



Factsheet

Sensorische aspecten van zoet

Smaak, reuk, gehoor, zicht en tast zijn de zintuigen die het meest besproken zijn in de mens. Eén van die zintuigen, smaak, stelt ons in staat voedsel te beoordelen op geschiktheid voor consumptie. Zo wijst een zoete smaak op energetische waarde, terwijl een bittere smaak waarschuwt voor potentieel giftige stoffen. Smaaksensatie heeft ook nog een andere functie bij mensen. Deze zorgt namelijk voor genot. Een zoete smaak van eten en drinken draagt bij aan dit genot. Suiker is één van de bekendste zoetstoffen, maar is niet de enige die een zoete smaak teweeg brengt. Ook kunstmatige zoetstoffen en zelfs sommige eiwitten smaken zoet. Naast smaak hebben ook het reukorgaan, het oog, het gehoororgaan en de tastzin een essentiële functie bij het proeven van eten en drinken.

Op basis van resultaten van wetenschappelijke onderzoeken geeft Kenniscentrum suiker & voeding de stand van wetenschap weer omtrent de rol van suiker in onze voeding en het effect op gezondheid. In deze factsheet gaan we specifiek in op de sensorische aspecten van zoet.

Sensoriek

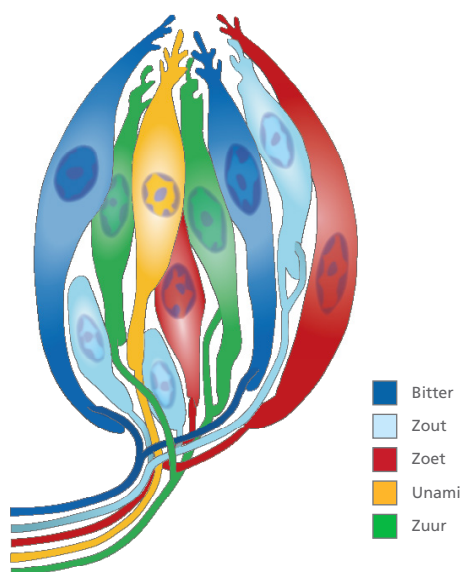
Alleen wanneer smaak en geur samenkomen in de *insula anterior* (een deel van de primaire smaakcortex) in de hersenen, treedt er een volledige sensorische gewaarwording op. De sensatie van smaak of geur apart levert niet hetzelfde resultaat. Deze samensmelting van geur en smaak is derhalve uniek voor de zintuiglijke waarneming¹. Naast smaak en geur, dragen ook andere factoren, zoals textuur en context, bij aan de perceptie van eten en drinken.

Smaak

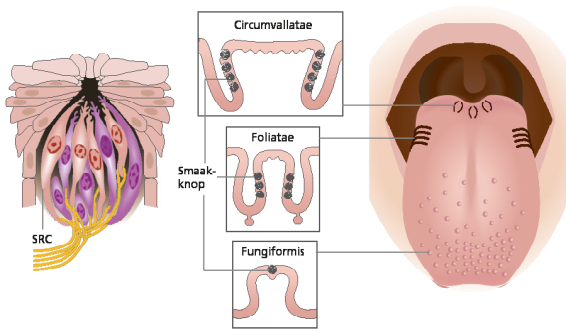
Zoet is één van de vijf basissmaken die wordt gedetecteerd in de mond door zogenaamde *smaakreceptorcellen*. Deze cellen bevinden zich met name op de tong en het zachte gedeelte van het gehemelte². Naast zoet zijn zuur, zout, bitter en umami de overige basissmaken en worden net als zoet waargenomen door deze smaakreceptorcellen. Elke smaakreceptorcel kan maar één basissmaak

waarnemen³ (figuur 1). Zo'n 50-100 smaakreceptorcellen vormen één smaakknop en zijn genesteld in groeven en uitstulpingen op de tong, ook wel *papillen* genoemd. Er zijn drie soorten papillen, *circumvallatae*, *foliatae* en *fungiformis*, die zich op respectievelijk de achterkant, zijkant en voorkant van de tong bevinden (figuur 2). Elke smaakknop bevat smaakreceptorcellen voor alle basissmaken (i.e. zoet, zuur, zout, bitter en umami), zodat iedere smaak overal op de tong kan worden waargenomen (figuur 3). Deze theorie vervangt de verouderde *tongue map* theorie, die ervan uitging dat elke smaak verbonden is met een bepaalde plaats op de tong (voorkant, zijkant, achterkant)^{2,3}.

Smaakstoffen worden opgelost in speeksel en vinden op deze manier hun weg naar de smaakreceptorcellen⁴. Ze binden zich vervolgens aan de smaakreceptorcellen die sensorische zenuwcellen activeren, die op hun beurt informatie doorgeven aan de smaakgebieden in het voorste gedeelte van de hersenen. De hersenen verwerken deze informatie, en samen met andere sensorische informatie, zoals reuk, textuur en temperatuur, vormt het de totale smaakgewaarwording^{5,6}.



Figuur 1. Elke smaakknop bevat 50-100 smaakreceptorcellen, die specifiek zijn voor één basissmaak².



Figuur 2. Links: smaakknop, bestaat uit 50-150 smaakreceptorcellen (SRC). Midden: drie soorten papillen (circumvallatae, foliatae, fungiformis) waar de smaakknoppen zich bevinden. Rechts: circumvallatae papillen bevinden zich achteraan op de tong en bevatten duizenden smaakknoppen; foliatae papillen bevinden zich aan weerskanten van de tong en bevatten tientallen tot honderden smaakknoppen; fungiformis papillen bevinden zich op het voorste deel van de tong en bevatten één tot een paar smaakknoppen².



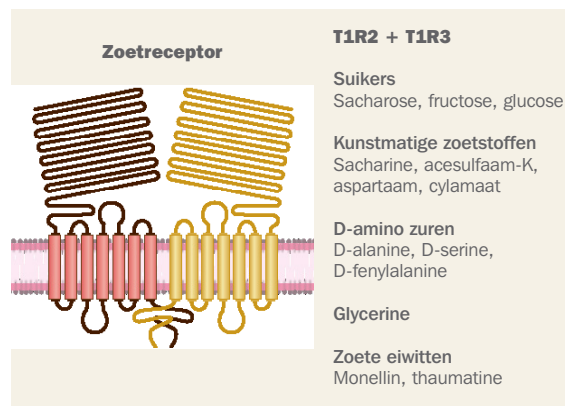
Figuur 3. Uit recente onderzoeksgegevens blijkt dat de vijf basissmaken overall op de tong kunnen worden waargenomen².

Zoetreceptor

Suiker (sacharose) en andere zoete smaakstoffen worden in de mond waargenomen door de zogenaamde *zoetereceptor*, die zich op het oppervlak van de smaakreceptorcel bevindt, en bestaat uit een eiwitcomplex van twee eiwitten, namelijk T1R2 en T1R3. Zoete stoffen hechten zich aan de receptor, waarna deze geactiveerd wordt³. De zoetereceptor herkent niet alleen mono- en disacchariden, zoals sacharose, fructose, galactose, glucose, lactose en maltose, maar ook een breed spectrum aan kunstmatige zoetstoffen als acesulfaam K, aspartaam, cyclamaat, dulcine, sacharine en sucralose, D-aminozuren (rechtsdraaiende aminozuren) en zelfs sommige eiwitten^{3,7} (figuur 4).

