencia de la Subfamilia Caninae. Migración intercontinental del género *Canis*** (Mapa 1).

Desde los comienzos del Orden carnívora, la subfamilia Caninae, se encontraba recluida en el hemisferio norte del continente americano, alimentándose de pequeños mamíferos de los bosques, cazando en forma de cortas carreras de persecución (Figueredo, 2015). Posteriormente, se alimentaron de tejidos animales provenientes de los équidos del género *Equus*. Esta acción fue posible debido a los profundos cambios anatómicos y comportamentales que se produjeron en el género *Canis*.

Dentro de esta Subfamilia, se formaron dos tribus hermanas (Vulpini y Canini). La tribu Canini, que incluye al género *Canis*, alcanzó la mayor migración intercontinental y mayor variedad de especies (Tedford, 2009).

- **Aparición de los cánidos caminadores. Tribu Canini (género *Canis*) (4ma).**

El género *Canis* sufrió un aumento de tamaño corporal de acuerdo a la “Regla de Cope”, por la cual aquellos animales hipercarnívoros que superaban los 21Kg de peso debían alimentarse de animales de por lo menos el 45% de su masa corporal (Van Valkenburgh, 2010).

El siguiente cambio se produjo a nivel del aparato locomotor ya que sus miembros se debieron adaptar a largas caminatas de resistencia para poder alcanzar a los équidos. Por otro lado, debieron transformar su anatomía cefálica, con un potente aparato de aprehensión para poder detener a su presa. Por último, fue fundamental lograr cambios comportamentales que permitieran poder encerrar, atacar y matar a la presa (caza cooperativa).

- Cambios anatómicos del Aparato Locomotor.

El género *Canis* pasó de miembros con mayores movimientos de pronosupinación, típicos de caza de emboscada, a miembros totalmente pronados adaptados a largas caminatas de resistencia. (Figueredo, 2015). La completa pronación de los miembros se logró debido al cambio en la conformación del extremo distal del húmero, transformando codos anchos con habilidades supinatorias en codos angostos (Figueredo, 2015).

A su vez, se produjo un alargamiento del radio en relación a la tibia, aumentando el tamaño del mismo en un 80% con respecto a sus antecesores (Tedford, 2009). A nivel de las manos y pies, se produjo una reducción del número de dedos a solo cuatro funcionales, con apoyo totalmente digitigrado con metapodio elevado y postura erecta (Jensen, 2004).

- Cambios anatómicos cefálicos.

A nivel del cráneo se observó el gran desarrollo del seno frontal (Tedford, 2009; Jensen, 2004) lo que supone una adaptación a grandes fuerzas de mordida, permitiendo disipar las fuerzas homogéneamente por el cráneo (Curtis, 2014). Asimismo, hubo un gran desarrollo de los procesos mastoideo y paraoccipital relacionados a la inserción de los músculos involucrados en los movimientos laterales de la cabeza durante la mordida (Tedford, 2009).

En la dentición se observó un adelgazamiento del talón del molar 1 (m1) y pérdida de la cúspide lingual, con la paulatina formación de una sola cúspide adaptada a cortar tejidos animales (Tedford, 2009). En los colmillos se observó en la sección transversal una forma elíptica que refleja una adaptación a las fuerzas aplicadas a lo largo del eje de la elipse (oro-aboral) (Peterson, 2003).

Los cambios descritos anteriormente marcan una tendencia de *Canis spp* hacia individuos hipercarnívoros que le dan al género *Canis* una característica homoplástica. Dentro de *Canis* se formaron dos clados claramente diferenciados: un clado *lupus* mesocarnívoro y un clado *Xenocyon* hipercarnívoro (Tedford, 2009).

Cambios comportamentales del género *Canis*.

Las extensas observaciones de los “lobos” actuales en estado natural recopiladas por Mech y col. (2015) describen en detalle el comportamiento cooperativo de los “lobos” en sus ambientes naturales, persiguiendo y cazando a una gran diversidad de mamíferos de gran tamaño (ciervos, alces, caribú, cabras, bisontes, caballos salvajes, entre otros).

Las aptitudes cooperativas se ven reflejadas en la organización social de una manada típica. Esta se compone de entre 4 y 15 miembros, con una pareja alfa o líder de 4-5 años y animales jóvenes entre 1 a 3 años que ayudan y aprenden a cazar junto a sus padres (Mech, 2015). El trabajo cooperativo suele observarse en un alto grado de coordinación en la persecución y el ataque, con alta incidencia de las señales visuales ya que cuando cazan no emiten vocalizaciones (Mech, 2015; Wolfgang, 2003).

