

Porque os felinos não sentem o sabor doce?

Why do not cats feel the sweet taste?

Bruna L. Pietra¹; Carolina R. Corrêa¹; Rosely Maria L. Fraga¹; Bruno C. Silva²

1. Graduandas em Medicina Veterinária, Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Campus Betim. 2. Professor do departamento de Medicina Veterinária, Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Campus Betim e Praça da Liberdade.

ABSTRACT: The taste is closely associated with gustatory, olfactory and somatosensory systems, and its way of being perceived is related to taste receptor cells, the TCRs. The five flavors differentiated by their receptors are umami, sweet, sour, bitter and salty, and they are differently perceived in each animal species. Our research aims at a comparison between the members of the carnivorous family which encompasses diversified eating habits. Our focus is on felines, which are strictly carnivorous animals, when compared with other members carnivora, just like the dogs, which have omnivorous eating habits, and the panda, which is an herbivorous animal. The flavors have a complex genetic architecture that is linked to the variation of the receptor genes and that contribute to the difference in the perception of sweet taste between families in the same order.

Keywords: felines, carnivorous, taste, sweet, flavor

RESUMO: O sabor está intimamente associado aos sistemas gustativos, olfatório e somatossensorial, e sua forma de ser percebido está relacionado com células receptoras gustativas, os TCRs. Os cinco sabores diferenciados por esses receptores são o umami, o doce, o azedo, o amargo e o salgado, sendo que cada um é percebido de forma diferente em cada espécie animal. Nosso trabalho visa uma comparação entre os membros da família carnívora, que abrange hábitos alimentares diversificados. Nosso foco são os felinos, que são animais estritamente carnívoros, em comparação a outros membros da ordem carnívora, como os cães, que apresentam hábitos alimentares onívoros, e o panda, que é um animal herbívoro. Os sabores têm uma arquitetura genética complexa que está ligada a variação dos genes receptores e que contribuem para a diferença na percepção do sabor doce entre famílias em uma mesma ordem.

Palavras-chave: felino, carnívora, paladar, doce, sabor

INTRODUÇÃO

A ordem Carnívora inclui 274 espécies e uma ampla gama de tamanhos, desde a doninha-anã (*Mustela nivalis*) de 30 g até a morsa de 1000 kg. Ela é composta por 2 subordens, sendo a Feliformia (com 7 famílias) e Caniformia (com 8 famílias). Como é possível observar, o próprio nome da ordem fornece um indício do hábito alimentar dos animais que a compõem, mas na verdade não é o que ocorre. É amplo o hábito alimentar da ordem, variando de animais que são estritamente carnívoros até aqueles que são herbívoros (FERRELL, 1984; PIERI et al., 2015).

Os felinos são carnívoros estritos o que torna essa espécie bastante exigente quanto à alimentação e à nutrição. Assim apresentam maior grau de seletividade que os cães, e dão preferência a alimentos úmidos e mornos, principalmente componentes da carne e peptídeos (SAAD; SAAD, 2004).

A língua é um órgão sensorial que recebe inervação de múltiplos pares de nervos cranianos e apresenta funções importantes como mastigação e a gustação. É através desse órgão sensorial que os animais sentem o sabor dos mais diversos alimentos. Por meio da gustação o animal pode selecionar os alimentos que irá ingerir, procurar adequadamente fontes de nutrientes ricas em energia, bem como, afastar-se de alimentos potencialmente venenosos (SMALL, 2012).

O sabor ou *flavor* faz parte de uma percepção multissensorial, visto que quando os alimentos são consumidos, ao mesmo tempo os sistemas gustativo, olfatório e somatossensorial são estimulados. Estes estímulos são integrados pelo cérebro gerando a sensação de sabor propriamente dito. Já o gosto ou paladar engloba somente o que é sentido por meio do sistema gustativo, especificamente por células receptoras de gosto ou células gustativas encontradas nas papilas gustativas (SMALL, 2012). E a palatabilidade seria um conjunto de características físico-químicas do alimento, que causam sensações fisiológicas agradáveis, levando à preferência alimentar, que é caracterizada pelo quão agradável determinado alimento é ao animal (PIZZATO; DOMINGUES, 2008; FÉLIX et al., 2010).

Ao comparar a percepção de sabor em seres humanos com cães e gatos, é possível perceber que há limitações, felinos são considerados incapazes de sentir a maioria dos

64 carboidratos como o doce, enquanto a semelhança ou diferença na resposta aos L-
65 aminoácidos dependem do aminoácido; cães e gatos são considerados carnívoros e isso
66 realça a importância do sabor carne (umami) para eles (KOPPEL, 2014).