Deze stoffen hechten zich niet allemaal aan dezelfde plek op de receptor. Natuurlijke en kunstmatige zoetstoffen hechten zich aan zowel T1R2 als T1R3, terwijl dipeptide-zoetstoffen als aspartaam en neotaam zich alleen aan T1R2 hechten⁸. Een verschil in waarneming tussen zoete stoffen kan dus verklaard worden door de manier van binding aan de zoetereceptor of de interactie met andere

smaakreceptoren. Sacharine bijvoorbeeld, activeert in sommige mensen ook bitterreceptoren en verklaart de bittere smaak van deze zoetstof⁹. De zoetereceptor functioneert als zoetdetector niet alleen in de mond, maar wordt ook aangetroffen in de darmwand. De zoetereceptor speelt hier mogelijk een rol in hormonale regulatie van de glucosehomeostase⁶. Opmerkelijk is dat de voorkeur voor een basissmaak zoals zoet, niet wordt bepaald door de smaakreceptor zelf, maar door de smaakreceptorcel waar de receptor zich op bevindt. Zo liet een studie bij muizen zien dat, wanneer de zoetereceptor van een zoet-waarnemende smaakreceptorcel wordt vervangen door een bitterreceptor, bitter wordt waargenomen als zoet¹⁰.

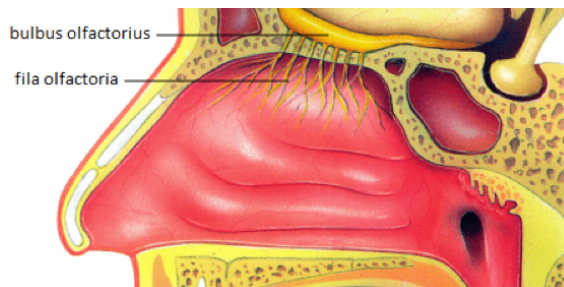


Figuur 4. De smaakreceptor voor zoet bestaat uit twee eiwitten, T1R2 en T1R3 en reageert op suikers, kunstmatige zoetstoffen, D-aminozuren, glycerine en sommige zoete eiwitten³.

Geur

Naast de smaak die waargenomen wordt in de mond, heeft het reukorgaan een essentiële functie bij het proeven van eten en drinken. Het reukorgaan neemt namelijk geurstoffen waar, die via de neus of mondholte het neusslijmvlies bereiken. Deze geurwaarneming vindt plaats op het reukepitheel, dat zich bevindt aan de binnenkant van de neus (figuur 5). Dit epitheel bestaat voornamelijk uit zenuwcellen bedekt met een slijmlaag. Geurstoffen lossen op in de slijmlaag en binden zich aan zogenaamde *olfactory binding proteins*, voordat ze de uitlopers van de zenuwcellen, ofwel *fila olfactoria*, kunnen stimuleren. Enerzijds bereiken de geurstoffen het epitheel door inademen van lucht, dit wordt orthonasale stimulatie genoemd. Anderzijds kunnen geurstoffen uit eten en drinken via de mondholte het reukepitheel bereiken, dit wordt retronasale stimulatie genoemd. Geurreceptoren sturen vervolgens signalen via de *bulbus olfactorius* door naar de primaire reukcortex in de hersenen. Naast prikkeling van de geurreceptoren, zorgen geurstoffen ook voor prikkeling van somatosensorische receptoren,

die waarnemingen als warm, koud, irriterend en scherp registreren in de luchtwegen^{11,12}.



Figuur 5. Het menselijke reukzintuig¹¹.

Textuur

Textuur wordt ervaren als een combinatie van meerdere zintuigen, waarvan de belangrijkste tast en druk zijn. Voorbeelden van termen die de textuur van voedsel beschrijven zijn viscositeit (i.e. stroperigheid), krokantheid, smeugigheid, vetzigheid en korreligheid¹³. Het is bijvoorbeeld bekend dat viscositeit effect heeft op de zoetheidsperceptie. Hoe hoger de viscositeit van een oplossing, des te lager de gevoeligheid voor de waarneming van sacharose¹⁴. Ook de matrix waarin sacharose is opgelost heeft effect op de perceptie van zoetheid. Een winegum lijkt bijvoorbeeld minder zoet dan frisdrank, omdat sacharose minder gemakkelijk vrijkomt uit de gelmatrix van een winegum en dus minder snel de zoetreceptoren bereikt^{15,16}. Textuur wordt overigens niet alleen in de mond waargenomen, maar ook zicht, geluid en temperatuur dragen bij aan de perceptie van textuur van voedingsmiddelen.

Zicht

Producten worden meestal eerst met het oog waargenomen. Hoewel het uiterlijk van een voedingsmiddel niet intrinsiek is aan de smaak zelf, kan de smaakperceptie van een product wel door het uiterlijk beïnvloed worden. Sommige felle kleuren kunnen bijvoorbeeld een zoete smaak versterken. Dit is onderzocht door Maga, die vond dat de toevoeging van een groene kleur aan een waterige oplossing de zoetheidsperceptie verhoogde. De toevoeging van een gele kleur verlaagde juist de waargenomen zoetheid van het drankje¹⁷. Johnson and Clydesdale vonden dat proefpersonen de aanwezigheid van sacharose gemakkelijker waarnemen in een rood gekleurde zoete oplossing in vergelijking met een kleurloze oplossing die evenveel sacharose bevat¹⁸.

Geluid

Geluid kan ook een rol spelen in de perceptie van voedingsmiddelen. Denk bijvoorbeeld aan het

knappende geluid bij het eten van chips of een appel. Uit onderzoek bleek dat chips verser werd beoordeeld wanneer het geluid tijdens doorbijten versterkt werd¹⁹.

Temperatuur

Een andere sensorische eigenschap van een voedingsmiddel is temperatuur. Dit wordt toegeschreven aan de tastzin. Temperatuur wordt waargenomen via thermoreceptoren, die gelegen zijn in de huid en slijmvlies. Deze receptoren bevinden zich ook in en rond de mond. De temperatuur van voedingsmiddelen heeft effect op de waarneming van zoet. Gesmolten ijs smaakt bijvoorbeeld zoeter dan bevroren ijs. Dit wordt veroorzaakt door een hogere smaakrespons voor zoete stoffen vanaf 15°C en is maximaal bij 35°C²⁰. Sterker nog, bij ongeveer de helft van de mensen geeft het afkoelen of verwarmen van de tong op zich al een smaaksensatie, verwarming van de tong induceert een zoete smaak, afkoeling geeft een zure of zoute smaak²¹.

Context

Sensorische sensaties worden ook krachtig beïnvloed door de context waarin voedsel aangeboden wordt. Zo bleek in een onderzoek dat een pudding in een aantrekkelijke verpakking beter smaakte dan een pudding met een simpele, saaie verpakking²². Een andere studie liet zien dat eenzelfde maaltijd beter beoordeeld werd in een restaurant dan in een studentenmensa²³.