La supervivencia del género *Canis* no hubiese sido posible sin la caza cooperativa. La adaptación a largas caminatas podía servir para alcanzar a la presa y, luego de varios intentos, poder aprehender con sus dientes los cuartos traseros del animal, pero solo con el trabajo en grupo podían encerrar a la presa, agotarla y finalmente derribarla entre varios animales.

1C. Distribución holártica del género *Canis* y la aparición de los “lobos” como máximos predadores hasta su domesticación (4ma-38.000a).

El género *Canis* surge hace aproximadamente 4ma en América del Norte (Mapa 1). A partir de ahí comienza una vigorosa cladogénesis y migración intercontinental que termina en el este de Asia (2,5 a 2,0ma) y posteriormente en Europa (2,0 a 1,0ma) con la aparición de *Canis etruscus* (Bartolini Lucenti 2016; Tedford 2009).

Hace 1,9ma comienza un evento llamado “evento lobo” (“Wolf event”) (Bartolini Lucenti, 2016; Tedford, 2009) que marcó el comienzo de los lobos modernos, con características más hipercarnívoras y mayores tamaños que sus antecesores dentro de la subfamilia Caninae (Tedford, 2009).

Posteriormente aparece en Europa, hace 400.000a, *Canis lupus lunellensis* de tamaño más pequeño que los lobos actuales. Durante el Pleistoceno tardío, en la última era glacial. *Canis lupus* migra nuevamente a América del Norte siguiendo a los unglados (Mamuthus) y de esta forma, logra distribuirse por todo Holártica (Tedford, 2009).

- **Alimentación de *Canis lupus* actual y la de los primeros cánidos del género *Canis* originados hace 4 ma.**

Si comparamos los cambios anatómicos del género *Canis* mencionados anteriormente, con los hábitos alimenticios actuales de *Canis lupus*, hay similitudes que demuestran que los lobos actuales se alimentan de una forma similar a la que lo hacían los lobos primitivos de hace 4-3 ma.

- Balance energético positivo-negativo (El péndulo ayuno/festín alimentario).

Los momentos de caza se ven principalmente en invierno, cuando las presas son más vulnerables y la nieve provee escondite a los lobos. Sin embargo, la mayor parte de los intentos de caza terminan en fracaso, con índices de éxito del 10 al 49%. Los lobos pueden pasar muchos días sin comer y al mismo tiempo cuando

tienen la oportunidad de hacerlo, pueden llegar a comer hasta 10Kg de una sola vez (Mech, 2015), siendo habitual 2,5 a 6Kg por día (Sheldon, 1992).

En los largos períodos de ayuno entre una caza y otra, e incluso en las épocas de escasez de alimento, los lobos desentierran restos de comida o recurren a comer restos de animales muertos (Mech, 2015; – Sheldon, 1992). Asimismo, comen ranas, aves y frutas (Sheldon, 1992) y otros mamíferos diversos de menor tamaño como focas, castores, liebres, ardillas y ratones, aves acuáticas y salmones (Mech, 2015).

Los lobos tienen una gran capacidad de sobrevivir a largos períodos de ayuno, adaptando su metabolismo a una dieta baja en proteínas, priorizando el consumo de las reservas grasas y reduciendo el catabolismo proteico especialmente a nivel hepático. Los requerimientos energéticos de los lobos llegan a alcanzar 4,6 veces los Requerimientos Energéticos en Reposo (RER)³ (Peterson, 2003).

- Conductas alimentarias durante la faena de la presa.

Estudios realizados por Peterson y Ciucci (2003) muestran como aprovechan los lobos actuales las partes de su presa, una vez que comienzan la faena. Los lobos priorizan el consumo de los órganos cavitarios, antes que los tejidos musculares, teniendo como primer objetivo a los pulmones, corazón e hígado.

Posteriormente, perforan el rumen y solo consumen las paredes del mismo, así como las paredes del estómago y los intestinos, luego de lo cual consumen pequeños órganos como los riñones o el bazo.