67 O objetivo desse trabalho é elucidar a falta de percepção do sabor doce em felinos
68 e a importância e implicação na dieta desses animais, correlacionando essa espécie dentro
69 dos membros da ordem Carnivora.

70 **DESENVOLVIMENTO**

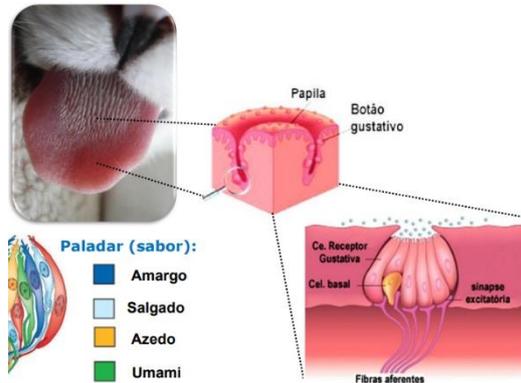
71 **Órgão e receptores da gustação**

72 A língua é o órgão responsável pela captação de água e alimento, bem como pela
73 manipulação do alimento no interior da boca e auxilia na deglutição. Considera-se que ela
74 é o órgão da gustação, pois nela encontra-se grande número de células com receptores
75 para sabor de tipos diferentes. Porém, existem receptores também na mucosa oral, palato
76 mole, faringe e laringe. Assim a cavidade orofaríngea, incluindo a língua, formam o órgão
77 gustatório. Células com receptores de sabor também foram encontradas na mucosa do
78 intestino (HÖFER, et al, 1996).

79 A maior parte da superfície da língua é coberta por uma diversidade de papilas,
80 que variam em distribuição, tamanho, forma e quantidade em cada espécie. Nos
81 mamíferos domésticos em geral, as papilas distinguem-se quanto à morfologia em
82 filiformes, fungiformes, valadas e folheadas e cônicas. Em relação as suas funções, as
83 papilas se dividem em mecânicas (filiformes e cônicas) e gustativas (fungiformes,
84 folheadas e valadas). Nos felinos as papilas filiformes são orientadas caudalmente e
85 auxiliam na limpeza (El-BABLY et al., 2015).

86 Cada papila gustativa apresenta numerosos botões gustatórios que apresentam
87 células receptoras gustativas (*Taste Receptors Cells – TCRs*) com microvilosidades nas
88 suas extremidades apicais que se estendem por uma pequena abertura, o poro gustativo,
89 onde são expostos aos estímulos químicos ingeridos. Nos botões gustativos encontram-
90 se as células quimiorreceptoras que são células epiteliais e não neurônios, células basais
91 responsáveis pela substituição contínua das células quimiorreceptoras, além das células
92 suporte e fibras aferentes que formam o elemento pós-sináptico da sinapse química.

93 Assim a papila gustativa é um complexo neuroepitelial (El-BABLY et al., 2015).



94 FIGURA 1: Complexo Neuroepitelial

95 As TCR's respondem a uma variedade de moléculas e codificam para os cinco
 96 sabores básicos do paladar (azedo, salgado, doce, amargo e umami). Diferentemente do
 97 que a crença popular acreditava antigamente, não há um "mapa de sabores" onde uma
 98 única sensação gustativa possuía um local específico para ser sentido na língua. Dados
 99 moleculares e funcionais demonstraram que as cinco modalidades básicas do sabor estão
 100 distribuídas aleatoriamente em toda a área dorsal da língua, e em menor número no palato
 101 mole e epiglote. Assim, os gostos básicos podem ser percebidos em todas as regiões da
 102 língua, sem delimitações (ADLER et al., 2000; NELSON et. Al., 2001)

103 As TCR's são divididas em três subtipos básicos: Tipo I que são células suporte
 104 semelhante às células gliais; Tipo II são células receptoras que respondem a *inputs* doce,
 105 amargo e umami, mas não sinalizam diretamente para o nervo sensorial com
 106 neurotransmissores; e as do Tipo III que são células pré-sinápticas e liberam
 107 neurotransmissores que fazem sinapse diretamente no nervo sensorial, essas respondem
 108 aos sabores azedo e salgado. As substâncias que geram o gosto podem interagir sobre as
 109 células do Tipo II ou III (KAYA et al., 2004).

110 **Genética, fisiologia e características dos Sabores**

111 Pesquisas em neurobiologia molecular e bioquímica revelaram que a detecção do
 112 salgado e azedo são mediadas por meio de canais de íons diretamente (ionotrópicos)
 113 encontrados nas células Tipo III, enquanto a detecção de amargo, doce e umami envolvem
 114 receptores acoplados a proteína G esses seriam metabotrópicos encontrados nas células
 115 Tipo II. Além disso, deve-se notar que a cavidade oral apresenta também receptores
 116 somestésicos que respondem a textura (mecanoreceptores), temperatura (termoceptores)

117 e certas propriedades irritantes (nociceptores) dos alimentos. Os genes codificadores de
118 vários desses receptores foram identificados, e incluem a família dos genes Tas2r para
119 amargo, a família Tas1r para doce e umami e PKD2L1 e PKD1L para o sabor azedo
120 (ADLER et al., 2000).