Zoetkracht

Suikers

Sacharose wordt nog steeds beschouwd als 'de gouden standaard' voor zoet²⁴. De zoetkracht van andere suikers en zoetstoffen wordt vaak uitgedrukt ten opzichte van de zoetkracht van sacharose, die een referentiewaarde heeft van 1²⁴. Zo is fructose met een relatieve zoetkracht van 1.2-1.8 zoeter dan sacharose. Glucose en lactose hebben een relatieve zoetkracht van respectievelijk 0.6 en 0.4 en zijn dus beiden minder zoet dan suiker (tabel 1)²⁴.

Extensieve zoetstoffen

Polyolen worden ook wel extensieve zoetstoffen genoemd en zijn afgeleid van suikers. Ze zijn meestal minder zoet dan sacharose en leveren minder energie per hoeveelheid, namelijk 2.4 kcal per gram. Alleen erythritol levert 0.2 kcal per gram (tabel 1). In levensmiddelen worden ze gebruikt als zoetstof, en als vulmiddel voor volume^{25,26}. Ten opzichte van suikers zijn polyolen niet cariogeen, maar worden door het lichaam

slecht opgenomen of onvolledig verteerd, waardoor ze een laxerende werking hebben²⁷. De toepasbaarheid in levensmiddelen is hierdoor beperkt.

Intensieve zoetstoffen

Intensieve zoetstoffen zijn vele malen zoeter dan sacharose. Aspartaam bijvoorbeeld, heeft een relatieve zoetkracht van 200 en neotaam is zelfs 8000 maal zoeter dan sacharose^{24,28}. De zoetheid van de intensieve zoetstoffen is overigens niet gerelateerd aan de calorische waarde, ze leveren geen of een

Tabel 1. Zoetkracht van verschillende suikers, extensieve en intensieve zoetstoffen ten opzichte van sacharose²⁴.

	Relatieve zoetheid (sacharose = 1)	Calorische waarde (kcal/g)
Suikers		
Sacharose	1	4
Glucose	0.6	4
Fructose	1.2-1.8	4
Lactose ³¹	0.4	4
Extensieve zoetstoffen (polyolen)²⁶		
Erithritol	0.6-0.8	0.2
Isomalt	0.5	2.4
Lactitol	0.5	2.4
Maltitol	1	2.4
Mannitol	0.7	2.4
Sorbitol	0.5-1	2.4
Xylitol	1	2.4
Intensieve zoetstoffen (5% oplossing)		
Aspartaam	200	4*
Cyclamaat	35	0
Neotaam	8000	0
Sacharine	400	0
Stevioside (Stevia)	70-300	0

*De calorische waarde van aspartaam in het eindproduct is verwaarloosbaar, vanwege de lage hoeveelheid die nodig is om de gewenste zoetheid te bereiken.

verwaarloosbare hoeveelheid energie (tabel 1). Ten opzicht van sacharose hebben intensieve zoetstoffen vaak een bittere of metaalachtige bijmaak^{29,30}, leveren geen volume, of zijn instabiel tijdens verhitten of opslag van producten²⁷. Daarom wordt er vaak een mengsel van zoetstoffen gebruikt, of wordt suiker niet volledig, maar deels vervangen door zoetstoffen.

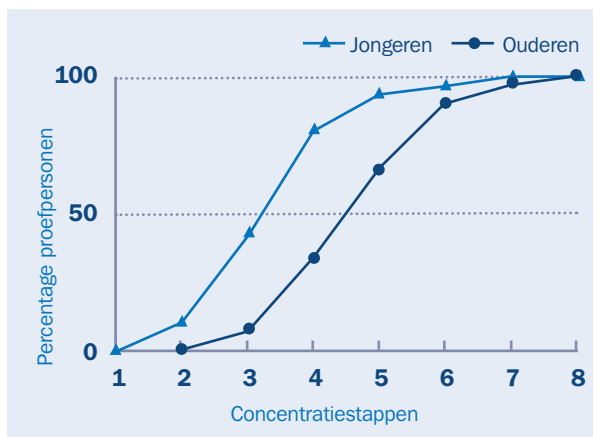
Zoete smaakervaring

Tijd-intensiteit

Ongeveer een halve seconde na inname van een sacharose-oplossing (9%) wordt de zoetheid waarneembaar in de mond. Na zo'n 3 seconden wordt de zoetheid als meest intens ervaren, waarna de intensiteit afneemt totdat de sacharose niet meer wordt waargenomen (\pm 33 seconden). Een tijd-intensiteitscurve verschilt per zoetstof en is afhankelijk van de concentratie van de oplossing. De curve van sacharose wordt vaak als uitgangspunt genomen. In voedingsmiddelen is het over het algemeen gewenst om de zoetheid snel waar te nemen, maar de zoete smaak moet net als bij sacharose, niet te lang aanhouden in de mond³²⁻³⁴. De zoete smaak van intensieve zoetstoffen zoals thaumatine is vaak langer proefbaar dan die van sacharose, hetgeen veelal ongewenst is, omdat het de opeenvolging van smaken in een product verstoort.

Detectie- en herkenningdrempel

Smaakstoffen hebben een zogenaamde *detectiedrempel*, dit is de hoeveelheid waarbij de smaakstof herkend wordt als zijnde verschillend van water. De *herkenningdrempel* van smaakstoffen is de hoeveelheid smaakstof in een oplossing waarbij de smaak als zodanig te herkennen is. De detectiedrempel (het proeven van 'iets') voor sacharose varieert per persoon, maar kwam in een onderzoek van Fukunaga et al. uit op gemiddeld 5.8 gram/liter voor jongeren (18-29 jaar) en 15.4 gram/liter voor ouderen (65-85 jaar). De gemiddelde herkenningdrempel (het proeven van zoet) was 15.1 gram/liter voor jongeren en 37.7 gram/liter voor ouderen (figuur 6). Een mogelijke verklaring voor dit verschil tussen jong en oud is dat smaakreceptorcellen van ouderen minder snel vernieuwen, hetgeen resulteert in de achteruitgang van de smaakrespons³⁵.



Figuur 6. Ouderen (65-85 jaar) hebben een hogere herkenningsdrempel voor sacharose dan jongeren (18-29 jaar)³⁵.

Optimale zoetheid

Vanaf de herkenningdrempel gaat de aangenaamheid omhoog bij hogere concentraties sacharose totdat de hedonisch optimale sacharoseconcentratie (de concentratie die ervaren wordt als 'het lekkerst') bereikt is. Deze concentratie is verschillend per persoon, leeftijd en product, maar ligt voor vloeibare producten over het algemeen tussen 8-10 gewichtsprocent bij volwassenen³⁶. Een studie van Drewnowski *et al.* liet zien dat bij een gelijke sacharoseconcentratie, vloeibare producten zoeter worden ervaren dan vaste producten. Desondanks was de hedonisch optimale sacharoseconcentratie hetzelfde bij vloeibare en vaste producten³⁷. Kinderen geven de voorkeur aan hogere concentraties sacharose, dan adolescenten en volwassenen. Vooral bij volwassenen gaat de aangenaamheid omlaag naarmate de concentratie sacharose hoger is dan de hedonisch optimale concentratie³⁸. Individuele verschillen in de gewaarwording van optimale zoetheid zijn mogelijk het resultaat van eerdere ervaring. Zo blijkt uit onderzoek dat kinderen tussen de 6 en 10 jaar, een hogere concentratie sacharose-oplossing prefereren wanneer ze als zuigelingen regelmatig zoet water toegediend hadden gekregen³⁹. Over het algemeen hebben kinderen (6-12 jaar) en bejaarden (65+) een hogere optimale zoetheid dan jongvolwassenen (19-34 jaar)⁴⁰.