El siguiente paso es consumir las grandes masas musculares de los miembros hasta que sus estómagos quedan totalmente distendidos pudiendo llegar a pesar hasta el 25% de su propio peso. Finalmente, se echan a descansar a pocos metros del sitio de caza pudiendo retornar varias veces a seguir comiendo. También pueden comenzar a llevar los restos del animal a las guaridas o los entierran para una posterior comida en épocas de escasez.

Los huesos que son enterrados, son de gran utilidad ya que contienen en su interior la medula ósea con altos contenidos de grasas y proteínas.

Los únicos elementos indigestibles son los pelos de la presa, con el único fin aparente de purgar los contenidos intestinales y dejar menos alimento para otras especies carroñeras. Se han hallado restos de gramíneas en las heces, indicando un consumo voluntario de las mismas (Gade-Jorgensen 2000). En otros análisis de heces se han encontrado pelos, hueso, plumas, invertebrados, semillas y vegetación (Peterson, 2003)

2. SEGUNDA ETAPA: LA DOMESTICACION COMO UN PROFUNDO PROCESO DE TRANSFORMACION ALIMENTARIA (30.000a) hasta el comienzo de la industrialización de los alimentos para perros).

• Introducción

En esta segunda etapa se describirá el impacto que tuvo la domesticación en la evolución alimentaria de *Canis familiaris* a través del aprovechamiento del fuego y de los almidones por parte de *Homo sapiens sapiens*, y de la progresiva pérdida del ayuno.

Todavía está en discusión el lugar y tiempo exacto en que se produjo la domesticación, ya que existen estudios filogenéticos que demuestran su comienzo hace aproximadamente 30.000a en Europa (Thalman, 2013), mientras que otros estudios hablan de un origen en el sudeste de Asia hace 33.000a (Wang, 2016) (Mapa 2).

El período 33.000-15.000a es un período coincidente con el pico de la última era glacial donde lobos y humanos fueron quedando recluidos hacia el sur en la búsqueda de zonas más cálidas propiciando un ambiente apropiado para el afianzamiento del vínculo perro-humano (Wang, 2016).

³El Requerimiento Energético en Reposo (RER) representa las necesidades de energía para un animal normal, despierto, en un ambiente térmico neutro sin ayuno. (Hand 2000)

2A. El descubrimiento del fuego (*Homo erectus*) y primer punto de inflexión en la transformación alimentaria de homínidos y cánidos.

Para el momento de la aparición de *Homo sapiens* (250.000a) y *Homo sapiens sapiens* (40.000a), hacía mucho tiempo que los homínidos manejaban el fuego (Berna, 2012) y faltaba muy poco para el comienzo de la domesticación (30.000a).

A su vez, olas de inmigración de estos homínidos de África a Eurasia (1.7ma – 0.7ma) (Yosef, 2001), comenzaron a interactuar con *Canis spp* que habitaban todo Eurasia (Tedford, 2009).

- **Efectos nutricionales del uso del fuego sobre los tejidos animales y vegetales en *Canis familiaris*.**

El principal beneficio que tuvo el uso del fuego en *Canis familiaris* sobre los tejidos animales, fue la destrucción de patógenos bacterianos.

En el caso del humano, también le permitió hacer más tierna la carne facilitando su masticación. Con el uso del fuego, las fibras musculares quedaban liberadas del colágeno al quedar este último transformado en gelatina cuando las temperaturas llegan 80°C. De esta manera, la masticación se realizaba directamente sobre las fibras musculares, reduciendo el tiempo de alimentación (Wrangham, 2003).

- **Efectos del fuego sobre las proteínas y los almidones.**

En las proteínas la cocción puede afectar la digestión de proteínas y péptidos a nivel del epitelio intestinal. Se producen cambios estructurales con formación de uniones cruzadas entre aminoácidos, por ejemplo, con la formación de la lisinoalanina (LAL) y en el caso que se presenten azúcares durante el tratamiento térmico, se produce la llamada “Reacción de Maillard” o “Glicosilación” entre estos azúcares y el grupo amino de los aminoácidos (mayormente lisina y arginina). Como resultado de esta reacción se forman compuestos como la carboximetilisina y la pentosidina, llamados “productos avanzados de la glicosilación” (AGEs) (Teodorowicz, 2017).

En el caso de los almidones, la cocción produce la gelatinización permitiendo el cambio de una estructura semicristalina a otra amorfa y por lo tanto una mayor absorción de agua por parte del gránulo, con un mayor contacto de las enzimas con la amilosa y la amilopectina (Li, 2014).