121 A percepção do sabor azedo é muito útil para detectar alimentos com altas
122 concentrações de ácidos, indicando que estes podem estar estragados, apodrecidos,
123 fermentados ou até mesmo impedir a ingestão de frutas verdes, ajudando a controlar o
124 consumo desses alimentos que podem prejudicar e danificar tecidos devido à acidez ou
125 alterar o equilíbrio ácido-base. O gosto salgado tem importância na identificação de
126 alimentos ricos em sódio (Na⁺), uma vez que esse íon tem importância essencial na
127 regulação da pressão sanguínea, volume do plasma, sinalização celular e potencial de
128 ação. Já o gosto amargo é o sabor mais estudado e tem como principal função permitir
129 que os animais possam distinguir alimentos potencialmente tóxicos e nocivos, emitindo
130 uma resposta de rejeição (TÖRNWALL et al., 2012).

131 O gosto “umami”, que em japonês significa “deliciosos” ou “que tem gosto bom”,
132 é composto por L-glutamato, e aumenta e prolonga significativamente a palatabilidade
133 dos alimentos, intensificando e realçando o sabor. Esse sabor compartilha um receptor em
134 comum com o gosto doce, o T1R3. Porém, ao invés do receptor T1R3 formar um
135 heterodímero com a subunidade T1R2, como ocorre nas células que percebem o doce, é
136 formado com o receptor T1R1. Assim, a percepção do gosto umami ocorre pelas células
137 (Tipo II) que expressam os receptores T1R1 + T1R3 (genes Tasr1 + Tas1r3) como
138 heterodímeros. Conhecer os mecanismos associados ao gosto umami é essencial para
139 compreender o quanto essa modalidade gustativa pode influenciar na escolha de alimentos
140 na dieta e até mesmo aspectos comportamentais dos animais (LI et al., 2002; NELSON et
141 al., 2002).

142 Há uma infinidade de moléculas que evocam o gosto doce. Suas estruturas
143 moleculares são muito diferentes, variando de açúcares a aminoácidos e peptídeos, a
144 álcoois. A sensação que o gosto doce provoca é possivelmente a que mais causa a
145 sensação de prazer quando consumido. Notavelmente, mamíferos nasceram para aceitar
146 o gosto doce e para rejeitarmos o amargo, sendo esta característica inata para garantir a
147 sobrevivência. O objetivo principal dessa modalidade de gosto é identificar os alimentos

148 doces, que são naturalmente ricos em açúcares, os quais possuem alto valor calórico e
149 fornecem glicose que é o combustível essencial para o funcionamento e homeostase do
150 metabolismo energético em geral, principalmente para o cérebro (BRESLIN; SPECTOR,
151 2008).

152 A atração inata por alimentos gordurosos em mamíferos, levantou a possibilidade
153 da existência de uma nova modalidade de sabor que seria à percepção de lipídeos nos
154 alimentos. Por algum tempo acreditava-se que os lipídeos da dieta eram somente
155 detectados pela percepção da textura através do nervo trigêmeo, olfato retronasal e efeitos
156 pós-ingestivos. Na visão de comportamento alimentar e sobrevivência a percepção do
157 gosto da gordura tem o sentido de detectar alimentos de alto valor energético e selecionar
158 alimentos que contêm vitaminas lipossolúveis e ácidos graxos essenciais, essa detecção
159 teria uma importância fisiológica, uma vez que estimularia a fase cefálica, e assim
160 auxiliaria também na preparação do sistema digestivo para o metabolismo lipídico
161 (LAUGERETTE et al., 2007; KHAN; BESNARD, 2009).

162 **Diferenças na Ordem Carnívora ao sabor doce e umami**

163 A aquisição de certas preferências pode ocorrer muito cedo na vida, já durante a
164 gestação, e na lactação a composição do leite varia de acordo com a dieta da mãe, assim
165 os filhotes podem desenvolver certas preferências também neste estágio. As preferências
166 adquiridas refletem experiências de imitação e alimentação precoce (FERRELL, 1984;
167 PIERI et al., 2015).