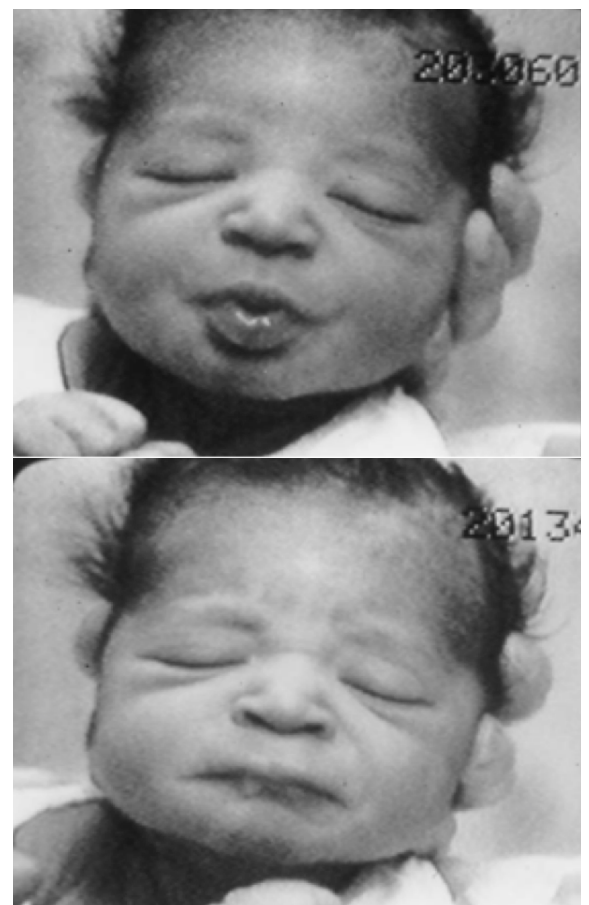
Zoete smaak van jong tot oud

Aangeboren voorkeur voor zoet

Al in de baarmoeder wordt de vrucht door de inname van vruchtwater blootgesteld aan glucose en fructose¹. Ook is aangetoond dat door injectie met een zoete stimulus⁴¹ in vruchtwater foetussen vaker slikken en

door injectie met een bittere stimulus⁴² juist minder vaak. Pasgeborenen hebben een aangeboren voorkeur voor zoet en studies laten zien dat ze al enkele uren na de geboorte een zoete smaak accepteren en een bittere smaak, en in mindere mate een zure smaak, afkeuren⁴³ (figuur 7).

Pasgeborenen zijn ook al in staat om verschillende concentraties van zoete oplossingen te onderscheiden. Ze geven de voorkeur aan zoetere oplossingen tot een optimale concentratie (136 gram/liter) en met een hogere zoetkracht⁴⁵⁻⁴⁷. Oplossingen met sacharose en fructose hadden bijvoorbeeld de voorkeur boven de minder zoete lactose- en glucose-oplossingen⁴⁷. Ook hebben zowel een sacharose- als aspartaamoplossing een kalmerend effect op pasgeborenen, en stopten meer baby's met huilen na het geven van een zoete oplossing in vergelijking met water. Een oplossing van polycose (een glucosepolymeer, alleen volwassenen kunnen de heel lichtzoete smaak hiervan waarnemen) gaf dit effect niet⁴⁸. Daarnaast is aangetoond dat een sacharose-oplossing een pijnstillend effect heeft op pasgeborenen tijdens acute pijn, die veroorzaakt wordt door bijvoorbeeld een (hiel)prik¹⁴.



Figuur 7. De gezichtsuitdrukking van een pasgeborene na een zoete (boven) en niet-zoete (onder) stimulus⁴⁴.

Gewenning aan zoet

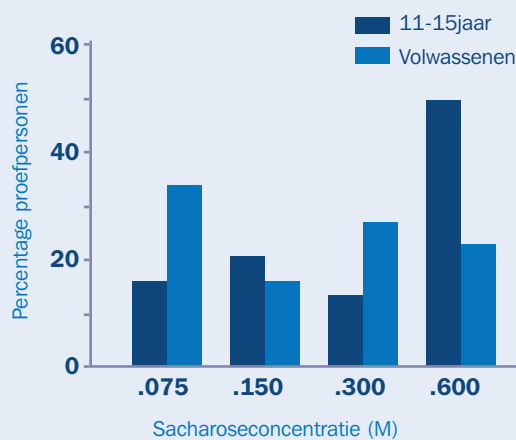
Een onderzoek laat zien dat baby's van drie en zes maanden een lactose-oplossing, met een concentratie gelijk aan die in moedermelk, verkiezen boven water. Kinderen van twaalf maanden vertonen deze voorkeur niet. De voorkeur voor zoet daalde tussen zes en twaalf maanden, maar zoet had nog wel de voorkeur boven een zure of bittere smaak. De onderzoekers verklaren deze daling in zoetvoorkeur door het feit dat baby's na zes maanden ook vaste voeding krijgen, die niet altijd zoet is, terwijl moedermelk dat wel is. Hierdoor neemt de voorkeur voor een zoete oplossing af⁴⁹.

Wel hadden baby's, die de eerste zes maanden bijgevoed waren met een sacharose-oplossing, een hogere voorkeur voor zoet, dan baby's die niet gevoed waren met de zoete oplossing. Het is bekend dat kinderen hun waardering voor zoet kunnen aanpassen door herhaalde blootstelling⁵⁰. Een experiment van acht dagen laat zien dat kinderen, in tegenstelling tot volwassenen, wennen aan de zoete smaak van een limonade met een hoge suikerconcentratie (144 gram/liter). Kinderen gingen overigens niet meer drinken van de zoete limonade, terwijl de voorkeur wel was gestegen. Volwassenen consumeerden minder van de limonade, een reden hiervoor zou verving kunnen zijn. De waardering voor een zure limonade werd ook onderzocht. Deze steeg gedurende het onderzoek niet, noch bij kinderen, noch bij volwassenen⁵¹.

Over het algemeen stijgt de waardering van een (nieuwe) smaak bij kinderen door herhaalde blootstelling. Dit geldt niet alleen voor zoet, maar ook voor bijvoorbeeld zout⁵², bitter⁵³ en voedingsmiddelen als groente⁵⁴, fruit en kaas⁵⁵. Bij volwassenen lijkt dit ook zo te werken voor nieuwe smaken, maar bij bekende smaken betreft het een ander mechanisme. Chung en Vickers vonden dat proefpersonen in eerste instantie thee met optimale zoetheid verkozen boven thee met een lagere zoetheid dan de optimale zoetheid, maar dat na verloop van tijd herhaalde blootstelling aan thee met optimale zoetheid tot verving leidde. Het tegenovergestelde gebeurde juist voor de thee met lage zoetheid. Na herhaalde blootstelling leidde deze juist tot minder verving. Echter, bij de helft van de proefpersonen voorspelde hun eerste voorkeur de keuze⁵⁶.