- **Capacidad de digestión de los almidones en *Canis spp*, con anterioridad al descubrimiento del fuego y cocción de los alimentos hace 1 ma.**

Los antecesores de *Canis familiaris* tenían la capacidad de triturar los granos de cereales, raíces y tubérculos con los molares poscarníceros, lo que les permitía dañar los gránulos de almidón, interrumpiendo su estructura cristalina de manera similar que la molienda realizada en un molino actual (Li, 2014). Este daño de la estructura cristalina del gránulo de almidón permite la entrada de la humedad propia de la saliva y otras secreciones digestivas, con un aumento de la superficie de contacto de la amilosa y la amilopectina con las enzimas digestivas alfa amilasa pancreática, maltasa y oligo1-6 glucosidasa (McDonald, 2011).

- **Capacidad de digestión de los almidones de *Canis lupus* vs *Canis familiaris*.**

Estudios realizados en lobos (*Canis lupus*) y perros (*Canis familiaris*) describen en el perro mayores cantidades de copias del gen AMY2B que codifica para la alfa 2B amilasa pancreática, así como varias mutaciones del gen que codifica para la enzima maltasa (maltase-glucoamylase. -MGAM) y del gen del receptor

intestinal SGLT1 (Axelsson, 2011), sugiriendo que la domesticación pudo haber favorecido la adaptación de *Canis familiaris* tanto a la digestión de los almidones como a la absorción de la glucosa en comparación a *Canis lupus*.

3. TERCERA ETAPA: COMIENZO DE LA INDUSTRIALIZACION DE ALIMENTOS PARA PERROS HASTA LA ACTUALIDAD (1960-Actualidad).

- **Introducción**

En esta última etapa, veremos como el crecimiento de las grandes urbes del mundo y la aparición de alimentos industrializados para perros determinó una paulatina pérdida del ayuno.

Se entiende como ayuno aquellos períodos de tiempo en la vida evolutiva de *Canis familiaris* y de *Canis lupus* donde ambas especies, ya sea por escasez de alimentos naturales o por separaciones esporádicas de su proveedor de alimentos (*Homo sapiens sapiens*), entraban en balance energético negativo.

La década de 1940 y el fin de la Segunda Guerra Mundial marcó la transición de un mundo agrario a uno urbano, permitiendo que las mascotas vivieran en el interior de los hogares (Corbin, 2003). La aparición de cercos, rejas, puertas, etc. en el hábitat humano (departamentos, casas, etc.) comenzó a restringir las salidas exploratorias naturales de búsqueda de comida.

3A. Alimentos industrializados para perros y los cambios nutricionales asociados.

- **Primeros alimentos industrializados y requerimientos nutricionales oficiales.**

El primer alimento industrializado para perros fue creado por James Spratt en el año 1860 en Inglaterra en forma de torta, conteniendo carne, vegetales y harina de trigo (Corbin, 2003).

Durante el Siglo XX, los alimentos industrializados compitieron con la alta palatabilidad de los alimentos caseros y especialmente con la carne, ingrediente muy asociado a la nutrición natural del perro.

Entre los alimentos industrializados se destacan los alimentos enlatados con carne de caballo (1922) y el primer alimento extrusado seco en 1954 (Corbin, 2003). Para el año 1948, el Dr. Mark Morris de Naritan de Nueva Jersey crea una nueva categoría alimentaria terapéutica para animales con enfermedad renal, que luego sería conocida como "prescription diet k/d" (Hand, 2000) iniciando así una nueva etapa de alimentos orientados a pacientes con problemas de salud.

Transcurrieron varias décadas entre el comienzo de los primeros alimentos industrializados para perros y la aparición de requerimientos nutricionales para perros de carácter oficial. En el año 1972, el National Research Council (NRC) estableció oficialmente los primeros requerimientos nutricionales para perros (The Nutrient Requirement of Dogs). Estos requerimientos fueron el resultado de numerosos trabajos de investigación realizados por Universidades y Centros de investigación, muchos de los cuales se remontan a principios del Siglo XX (NRC 1974).

- Requerimientos de hidratos de carbono y vida sedentaria.

Si bien la incorporación de los almidones a partir de la domesticación permitió la supervivencia de *Canis familiaris*, la vida sedentaria de la mayoría de los perros domésticos que actualmente habitan las grandes urbes, lleva a repensar el papel que ocupan en la actualidad estos componentes nutricionales.