168 Nos mamíferos, a percepção da doçura é iniciada quando os açúcares interagem
169 com as proteínas receptoras de sabor da família T1R expressas nas TRC's. Como descrito
170 anteriormente, a percepção do sabor doce é, em parte, dependente da expressão dos
171 receptores heterodímeros, T1R2 + T1R3 (expressos pelos genes *Tas1r2* e *Tas1r3*). Há
172 também evidências de que a percepção do sabor doce pode não se limitar apenas aos
173 mecanismos mediados pelo T1R. O Transportador de glicose 4 (GLUT4) e o
174 cotransportador de sódio-glicose (SGLT1) estão presentes em células gustativas que
175 expressam T1R3 e podem servir como mediadores do sabor doce. Enquanto a percepção
176 do sabor umami é dependente da expressão dos receptores heterodímeros T1R1 + T1R3
177 (expressos pelos genes *Tasr1* + *Tas1r3*). (BACHMANOV, 2011; JIANG et al., 2012)

178 Gatos domésticos e seus parentes silvestres são carnívoros obrigatórios, sendo a
179 dieta dos gatos selvagens composta de carne (proteína) e gordura (lipídeos) e menor
180 quantidade de carboidratos. Os canídeos embora sejam considerados carnívoros, podem
181 ter uma dieta onívora, como observado no habitat natural onde alimentam-se de pequenos
182 mamíferos e aves, também de insetos e frutas, por isso, são mais bem definidos como
183 sendo carnívoros não estritos (carnívoros facultativos). Esse comportamento alimentar de
184 ambas famílias é facilmente notado pela preferência alimentar do gato e cães domésticos
185 (BRADSHAW, 2006; FÉLIX et al., 2010). Então, o que torna cães e gatos tão diferentes
186 quanto a preferência e dieta alimentar?

187 Pseudogenes são formados por processos de duplicação e subsequente mutação de
188 uma sequência gênica, de modo que a cópia que sofreu mutação perde sua função. Assim,
189 como os receptores gustativos dependem dos genes para serem expressos, diversos
190 estudos têm procurado conciliar a presença de genes ou a pseudogenização para explicar
191 o comportamento alimentar de animais e humanos. A hipótese desses trabalhos seria de
192 que as mutações nos genes que codificam a expressão desses receptores, tornariam os
193 receptores disfuncionais, e assim permitiria aos animais perceber ou não os sabores
194 básicos (GERSTEIN; ZHENG, 2006).

195 Em cães domésticos, ratos, camundongos e seres humanos o gene *Tas1r2* e assim
196 o receptor T1R2 é funcional, permitindo a percepção do sabor doce. Gatos não apresentam
197 preferência aos alimentos com sabor doce. Em um teste de preferência de duas escolhas,
198 os gatos são incapazes de distinguir entre água pura e sacarose dissolvida em água
199 (CARPENTER, 1956; BEAUCHAMP et al., 1977). Estudos neurofisiológicos do nervo
200 facial demonstraram respostas a estímulos gustativos por salgado, amargo, azedo,
201 aminoácidos e nucleotídeos (WHITE; BOUDREAU, 1975; BOUDREAU, 1977).
202 Nenhuma resposta neural à sacarose e outros açúcares foram detectados em gatos
203 (BEIDLER et al., 1955). Em experimentos, foram identificados os genes *Tas1r2* e *Tas1r3*
204 nos gatos. O gene *Tas1r3* apresenta alta similaridade de sequência com genes *Tas1r3*
205 funcionais de outras espécies e é expresso em papilas gustativas. No entanto, o gene
206 *Tas1r2* é um pseudogene sem evidência de sua expressão nos gatos. Os genes *Tas1r2* de
207 três outras espécies da família Felidae, o tigre (*Panthera tigris*), o guepardo (*Acinonyx*
208 *jubatus*) e o leão asiático (*Panthera leo persica*) também são pseudogenes. Porque o gene
209 *Tas1r2* é um pseudogene não-expresso, o receptor heterogêneo T1R2 + 3 não pode

210 formar, o que explicaria as origens moleculares da não percepção do sabor doce em gatos
211 (BACHMANOV, 2011).

212 Essas mutações resultam em um receptor de sabor doce não funcional e explicam
213 a falta de atração por açúcares e outros adoçantes documentados pelo menos em algumas
214 espécies. Porém algumas espécies da ordem dos carnívoros parecem ser atraídas por
215 adoçantes naturais e artificiais. Assim, o sentido do paladar nos gatos é, portanto,
216 semelhante ao dos outros mamíferos, com exceção da insensibilidade aos adoçantes (LI
217 et al., 2009). (Tabela 1)

218 Recentemente, foi descoberto a partir do sequenciamento do genoma do panda
219 gigante que seu gene *Tas1r1* é inativado devido a duas mutações no exon 3 e exon 6,
220 respectivamente, assim foi sugerido que a pseudogenização do *Tas1r1* explica por que o
221 panda gigante não come carne (LI et al. 2010).