Afname voorkeur voor zoet

De voorkeur voor zoet die kinderen hebben neemt af tijdens adolescentie, tot de voorkeur voor gematigd zoet bereikt is op volwassen leeftijd⁴⁰. Een groep jongeren (11-15 jaar) werd getest op de voorkeur voor verschillende concentraties sacharose-oplossingen (26-205 gram/liter). De helft van de proefpersonen verkoos de hoogste concentratie (205 gram/liter) boven de lagere concentraties. Dit experiment werd herhaald bij dezelfde groep, maar nu op volwassen leeftijd. Ditmaal had de laagste concentratie sacharose-oplossing (26 gram/liter) het meest de voorkeur en meer dan de helft van de proefpersonen verkoos een lagere concentratie sacharose-oplossing dan toen ze adolescent waren (figuur 8)⁵⁷. Deze resultaten suggereren een afname van de voorkeur voor heel zoet bij volwassenen. Dit wordt bevestigd door een recenter onderzoek, waarbij oplopende concentraties zoete oplossingen werden geproefd door kinderen (9-10 jaar), adolescenten (14-16 jaar) en volwassenen (20-25 jaar). Het blijkt dat kinderen de voorkeur geven aan hogere concentraties zoet dan adolescenten, die op hun beurt weer hogere concentraties verkiezen dan volwassenen. Ook andere studies laten zien dat kinderen een hogere voorkeur voor zoet hebben dan volwassenen^{39,58}. Een verklaring hiervoor zou kunnen zijn dat kinderen per kilogram lichaamsgewicht meer energie nodig hebben dan volwassenen³⁸.



Figuur 8. Percentage proefpersonen die de verschillende concentraties sacharose kozen als meest gewaardeerd toen ze 11-15 jaar oud waren en toen ze volwassen waren⁵⁷.

Effect van restrictie van suiker op smaakvoorkeur bij kinderen

Kinderen van ouders die streng omgaan met de consumptie van suikerhoudende producten bij hun kinderen, prefereren hogere concentraties sacharose in sinaasappelsap, dan kinderen van ouders die hier minder streng mee omgaan. Dit blijkt uit een studie van Liem *et al.* Tijdens deze studie vulden ouders een vragenlijst in om na te gaan wat hun kinderen aan suikerhoudende producten consumeerden, en hoe streng ze waren voor hun kinderen ten aanzien van de consumptie van suikerhoudende producten. Vervolgens ondergingen de kinderen smaaktesten waar de voorkeur voor sinaasappelsap met verschillende concentraties sacharose werd bepaald. 19 procent van de kinderen met ouders die minder streng omgaan met de consumptie van suikerhoudende producten, prefereerden de laagste concentratie suiker, terwijl geen van de kinderen met strenge regels de laagste concentratie het lekkerst vond. Sterker nog, in de laatste groep vond 55 procent de hoogste concentratie suiker het lekkerst, in tegenstelling tot 33 procent van de kinderen met minder strenge regels. Dit verschil had echter geen invloed op de totale dagelijkse consumptie van suikers van de twee groepen en er werd ook geen verschil in BMI gevonden⁵⁹. Een eerdere studie naar restrictie en eetgedrag bij kinderen liet zien dat restrictie van bepaalde voedingsmiddelen bij meisjes ook leidt tot hogere inname van die voedingsmiddelen. Bij jongens werd deze associatie niet gevonden⁶⁰.

Ontwikkeling bij senioren

Veel studies naar het effect van toenemende leeftijd op smaak, rapporteren een algemene smaakvermindering bij ouderen voor alle vijf de basissmaken^{61,62}. Ouderen hebben over het algemeen een hogere detectie- en herkenningsdrempel voor alle smaken, wat duidt op een verminderde smaakwaarneming. Dit komt mogelijk door een vertraging in de vervanging van oude smaakreceptorcellen door nieuwe cellen bij ouderen, hetgeen resulteert in een verminderde smaakrespons³⁵. Zo ervoeren ouderen (60-75 jaar) de basissmaken, waaronder zoet, als minder intens dan jongeren (19-33 jaar) in een onderzoek van Mojet *et al.* Zo namen oudere mannen sacharose minder goed waar dan

jonge vrouwen en mannen en oudere vrouwen. Ze leken ook een hogere herkenningsdrempel voor sacharose te hebben dan vrouwen van dezelfde leeftijd. Dit resultaat werd gevonden in een studie waarin de vijf basissmaken, opgelost in water, geproefd werden door zowel jongeren als ouderen⁶¹. Bij hetzelfde experiment waar de proefpersonen de smaakoplossingen ook met een neusknipper beoordeeld hadden, vervielen de verschillen wat betreft intensiteitsperceptie van sacharose tussen jong en oud. Dit wijst erop dat reuk erg belangrijk is in het bepalen van de smaakintensiteit⁶³ en vooral sterk verminderd is bij ouderen⁶⁴. In een andere studie van dezelfde onderzoekers naar de aangenaamheid van de vijf basissmaken werd geen verschil gevonden in voorkeur voor concentratie tussen ouderen en jongeren, behalve bij sacharose (geproefd in ijs thee). Bij ouderen was het optimale niveau van zoetheid hoger dan bij jongeren. Bij oudere mannen was dat optimale niveau weer hoger dan bij oudere vrouwen⁶⁵. Dat bij ouderen een hoger optimaal niveau van zoetheid bestaat dan bij volwassenen, is bevestigd in andere studies^{40,66}.

Effecten van een zoete smaak op de fysiologie

Waarneming in de hersenen

Wanneer zoetstoffen gebonden worden aan zoetreceptoren in de mond, treedt er in de smaakreceptorcellen depolarisatie op en leidt tot het vrijkomen van neurotransmitters (signaalstoffen) uit de cel. Deze neurotransmitters activeren vervolgens de zenuwvezels, die signalen sturen naar achtereenvolgens de hersenstam, thalamus en primaire smaakcortex⁶⁷. De primaire smaakcortex, een klein gebied gelegen aan de zijkant van de hersenen onder het voorhoofd, is verantwoordelijk voor smaakidentificatie en -intensiteit. Vanuit de primaire smaakcortex worden er vervolgens signalen geprojecteerd naar de secundaire smaakcortex, die geassocieerd is met smaakbeloning⁶⁸. Het brein associeert zoet met energie dus via het beloningssysteem. Een studie met muizen die niet in staat waren zoet waar te nemen, liet zien dat deze muizen een zoete calorische stimulus prefereerden boven water, terwijl dit niet het geval was voor een zoete non-calorische stimulus⁶⁹. Dit suggereert dat energie kan worden waargenomen, zelfs wanneer er geen zoete smaak wordt waargenomen. Experimenteel dieronderzoek suggereert verder dat het gebruik van non-calorische zoetstoffen kan leiden tot gebrek aan calorische compensatie door een verzwakte associatie tussen zoet en energie, hetgeen kan leiden tot gewichtstoename. Bijvoorbeeld,

ratten die tien dagen lang sap gezoet met een non-calorische zoetstof kregen aangeboden, waren minder in staat de calorieën te registreren na inname van met suiker gezoete chocolade. Ze aten namelijk meer van het rattenvoer dat ze daarna kregen aangeboden, dan de ratten die tien dagen lang sap gezoet met suiker aangeboden hadden gekregen^{70,71}. Mede door het feit dat de voeding van mensen diverser is dan die van proefdieren, kunnen we deze resultaten niet zonder meer vertalen naar mensen. Bevindingen van een fMRI-studie in mensen laten echter wel zien dat het proeven van een met suiker gezoete limonade het striatum, een hersengebied gerelateerd aan beloning, meer stimuleerde dan een light limonade⁷². Een andere fMRI-studie in mensen vond een associatie tussen een lagere activering van de amygdala, belangrijk in het beloningssysteem, na sacharose-inname en een frequenter gebruik van non-calorische zoetstoffen. Een soortgelijke trend werd waargenomen in de insula, waar de primaire smaakcortex gelokaliseerd is⁷³.