Las tablas de requerimientos de los Organismos de Referencia internacional en nutrición (NRC, AAFCO y FEDIAF) no presentan requerimientos mínimos ni máximos de hidratos de carbono. La glucosa, principal

nutriente que aportan los hidratos de carbono, puede ser obtenida en el organismo por las vías gluconeogénicas, siempre que se incluyan cantidades adecuadas de glicerol de los triglicéridos y de proteínas en la dieta (Case, 2013).

Al respecto, restan estudios que evalúen los requerimientos mínimos y/o máximos de hidratos de carbono en perros, y los posibles beneficios o efectos nocivos que pudieran tener para su salud.

- **Alimentación restringida y ayuno.**

Actualmente el perro doméstico cubre sus requerimientos diariamente, contrariamente a lo descrito en la parte 2, donde los hábitos alimenticios de los antecesores de *Canis familiaris* muestran períodos de ayuno prolongados sumados al alto gasto energético para buscar el alimento, determinando un balance energético negativo durante gran parte del año.

Si bien no hay estudios actuales en perros para evaluar parámetros metabólicos en perros sometidos a este tipo de ayuno o a moderados períodos de ayuno, los resultados obtenidos en un estudio de alimentación restringida realizado en perros labradores (Kealy, 2002), hacen pensar que sería necesario comenzar con este tipo de investigaciones.

En dicho estudio se comprobó, a través de una prueba de vida (desde el nacimiento hasta la muerte), que aquellos perros sometidos a una restricción dietética del 25% con respecto al grupo control, pesaban menos, tenían menores niveles de triglicéridos, triiodotironina, insulina y glucosa. A su vez, presentaron signos de enfermedades crónicas como diabetes y osteoartritis, más tardíamente. Los perros con dieta restringida vivieron un 15% de tiempo más (Kealy, 2002).

- **Beneficios de los cuerpos cetónicos durante el ayuno.**

A pesar de no existir estudios específicos sobre los efectos de los cuerpos cetónicos producidos durante el ayuno en perros domésticos sanos, sí se pudo demostrar que los cuerpos cetónicos (especialmente el beta-hidroxibutirato) mejoran la función cognitiva en perros mayores cuando son alimentados con ácidos grasos de cadena media (MCT) y son sometidos a pruebas de habilidades de aprendizaje de discriminación de señales, y pruebas de función y atención egocéntrica visoespacial con respecto a un grupo control (Pan, 2010).

Si los MTC de origen dietético provocan un aumento de los niveles de cuerpos cetónicos en sangre, como demuestra este estudio, sería esperable un aumento similar producto del metabolismo lipídico (betaoxidación) y una mejora cognitiva en perros mayores sometidos a ayuno.

- **Aporte calórico de las proteínas, grasas e hidratos de carbono en *Canis familiaris* vs. *Canis lupus*.**

Si se analiza la distribución calórica de los nutrientes que aportan las calorías necesarias para el mantenimiento de *Canis familiaris* y de *Canis lupus*, se observa una diferencia significativa que se suma a la del ayuno y la actividad física que marqué en párrafos anteriores.

Actualmente, se considera para *Canis familiaris* una distribución calórica entre estos nutrientes de 20-25 % de la energía en forma de proteínas, 35-40% de grasas y 35-45 % de hidratos de carbono (Case, 2013). Por otro lado, en estudios realizados en lobos (*Canis lupus*) se observó del análisis de 50 dietas consumidas por esta especie, un perfil de macronutrientes de 52% de la EM proveniente de las proteínas, 47% de las grasas y 1% de los carbohidratos (Buff, 2014).

En el caso de *Canis familiaris*, una de las razones por las cuales se incluyen en los alimentos balanceados para perros una mayor proporción de hidratos de carbono, como fuente de energía, con respecto a lo que consumen los lobos, podría llegar a ser la buena digestibilidad que posee este grupo de nutrientes en

Canis familiaris (Carciofi, 2008) y podría demostrar la importancia que poseen los hidratos de carbono como fuente de energía y la alta inclusión de materias primas como son el arroz y el maíz en estos alimentos.

Este beneficio fue posible gracias a la acción del fuego que permitió la gelatinización de los almidones y por lo tanto que éstos se digieran más fácilmente. En el caso del *Canis lupus*, esta especie no tenía acceso a los almidones cocidos y dependía casi exclusivamente de la energía que aportaban las grasas y proteínas provenientes de los tejidos animales.