222 Tabela 1: Sensibilidade de alguns carnívoros a adoçantes variados

Família	Ailurus (Panda Vermelho) Herbívoro	Mustelidae (Furão) Carnívoro Oportunista	Viverridae (Gineta) Carnívoro Oportunista	Herpestidae (Suricate) Insetívoro	Herpestidae (Mangusto) Carnívoro	Canidae (Cão) Carnívoro oportunista	Felidae (Gato e Leão) Carnívoros estritos
Adoçante							
Sacarose	+	+	+	+	+	+/-	-
Maltose	+	+	+	+	+	-	-
Glucose	+	+	+	+	+	+/-	-
Frutose	-	+	-	-	+	+/-	-
Lactose	+	-	-	-	-	+/-	-
Galactose	+	-	-	-	-	-	-
Neotame	+	-	-	-	-	-	-
Sucralose	+	-	-	-	-	-	-
Sacarina	-	-	-	-	-	-	-
Aspartame	+	-	-	-	-	-	-
Acesulfame-K	-	-	-	-	-	-	-
Ciclamato-Na	-	-	-	-	-	-	-

223 Adaptado de: LI, 2009

224 **Gatos e Pandas Gigantes: dois extremos de uma mesma ordem**

225 Embora seja geralmente aceito que o panda gigante (*Ailuropoda melanoleuca*)
226 seja um membro da ordem Carnivora, há muito se discute se deve ser classificado com
227 ursos, guaxinins ou como um único membro de sua própria família. Em sua posição
228 filogenética, baseado em evidências moleculares, está mais próximo a família Ursidae
229 (Ursos) do que os Procyonidae (guaxinins) e Ailuridae (panda vermelho). Notavelmente,
230 em contraste com todos os outros ursos, o panda gigante é herbívoro, com 99% de sua
231 dieta sendo de bambu, o restantes 1% incluem mel, ovos, peixe, inhame, folhas de
232 arbustos, laranjas e bananas, quando disponíveis. Apesar de serem herbívoros, a
233 distribuição, estrutura e morfologia das papilas gustativas são mais semelhantes às dos
234 carnívoros do que os herbívoros (ZHAO et al., 2010).

235 Para se adaptar à sua fonte de alimento altamente especializada, o panda gigante
236 desenvolveu um conjunto de características morfológicas exclusivas, incluindo
237 mandíbulas e dentes poderosos e um sesamoide radial aumentado que funciona como um
238 polegar para segurar o bambu (LI, 1986). O panda gigante apresenta o trato
239 gastrointestinal (TGI) relativamente curto como a maioria dos carnívoros e não apresenta
240 compartimentos especializados, como ceco ou cólon desenvolvido, necessários para
241 fermentação do alimento fibroso, sua capacidade de digerir e utilizar nutrientes do bambu
242 é consideravelmente reduzida (digestibilidade da matéria seca varia de 6,9 a 19,6%), além
243 disso a taxa de passagem do alimento é rápida (6-12h). Os bambus têm energia
244 relativamente baixas em comparação com carne e frutas, os pandas gigantes devem
245 consumir grandes quantidades de bambu para atender às suas necessidades diárias de
246 energia (6-15% do peso corporal, cerca de 12,5 Kg de bambu fresco diariamente) e gastar
247 50-60% do tempo de forrageamento, ou seja, até 14h diária (LI, 1986; JOHNSON et al.,
248 1988)

249 A capacidade de selecionar partes de plantas com o maior valor calórico foi
250 proposta como resultado da percepção do sabor doce nos pandas, em contraste a falta da
251 percepção do sabor umami, de tal forma que espécies de plantas ou partes de plantas
252 contendo maiores níveis de açúcares biodisponíveis são mais desejáveis para esse animal.
253 De fato, estudos sugerem que a seleção dietética do colmo (caule) do bambu na primavera
254 permite que os pandas aproveitem a maior biomassa disponível no colmo quando ele tem

255 a maior concentração de amido e açúcares estocados e menor conteúdo de fibras.
256 Mudanças sazonais nos carboidratos não-estruturais também podem ajudar a explicar as
257 preferências de partes das plantas. Dentro das células vegetais, os açúcares livres são
258 produzidos fotossinteticamente para sustentar o crescimento das plantas. Quando a
259 capacidade fotossintética excede as necessidades da planta, os açúcares não utilizados são
260 armazenados como amido, frutanos ou sacarose em plastídios e vacúolos de células do
261 parênquima. Foi observado que a dieta baseada em plantas levou os pandas a uma
262 percepção do sabor doce totalmente funcional, que está ausente em alguns carnívoros.
263 Estudos experimentais sugeriram que a frutose e a sacarose eram adoçantes potentes e
264 fortemente preferidos pelos pandas, mesmo em baixas concentrações (JIANG, et al.
265 2004).