Waarneming in het spijsverteringskanaal

De zoetreceptoren worden niet alleen in de mond aangetroffen, maar ook in de darmwand, waar ze de afgifte van verzadigingshormonen als *glucagon-like peptide-1* (GLP-1) en *glucose-dependent insulintropic peptide* (GIP) stimuleren. GLP-1 en GIP faciliteren de opname van suikers in de darmwand. Daarnaast verhogen ze via de alvelesklier de afgifte van insuline en verlagen ze de afgifte van glucagon en de eetlust⁶. Verschillende *in vitro* studies laten zien dat naast suikers intensieve non-calorische zoetstoffen de afgifte van GLP-1 en GIP stimuleren via binding aan de zoetreceptor^{74,75}. Echter, *in vivo* onderzoeken in mensen laten geen veranderingen zien in bloedglucose- en hormoonspiegels na inname van intensieve non-calorische zoetstoffen⁶.

Homeostatische verzadiging

Bij mensen wordt voedselinname beïnvloed door psychologische processen zoals emotionele factoren, sociale prikkels en aangeleerd gedrag. Daarnaast worden eetlust en verzadiging in het lichaam fysiologisch gereguleerd. In de hersenen reguleert de hypothalamus de energiebalans van het lichaam. Eetlustregulatie wordt aangestuurd door fysiologische signalen op de korte termijn (minuten tot uren) en lange termijn (dagen). Wanneer iemand een tijd niet heeft gegeten zullen de hormonen *ghreline* en *neuropeptide Y* de eetlust stimuleren. Tijdens en na het eten worden vervolgens diverse signalen vanuit het spijs-verteringskanaal aan de hersenen afgegeven, die uiteindelijk tot beëindiging van de maaltijd leiden⁷⁶. Naast het homeostatische systeem, heeft het hedonische systeem ook invloed op eetlust en verzadiging⁷⁷.

Hedonische verzadiging

Eetlust kan naast een gevoel van honger, ook worden opgewekt door sensorische prikkels en de gedachte aan voedsel, voorafgaand aan een lekkere maaltijd bijvoorbeeld. De beloning die men vervolgens krijgt van eten en drinken bestaat uit twee componenten, namelijk de smakelijkheid van voedsel, ook wel *liking*, en de motivatie om te eten, ofwel *wanting*. Liking berust op een ander mechanisme in de hersenen dan wanting. Liking wordt gestimuleerd door het vrijkomen van endorfinen in de hersenen. De zoete smaak van suiker activeert liking⁷⁸. Zo verlaagt naloxone, een endorfine antagonist, de liking van zoetheid. Morfine, een agonist van endorfine, verhoogt juist de voorkeur voor zoet⁷⁹. Wanting hangt samen met het vrijkomen van dopamine in de hersenen en bevordert de motivatie iets te gaan eten of drinken. Tijdens het consumeren wordt de afgifte van dopamine verder verhoogd. De mate van genot dat men krijgt van eten is gerelateerd aan de hoeveelheid dopamine die vrijkomt⁸⁰. Wanneer geen sprake is van honger, is de motivatie om te eten hedonisch gereguleerd. Echter, eten bij gebrek aan homeostatische honger levert weinig beloning. Dit tekort aan beloning kan leiden tot het streven naar meer beloning, wat kan resulteren in overeten⁸¹. In termen van sensorische verzadiging heeft een studie van Lavin *et al.* aangetoond dat de consumptie van suikerhoudende pastilles voorafgaand aan een testmaaltijd leidde tot significante vermindering van de energie-inname van deze testmaaltijd. Dit suggereert dat sensorische stimulatie in de mond door het kauwen op iets zoet leidt tot de onderdrukking van opeenvolgende energie-inname⁸².

Verzadigt hartig meer dan zoet?

Een onderzoek naar het verschil tussen een zoete en hartige smaak op verzadiging, liet zien dat 'ad libitum' (zonder restrictie) inname van zoete en hartige rijst hetzelfde was bij proefpersonen. Ook de mate van verzadiging verschilde niet tussen de twee maaltijden, die gelijke smakelijkheid, energiedichtheid en samenstelling van macronutriënten hadden. De proefpersonen die de zoete rijst gegeten hadden, waren net zo verzadigd als de personen die de hartige rijst gegeten hadden. De onderzoekers concludeerden dat een zoete smaak honger niet minder onderdrukt en trek niet meer stimuleert dan een hartige smaak, iets wat ze voorafgaand aan het experiment wel veronderstelden⁸³. Deze resultaten worden ondersteund door een studie van Rolls *et al.*⁸⁴, waarin de inname van een hartig gerecht gelijk was aan die van een zoet gerecht, zowel als voor- en nagerecht, van gelijke energiedichtheid en smakelijkheid.

Conclusie

De zoete smaak van eten en drinken is niet alleen een voorspeller van energie, maar draagt ook bij aan het genot. Sacharose is één van de bekendste zoetstoffen en wordt in de mond waargenomen door de zoetreceptor, die zich op het oppervlak van de smaakreceptorcel bevindt. Ook andere zoetstoffen, zoals polyolen en intensieve zoetstoffen hechten zich aan de zoetreceptor. De zoetkracht van verschillende zoetstoffen wordt uitgedrukt ten opzichte van sacharose, die een referentiewaarde van 1 heeft. In vergelijking met sacharose hebben polyolen een laxerende werking en intensieve zoetstoffen hebben vaak een bittere bijmaak en leveren geen volume. Hierdoor is de toepasbaarheid in levensmiddelen beperkt. De voorkeur voor een zoete smaak is aangeboren. Kinderen prefereren een zoetere smaak dan adolescenten en volwassenen. Vanwege smaakvermindering neemt de optimale zoetheid weer toe bij senioren. Herhaalde blootstelling aan zoet bij kinderen leidt tot gewinning en hogere waardering. Dit geldt ook voor andere smaken, zoals zout en bitter en voor voedingsmiddelen als fruit, groente en kaas. Verder lijken strenge regels ten aanzien van de consumptie van suikerhoudende producten bij kinderen juist gerelateerd aan een verhoogde voorkeur voor heel zoet. Ook laat onderzoek zien dat de hersenen in staat zijn een zoete calorische stimulus te onderscheiden van een zoete niet-calorische stimulus, wat zou kunnen leiden tot calorische compensatie door een verzwakte associatie tussen zoet en energie. Echter, er is meer onderzoek nodig om dit verband aan te tonen. Er lijkt onvoldoende bewijs te zijn voor het effect van non-calorische zoetstoffen op bloedglucose- en hormoonspiegels. Tot slot zijn er twee fysiologische systemen die energie-inname reguleren: het homeostatische systeem en het hedonische systeem. Dit laatste systeem wordt gekenmerkt door de beloning die men krijgt van eten en bestaat uit twee componenten, namelijk liking en wanting. De zoete smaak activeert liking, terwijl de energie van zoet gelinkt is aan wanting.