4. CONCLUSIONES FINALES

A través del estudio de la evolución alimentaria de *Canis familiaris* vimos cómo esta especie fue cambiando sus hábitos alimenticios desde sus antecesores más primitivos hace 63ma, considerados mesocarnívoros, hasta la aparición del género *Canis* hace 4ma que evolucionaron a hipercarnívoros. Posteriormente hace 30.000a, la domesticación permitió a *Canis familiaris* asegurar su supervivencia. Con el comienzo de la agricultura hace 10.000a, los almidones contenidos en las fuentes vegetales aportaron la energía suficiente como para sobrevivir en caso de escasez de tejidos animales.

Tanto *Canis lupus* como los demás miembros del género *Canis* mantuvieron una alimentación basada principalmente en tejidos animales (meso a hipercarnívora) con una distribución calórica entre proteínas y grasas de más del 90%, con poca utilización de hidratos de carbono y con una gran participación de los cuerpos cetónicos (metabolismo lipídico-betaoxidación) como fuente de energía, además de la aportada por la glucosa (vías gluconeogénicas y glucolíticas).

A diferencia de lo mencionado anteriormente y de lo que ocurre en *Canis lupus*, en la actualidad *Canis familiaris* mantiene cortos o nulos períodos de ayuno, con una distribución calórica con mayor participación de hidratos de carbono y proteínas (vías gluconeogénicas y glucolíticas).

Habiendo logrado comparar detalladamente los hábitos alimenticios de *Canis lupus* con los de *Canis familiaris* adulto de vida sedentaria, sería importante comenzar a estudiar, a través de pruebas de alimentación en perros sanos de vida sedentaria, parámetros metabólicos de salud que estén asociados al ayuno, comparando a su vez dietas con una distribución calórica entre nutrientes cercana a la de *Canis lupus* con otras con distribución calórica del perro doméstico actual (*Canis familiaris*).

Es en base a estos estudios que podremos evaluar, en forma precisa y científicamente demostrada, cuál es la alimentación deseable para este tipo de paciente, teniendo en cuenta un nuevo paradigma de salud en el cual no solo se deben cubrir los requerimientos nutricionales mínimos de las mascotas, sino que además hay que lograr evitar o atenuar los efectos de las enfermedades de curso crónico.

Como profesionales es nuestra responsabilidad asesorar a los propietarios sobre la forma de alimentar a sus mascotas, con una dieta equilibrada y restringida, para que, en esa búsqueda por complacerla, no provoquen excesos y/o desbalances de nutrientes que lleven al sobrepeso, obesidad y enfermedades asociadas de curso crónico.

Bibliografía

- Attig 2011. "The Glaciation of Wisconsin". Wisconsin Geological and Natural History Survey. Educational Series 36. Fourth Edition.
- Axelsson 2011. "The genomic signature of dog domestication reveal an adaptation to a starch-rich diet" NATURE DOI: 10.1038/nature11837
- Bartolini Lucenti 2016 "A review on the Late Villafranchian medium-sized canid *Canis arvensis* based on the evidence from Poggio Rosso (Tuscany, Italy)" Quaternary Science Reviews 151 (2016) 58-71