266 O gato doméstico (*Felis silvestres catus*) em sua filogenia é derivado do gato
267 silvestres africano (*Felis silvestres libyca*) e herdou os hábitos alimentares do mesmo.
268 Dados de hábitos alimentares de gatos selvagens combinados com dados de composição
269 das presas consumidas revelaram uma dieta típica contendo 52% de proteína, 46% de
270 gordura e 2% de carboidratos em uma base de energia metabolizável (PLANTINGA et
271 al., 2011). Esses hábitos alimentares levaram a necessidades nutricionais específicas e
272 únicas. Em gatos, os requerimentos dietéticos para proteína, arginina, taurina, metionina
273 e cistina, ácido araquidônico, niacina, piridoxina, vitamina A e vitamina D são maiores
274 do que para onívoros devido a diferenças metabólicas. Como consequência a adesão de
275 dieta muito especializada, foi necessário uma série de adaptações fisiológicas e
276 metabólicas específicas (MACDONALD et al., 1984; VERBRUGGHE; BAKOVIC,
277 2013).

278 Alguns autores relataram que atividade de glicoquinase hepática (ativada quando
279 o fígado recebe elevada carga de glicose) é mínima a ausente em gatos, o que mostra a
280 baixa captação de glicose pelo fígado. Em contraste, os cães têm atividades mais altas de
281 glicoquinase, semelhantes aos onívoros, o que os torna metabolicamente mais adaptados
282 à absorção e utilização de glicose que os felinos (BALLARD, 1965; TANAKA et al.,
283 2005; HISKETT et al., 2009). Além disso, os gatos também têm atividade mínima de
284 glicogênio sintetase hepática (enzima responsável pela conversão de glicose em
285 glicogênio para armazenamento no fígado). Já a atividade da enzima hexoquinase (ativada
286 quando o fígado recebe baixas cargas de glicose) é baixa nos felinos. Ela promovendo a

287 glicólise e fornecimento de energia. A baixa ou ausência de atividade das enzimas
288 glicoquinase e da glicogênio sintetase hepática em gatos, mostram que não há adaptação
289 a regulação do metabolismo quando a dieta contém grandes quantidades de carboidratos.
290 A provável razão para a baixa atividade dessas enzimas hepáticas, pode estar relacionada
291 a um metabolismo que usa aminoácidos glicogênicos e gordura em vez de amido, em sua
292 dieta energética. Como resultado, os gatos têm capacidade limitada para minimizar
293 rapidamente a hiperglicemia a partir de uma grande carga dietética de glicose. Assim, os
294 gatos apresentam padrão diferente de gliconeogênese, ou seja, o metabolismo hepático
295 utiliza aminoácidos da dieta para transformar em glicose para manutenção da glicemia.
296 Portanto, o metabolismo gliconeogênico dessa espécie exige elevada necessidade de
297 proteína na dieta, pois a gliconeogênese a partir de proteínas ocorre continuamente,
298 mesmo em condições onde o organismo apresenta balanço energético negativo ou nível
299 reduzido de proteína na dieta (ZORAN, 2002).

300 **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

301 O sentido do paladar desempenha um papel importante nas decisões diárias que
302 um animal toma: ingerir uma substância ou rejeitá-la. Esse comportamento complexo e
303 exigente tem sido submetido à seleção natural, consistindo, pelo menos em parte, numa
304 interação dinâmica entre a seleção de alimentos, a qualidade dos nutrientes e a
305 especificidade dos receptores gustativos que acabam avaliando o consumo alimentar.

306 Os dados apresentados nesta revisão mostram que os sabores têm uma arquitetura
307 genética complexa. Variação dos genes receptores de sabor contribuem para diferenças
308 na percepção do sabor doce dentro e entre as espécies. O avanço genômico contínuo dos
309 estudos na área de genética dos sabores têm fornecido melhor compreensão dos
310 mecanismos da gustação, bem como do comportamento alimentar de animais e humanos.
311 Mas tem se mostrado muito mais complexo do que se esperava.

312 O estudo dos genes e pseudogenes têm auxiliado a entender o comportamento
313 alimentar. Assim como as modalidades gustativas, a capacidade dos animais de
314 identificarem diferentes tipos de odores existentes serve de grande ajuda para na
315 sobrevivência e identificação de fontes de comida, percepção de feromônios
316 (reprodução), presença da caça ou do caçador.