Kenniscentrum suiker & voeding is de volgende deskundigen zeer dankbaar voor de kritische stellingname en bijdragen aan deze factsheet:

Dr. J. Mojet, Sensory Market Opportunities (SMO), Leusden en prof.dr.ir. G. Schaafsma, Schaafsma Advisory Services, Scherpenzeel.

Baarn, januari 2015

Referenties

1. **Bakalar, N.** Sensory Science: Partners in flavour. *Nature* **486**, (2012).
2. **Chandrashekar, J., Hoon, M. a, Ryba, N. J. P. & Zuker, C. S.** The receptors and cells for mammalian taste. *Nature* **444**, 288–94 (2006).
3. **Yarmolinsky, D. a, Zuker, C. S. & Ryba, N. J. P.** Common sense about taste: from mammals to insects. *Cell* **139**, 234–44 (2009).
4. **Hershkovich, O. & Nagler, R. M.** Biochemical analysis of saliva and taste acuity evaluation in patients with burning mouth syndrome, xerostomia and/or gustatory disturbances. *Arch. Oral Biol.* **49**, 515–22 (2004).
5. **Lindemann, B.** Receptors and transduction in taste. *Nature* **413**, 219–25 (2001).
6. **Fernstrom, J. D. et al.** Mechanisms for sweetness. *J. Nutr.* **142**, 1134–1141 (2012).
7. **Li, X. et al.** Human receptors for sweet and umami taste. *PNAS* **99**, 4692–6 (2002).
8. **Xu, H. et al.** Different functional roles of T1R subunits in the heteromeric taste receptors. *PNAS* **101**, 14258–63 (2004).
9. **Vignes, S., Dotson, C. & Munger, S.** in *Chemosens. Syst. Mammals, Fishes, Insects* 187–202 (2009).
10. **Mueller, K. L., Hoon, M. A. & Erlenbach, I.** The receptors and coding logic for bitter taste. *Nature* **434**, 225–230 (2005).
11. **Nederlandse Vereniging voor Keel-Neus-Oorkunde en Heelkunde van het Hoofd-Halsgebied.** Reuk. at <www.kno.nl/index.php/patienten-informatie/neus/reuk/>
12. **Hornung, D. E.** in *Tast. Smell. An Updat.* (2006).
13. **Szczesniak, A. S.** Texture is a sensory property. *Food Qual. Prefer.* **13**, 215–225 (2002).
14. **Stone, H. & Oliver, S.** Effect of viscosity on the detection of relative sweetness intensity of sucrose solutions. *J. Food Sci.* **31**, 129–134 (1966).
15. **Stieger, M. & van de Velde, F.** Microstructure, texture and oral processing: New ways to reduce sugar and salt in foods. *Curr. Opin. Colloid Interface Sci.* **18**, 334–348 (2013).
16. **Sala, G., Stieger, M. & van de Velde, F.** Serum release boosts sweetness intensity in gels. *Food Hydrocoll.* **24**, 494–501 (2010).
17. **Maga, J.** Influence of color on taste thresholds. *Chem. Senses* 115–119 (1974).
18. **Johnson, J. & Clydesdale, F.** Perceived sweetness and redness in colored sucrose solutions. *J. Food Sci.* **47**, 747–752 (1982).
19. **Zampini, M. & Spence, C.** The role of auditory cues in modulating the perceived crispness and staleness of potato chips. *J. Sens. Stud.* **19**, 347–363 (2004).
20. **Talavera, K. et al.** Heat activation of TRPM5 underlies thermal sensitivity of sweet taste. *Nature* **438**, 1022–5 (2005).
21. **Cruz, A. & Green, B. G.** Thermal stimulation of taste. *Nature* **403**, 889–892 (2000).
22. **Rozin, P. & Pangborn, R. M.** Simultaneous and temporal contextual influences on food acceptance. *Food Qual. Prefer.* **4**, 11–20 (1993).