- Berna 2012. "Microstratigraphic Evidence of In Situ Fire in the Acheulean Strata of Wonderwerk Cave, Northern Cape Province, South Africa". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* (PNAS) vol 109, nro 20:7593-7594.
- Bradshaw 2006. "The Evolutionary Basis for the Feeding Behavior of Domestic dogs (*Canis familiaris*) and Cats (*Felis catus*)" *The Journal of Nutrition*. The Waltham International Nutritional Sciences Symposia. 136: 1927S-1931S.
- Buff 2014. "Natural pet food: A review of natural diets and their impact on canine and feline physiology". *J. Anim. Sci.* 2014.92:3781–3791
- Case 2013. "Nutrición en caninos y felinos: para los especialistas en animales de compañía" 3ra. Edición. Ed. Inter-Médica S.A.I.C.I.
- Corbin 2003. "The History of Petfood". Appendix A. Pag.514-516. Editores: Kvamme, JL., Phillips, TD. *Pet Food Technology*. Cornell University. Watt Pub. 2003.
- Curtis 2014. "Beyond the Sniffer: Frontal Sinuses in Carnivora". *The Anatomical Record* 297:2047–2064
- Di Cerbo 2017. "Functional foods in pet nutrition: Focus on dogs and cats". *Research in Veterinary Science* 112 (2017) 161–166
- Figueredo 2015. "Habitats changes and changing predatory habits in North American fossils canids". *Nature communications* 6:7976
- Fan 2016. "Worldwide patterns of genomic variation and admixture in gray wolves". *Genome Research* 26:163–173
- Flynn 2005. "Molecular Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): Assessing the Impact of Increased Sampling on Resolving Enigmatic Relationships *Syst. Biol.* 54(2):317–337.
- Gade-Jorgensen 2000. "Diet composition of wolves *Canis lupus* in east-central Finland". *Acta Theriologica* 45: 537-547.
- Hand 2000 "Nutrición Clínica en Pequeños Animales". Mark Morris Institute. 4ta Edición. Editorial Intermédica S.A.I.C.I.
- Janis 1993. "Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonics events" *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24:467-500.
- Jensen 2004. "The behavior biology of dogs. Cap I: Evolutionary history of dogs" (Wang, X y Ed. CAB International. Pag. 1 a 20
- Kealy 2002. "Effects of diet restriction on life span and age-related changes in dogs" *J Am Vet Med Assoc.* 2002 May 1; 220(9):1315-20.
- Landry 1979. "Food Habits of Feral Carnivores, a Review of Stomach Content Analysis" *Journal of the American Animal Hospital Association*. Vol. 15:775-782
- Li 2014. "Effects of grain milling on starch structures and flour/starch properties". *Innovation, Brisbane, QLD, Australia. Starch/Stärke*, 66, 15–27. DOI 10.1002/star.201200224.
- Mech 2015. "Wolves on the Hunt. The Behavior of Wolves Hunting Wild Prey" The University Chicago Press.
- NRC 2006. "Nutrient Requirement of Dogs and Cats", National Research Council of the National Academies. The
- NRC 1974. "Nutrient Requirement of Dogs" *Nutrient Requirement of Domestic Animals*, Nro 8. National Academy of Sciences. National Academy Press, Washington DC.
- Sheldon 1992. "Wild Dogs: The Natural History of Nondomestic Canidae". Academic Press Inc. ISBN 0-12-639375-3
- Pan 2010. "Dietary supplementation with medium-chain TAG has long-lasting cognition-enhancing effects in aged dogs". *British Journal of Nutrition* (2010), 103, 1746–1754
- Peterson 2003. "The wolf as a Carnivore" Cap. 4. Pag 104-105. Mech, LD y Boitani, L., editores. "Wolves: Behaviour, Ecology and conservation" The University of Chicago Press.
- Piperno 2004. "Processing of wild cereal grains in the upper Paleolithic revealed by starch grain analysis". *Nature*. 430(7000):670-3.
- Thalmann 2013. "Complete Mitochondrial Genomes of Ancient Canids Suggest a European Origin of Domestic Dogs". 15 NOVEMBER 2013 VOL 342SCIENCE

- Tedford 2009. "Phylogenetic Sytematics of the North American Fossil Caninae" (carnivora:canidae) Bulletin of The Museum of Natural History. Nro. 325.
- Teodorowicz 2017. "Food Processing: The Influence of the Maillard Reaction on Immunogenicity and Allergenicity of Food Proteins" Nutrients 2017, 9, 835;
- Van Valkenburgh 2010. "Carnivorous". Curr Biol. 20(23): 2157
- Van Valkenburgh 2007. "De'ja`vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora". Integrative and Comparative Biology, volume 47, number 1, pp. 147–163
- Wang 2016. "Out of southern East Asia: the natural history of domestic dogs across the World". Cell Research (2016) 26:21–33.
- Wrangham 2003. "Cooking as a biological trait" Comparative Biochemistry and Physiology Part A 136 35–46
- Wesley-Hunt 2005. "Phylogeny of the carnivora: Basal relationships among the carnivoramorphans, and assessment of the position of 'miacoidea' relative to carnivora", Journal of Systematic Palaeontology, 3:1, 1-28
- Wolfgang 2003. "Co-evolution of Humans and Canids An Alternative View of Dog Domestication: Homo Homini Lupus?" Evolution and Cognition, 9 (1), 57-72.
- Yosef 2001. "From Africa to Eurasia: early dispersals" Quaternary International 75 (2001) 19-28