317 **REFERÊNCIAS:**

- 318 • ADLER, Elliot et al. A novel family of mammalian taste receptors. **Cell**, v. 100,
319 n. 6, p. 693-702, 2000.
- 320 • BACHMANOV, Alexander A. et al. Genetics of sweet taste preferences. **Flavour**
321 **and fragrance journal**, v. 26, n. 4, p. 286-294, 2011.
- 322 • BALLARD, F. J. Glucose utilization in mammalian liver. **Comparative**
323 **Biochemistry and Physiology**, v. 14, n. 3, p. 437-443, 1965.
- 324 • BEAUCHAMP, Gary K.; MALLER, Owen; ROGERS, John G. Flavor
325 preferences in cats (*Felis catus* and *Panthera* sp.). **Journal of Comparative and**
326 **Physiological Psychology**, v. 91, n. 5, p. 1118, 1977.
- 327 • BEIDLER, Lloyd M.; FISHMAN, I. Y.; HARDIMAN, C. W. Species differences
328 in taste responses. **American Journal of Physiology-Legacy Content**, v. 181, n.
329 2, p. 235-239, 1955.
- 330 • BOUDREAU, J. C. Chemical stimulus determinants of cat neural taste responses
331 to meats. **Journal of the American Oil Chemists' Society**, v. 54, n. 10, p. 464-
332 466, 1977.
- 333 • BRADSHAW, John WS. The evolutionary basis for the feeding behavior of
334 domestic dogs (*Canis familiaris*) and cats (*Felis catus*). **The Journal of nutrition**,
335 v. 136, n. 7, p. 1927S-1931S, 2006.
- 336 • BRESLIN, P. AS; SPECTOR. Alan C. Mammalian taste perception. **Current**
337 **Biology**, v. 18, n. 4, p. 148-155, 2008.
- 338 • CARPENTER, J. A. Species differences in taste preferences./. *comp. physiol.*
339 **Psychol.**, 1956, 49, 139, v. 144, 1956.
- 340 • DALY, Kristian et al. Expression of sweet receptor components in equine small
341 intestine: relevance to intestinal glucose transport. **American Journal of**
342 **Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology**, v. 303, n. 2,
343 p. R199-R208, 2012.
- 344 • EL-BABLY, S. H. et al. Morph-metrical studies on the tongue (Lingua) of the
345 adult Egyptian domestic cats (*Felis domestica*). **International Journal of**
346 **Veterinary Science**, v. 4, n. 2, p. 69-74, 2015.

- 347 • FÉLIX, A. P.; OLIVEIRA, S. G.; MAIORKA, A. Fatores que interferem no
348 consumo de alimentos em cães e gatos. **VIEIRA, SL Consumo e preferência**
349 **alimentar de animais domésticos. Londrina**, p. 162-199, 2010.
- 350 • FENG, Ping; ZHAO, HuaBin. Complex evolutionary history of the vertebrate
351 sweet/umami taste receptor genes. **Chinese Science Bulletin**, v. 58, n. 18, p. 2198-
352 2204, 2013.
- 353 • FERRELL, Fay. Taste bud morphology in the fetal and neonatal dog.
354 **Neuroscience & Biobehavioral Reviews**, v. 8, n. 2, p. 175-183, 1984.
- 355 • GERSTEIN, Mark; ZHENG, Deyou. The real life of pseudogenes. **Scientific**
356 **American**, v. 295, n. 2, p. 48-55, 2006.
- 357 • HISKETT, Erin K. et al. Lack of glucokinase regulatory protein expression may
358 contribute to low glucokinase activity in feline liver. **Veterinary research**
359 **communications**, v. 33, n. 3, p. 227-240, 2009.
- 360 • HÖFER, D.; PÜSCHEL, B.; DRENCKHAHN, D. Taste receptor-like cells in the
361 rat gut identified by expression of alpha-gustducin. **Proceedings of the National**
362 **Academy of Sciences**, v. 93, n. 13, p. 6631-6634, 1996.
- 363 • JIANG, Peihua et al. The bamboo-eating giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*)
364 has a sweet tooth: behavioral and molecular responses to compounds that taste
365 sweet to humans. **PLoS One**, v. 9, n. 3, p. e93043, 2014. – Regulatory, 286, R649-
366 R658, 2004.
- 367 • JIANG, Peihua et al. Major taste loss in carnivorous mammals. **Proceedings of**
368 **the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 13, p. 4956-4961, 2012.
- 369 • JOHNSON, Kenneth G.; SCHALLER, George B.; JINCHU, Hu. Comparative
370 behavior of red and giant pandas in the Wolong Reserve, China. **Journal of**
371 **Mammalogy**, v. 69, n. 3, p. 552-564, 1988.
- 372 • KAYA, Namik et al. A paracrine signaling role for serotonin in rat taste buds:
373 expression and localization of serotonin receptor subtypes. **American Journal of**
374 **Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology**, v. 286, n. 4,
375 p. R649-R658, 2004.
- 376 • KHAN, Naim Akhtar; BESNARD, Philippe. Oro-sensory perception of dietary
377 lipids: new insights into the fat taste transduction. **Biochimica et Biophysica Acta**
378 **(BBA)-Molecular and Cell Biology of Lipids**, v. 1791, n. 3, p. 149-155, 2009.

- 379 • KOPPEL, Kadri. Sensory analysis of pet foods. **Journal of the Science of Food**
380 **and Agriculture**, v. 94, n. 11, p. 2148-2153, 2014.
- 381 • LAUGERETTE, Fabienne et al. Do we taste fat?. **Biochimie**, v. 89, n. 2, p.
382 265269, 2007.
- 383 • LI, Y. Morphology of the giant panda: systematic anatomy and
384 organhistology. **Science Press**, Beijing, China, 1986
- 385 • LI, Xia et al. Analyses of sweet receptor gene (Tas1r2) and preference for sweet
386 stimuli in species of Carnivora. **Journal of Heredity**, v. 100, n. suppl_1, p.
387 S90S100, 2009.
- 388 • MACDONALD, M. L.; ROGERS, Q. R.; MORRIS, J. G. Nutrition of the
389 domestic cat, a mammalian carnivore. **Annual review of nutrition**, v. 4, n. 1, p.
390 521-562, 1984.
- 391 • MORAN, Andrew W. et al. Expression of Na⁺/glucose co-transporter 1 (SGLT1)
392 is enhanced by supplementation of the diet of weaning piglets with artificial
393 sweeteners. **British Journal of Nutrition**, v. 104, n. 5, p. 637-646, 2010.
- 394 • NELSON, Greg et al. Mammalian sweet taste receptors. **Cell**, v. 106, n. 3, p.
395 381-390, 2001.
- 396 • NELSON, Greg et al. An amino-acid taste receptor. **Nature**, v. 416, n. 6877, p.
397 199, 2002.
- 398 • PIERI, Naira Caroline Godoy et al. Comparative development of embryonic age
399 by organogenesis in domestic dogs and cats. **Reproduction in domestic animals**,
400 v. 50, n. 4, p. 625-631, 2015.
- 401 • PIZZATO, Diogo Almeida; DOMINGUES, José Luiz. Palatabilidade de
402 alimentos para cães. **Revista Eletrônica Nutritime**, v. 5, n. 2, p. 504-511, 2008.
- 403 • PLANTINGA, Esther A.; BOSCH, Guido; HENDRIKS, Wouter H. Estimation of
404 the dietary nutrient profile of free-roaming feral cats: possible implications for
405 nutrition of domestic cats. **British journal of nutrition**, v. 106, n. S1, p.
406 S35-S48, 2011.
- 407 • SAAD, F.M.O.B., SAAD, C.E.P. **História Evolutiva da Alimentação de Cães e**
408 **Gatos**. 1. ed. Lavras: Editora UFLA, 2004. v. único. 44 p.
- 409 • SMALL, Dana M. Flavor is in the brain. **Physiology & behavior**, v. 107, n. 4, p.
410 540-552, 2012.

- 411 • TANAKA, A. et al. Comparison of expression of glucokinase gene and activities
412 of enzymes related to glucose metabolism in livers between dog and cat.
413 **Veterinary research communications**, v. 29, n. 6, p. 477-485, 2005
- 414 • TÖRNWALL, Outi et al. Genetic contribution to sour taste preference. **Appetite**,
415 v. 58, n. 2, p. 687-694, 2012.
- 416 • VERBRUGGHE, Adronie; BAKOVIC, Marica. Peculiarities of one-carbon
417 metabolism in the strict carnivorous cat and the role in feline hepatic lipidosis.
418 **Nutrients**, v. 5, n. 7, p. 2811-2835, 2013.
- 419 • WHITE, Thomas D.; BOUDREAU, James C. Taste preferences of the cat for
420 neurophysiologically active compounds. **Physiological Psychology**, v. 3, n. 4, p.
421 405-410, 1975.
- 422 • ZHAO, H. et al . Pseudogenization of the umami taste receptor gene *Tas1r1* in the
423 giant panda coincided with its dietary switch to bamboo. **Molecular Biology and**
424 **Evolution**, 2010, Dec; 27(12): 2669-2673
- 425 • ZORAN, Debra L. The carnivore connection to nutrition in cats. **Journal of the**
426 **American Veterinary Medical Association**, v. 221, n. 11, p. 1559-1567, 2002