23. **Meiselman, H. L., Johnson, J. L., Reeve, W. & Crouch, J. E.** Demonstrations of the influence of the eating environment on food acceptance. *Appetite* **35**, 231–7 (2000).
24. **Ashurst, P. R.** *Chemistry and technology of soft drinks and fruit juices*. (Blackwell Publishing Ltd, 2005).
25. **Wageningen University.** [www.food-info.net. at <http://www.food-info.net/nl/sweet/polyols.htm>](http://www.food-info.net/nl/sweet/polyols.htm)
26. **Mortensen, A.** Sweeteners permitted in the European Union: safety aspects. *Scand. J. Food Nutr.* **50**, 104–116 (2006).
27. **Kroger, M., Meister, K. & Kava, R.** Low-calorie sweeteners and other sugar substitutes: a review of the safety issues. *Compr. Rev. Food Sci. Food Saf.* **5**, 35–47 (2006).
28. **Spillane, W.** *Optimising sweet taste in foods*. (Woodhead Publishing Limited, 2006).
29. **Swiader, K., Waszkiewicz-Robak, B., Swiderski, F. & Kostyra, E.** Sensory properties of some synthetic high-intensity sweeteners in water solutions. *J. Sci. Food Agric.* **89**, 2030–2038 (2009).
30. **Wiet, G. & Beyts, K.** Sensory characteristics of sucralose and other high intensity sweeteners. *J. Food Sci.* **57**, 1014–1019 (1992).
31. **Van de Weerd, J., Mortier, T. & Chiaverini, N.** *Wat eten we? Over voeding en chemie*. 147 (Garant Uitgevers nv, 2014).
32. **Ketelsen, S., Keay, C. & Wiet, S.** Time-intensity parameters of selected carbohydrate and high potency sweeteners. *J. Food Sci.* (1993).
33. **Dubois, G. E. & Lee, J. F.** A simple technique for the evaluation of temporal taste properties. *Chem. Senses* **7**, 237–247 (1983).
34. **Hanger, L. Y., Lotz, A. & Lepeniotis, S.** Descriptive profiles of selected high intensity sweeteners (HIS), HIS blends, and sucrose. **61**, 456–459 (1996).
35. **Fukunaga, A., Uematsu, H. & Sugimoto, K.** Influences of aging on taste perception and oral somatic sensation. *Journals Gerontol. Med. Sci.* **60A**, 109–13 (2005).
36. **Drewnowski, A.** Taste preferences and food intake. *Annu. Rev. Nutr.* **17**, 237–53 (1997).
37. **Drewnowski, A., Eileen, E., Lipsky, C. & Stellar, E.** Sugar and fat: sensory and hedonic evaluation of liquid and solid foods. *Physiol. Behav.* **45**, 177–183 (1989).
38. **De Graaf, C. & Zandstra, E. H.** Sweetness intensity and pleasantness in children, adolescents, and adults. *Physiol. Behav.* **67**, 513–20 (1999).
39. **Pepino, M. Y. & Mennella, J. a.** Factors contributing to individual differences in sucrose preference. *Chem. Senses* **30 Suppl 1**, i319–20 (2005).
40. **Zandstra, E. H.** Sensory perception and pleasantness of orange beverages from childhood to old age. *Food Qual. Prefer.* **9**, 5–12 (1998).
41. **De Snoo, K.** Das trinkende kind im uterus. *Monatsschrift fuer Geburt und Gyneakologie* (1937).
42. **Liley, A.** Disorders of amniotic fluid. *Pathophysiol. gestation Fetal Placent. Disord.* 157–206 (1972).
43. **Steiner, J. E., Glaser, D., Hawilo, M. E. & Berridge, K. C.** Comparative expression of hedonic impact: affective reactions to taste by human infants and other primates. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **25**, 53–74 (2001).
44. **Ekman, P. & Rosenberg, E. L.** *What the Face Reveals: Basic and Applied Studies of Spontaneous Expression Using the Facial Action Coding System (FACS), Second Edition*. (Oxford University Press, 2005).
45. **Ganchrow, J. R., Steiner, J. E. & Daher, M.** Neonatal facial expressions in response to different qualities and intensities of gustatory stimuli. *Infant Behav. Dev.* **6**, 473–484 (1983).
46. **Desor, J., Maller, O. & Turner, R. E.** Preference for sweet in humans: infants, children and adults. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 496–501 (1977).
47. **Maller, O. & Turner, R. E.** Taste in acceptance of sugars by human infants. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **84**, 496–501 (1973).
48. **Barr, R. G. et al.** The response of crying newborns to sucrose: Is it a “sweetness” effect? *Physiol. Behav.* **66**, 409–417 (1999).
49. **Schwartz, C., Issanchou, S. & Nicklaus, S.** Developmental changes in the acceptance of the five basic tastes in the first year of life. *Br. J. Nutr.* **102**, 1375–85 (2009).
50. **Beauchamp, G. K. & Moran, M.** Dietary experience and sweet taste preference in human infants. *Appetite* **3**, 139–152 (1982).
51. **Liem, D. G. & de Graaf, C.** Sweet and sour preferences in young children and adults: role of repeated exposure. *Physiol. Behav.* **83**, 421–9 (2004).
52. **Beauchamp, K.** Longterm reduction in dietary sodium alters the taste of salt. *Am. J. Clin. Nutr.* **36**, 1134–1144 (1982).
53. **Stein, L. J., Nagai, H., Nakagawa, M. & Beauchamp, G. K.** Effects of repeated exposure and health-related information on hedonic evaluation and acceptance of a bitter beverage. *Appetite* **40**, 119–129 (2003).
54. **Maier, A., Chabanet, C., Schaal, B., Issanchou, S. & Leathwood, P.** Effects of repeated exposure on acceptance of initially disliked vegetables in 7-month old infants. *Food Qual. Prefer.* **18**, 1023–1032 (2007).
55. **Birch, L. L. & Marlin, D. W.** I don't like it; I never tried it: Effects of exposure on two-year-old children's food preferences. *Appet. J. Intake Res.* **3**, 353–360 (1982).
56. **Chung, S.-J. & Vickers, Z.** Long-term acceptability and choice of teas differing in sweetness. *Food Qual. Prefer.* **18**, 963–974 (2007).
57. **Desor, J. & Beauchamp, G. K.** Longitudinal changes in sweet preferences in humans. *Physiol. Behav.* **39**, 639–641 (1987).
58. **Desor, J., Green, L. & Maller, O.** Preferences for sweet and salty in 9- to 15-year-old and adult humans. *Science (80-)*. **190**, 686–687 (1975).
59. **Liem, D. G., Mars, M. & De Graaf, C.** Sweet preferences and sugar consumption of 4- and 5-year-old children: role of parents. *Appetite* **43**, 235–45 (2004).
60. **Fisher, J. O. & Birch, L. L.** Restricting access to foods and children's eating. *Appetite* 405–419 (1999).
61. **Mojet, J., Christ-Hazelhof, E. & Heidema, J.** Taste perception with age: generic or specific losses in threshold sensitivity to the five basic tastes? *Chem. Senses* **26**, 845–60 (2001).
62. **Heft, M. W. & Robinson, M. E.** Age differences in orofacial sensory thresholds. *J. Dent. Res.* **89**, 1102–5 (2010).



63. **Mojet, J., Heidema, J. & Christ-Hazelhof, E.** Taste perception with age: generic or specific losses in supra-threshold intensities of five taste qualities? *Chem. Senses* **28**, 397–413 (2003).
64. **Murphy, C., Cain, W. S., Gilmore, M. M. & Skinner, B.** Sensory and semantic factors in recognition memory for odors and graphic stimuli: Elderly versus young persons. *Am. J. Psychol.* 161–192 (1991).
65. **Mojet, J., Christ-Hazelhof, E. & Heidema, J.** Taste perception with age: pleasantness and its relationships with threshold sensitivity and supra-threshold intensity of five taste qualities. *Food Qual. Prefer.* **16**, 413–423 (2005).
66. **De Jong, N., De Graaf, C. & Van Staveren, W. a.** Effect of sucrose in breakfast items on pleasantness and food intake in the elderly. *Physiol. Behav.* **60**, 1453–62 (1996).
67. **Yamamoto, T.** Brain mechanisms of sweetness and palatability of sugars. *Nutr. Rev.* **61**, 5–9 (2003).
68. **Frank, G. K. W. et al.** Sucrose activates human taste pathways differently from artificial sweetener. *Neuroimage* **39**, 1559–69 (2008).
69. **De Araujo, I. E. et al.** Food reward in the absence of taste receptor signaling. *Neuron* **57**, 930–41 (2008).
70. **Davidson, T. L. & Swithers, S. E. A** Pavlovian approach to the problem of obesity. *Int. J. Obes.* **28**, 933–5 (2004).
71. **Swithers, S. E., Baker, C. R. & Davidson, T. L.** General and persistent effects of high-intensity sweeteners on body weight gain and caloric compensation in rats. *Behav. Neurosci.* **123**, 772–80 (2009).
72. **Smeets, P. a M., Weijzen, P., de Graaf, C. & Viergever, M. a.** Consumption of caloric and non-caloric versions of a soft drink differentially affects brain activation during tasting. *Neuroimage* **54**, 1367–74 (2011).
73. **Rudenga, K. & Small, D.** Amygdala response to sucrose consumption is inversely related to artificial sweetener use. *Appetite* **58**, 504–507 (2012).
74. **Margolskee, R. F. et al.** T1R3 and gustducin in gut sense sugars to regulate expression of Na⁺-glucose cotransporter 1. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **104**, 15075–80 (2007).
75. **Jang, H.-J. et al.** Gut-expressed gustducin and taste receptors regulate secretion of glucagon-like peptide-1. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **104**, 15069–74 (2007).
76. **Ecton, S. P. S., Badman, M. K. & Flier, J. S.** The gut and energy balance: visceral allies in the obesity wars. *Science (80-.).* **307**, (2004).
77. **Finlayson, G., King, N. & Blundell, J. E.** Liking vs. wanting food: importance for human appetite control and weight regulation. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **31**, 987–1002 (2007).
78. **Berridge, K., Robinson, T. & Aldridge, J.** Dissecting components of reward: “liking”, “wanting”, and learning. *Curr Opin Pharmacol.* **9**, 65–73 (2009).
79. **Kelley, A. E. et al.** Opioid modulation of taste hedonics within the ventral striatum. *Physiol. Behav.* **76**, 365–377 (2002).
80. **Small, D. M., Jones-Gotman, M. & Dagher, A.** Feeding-induced dopamine release in dorsal striatum correlates with meal pleasantness ratings in healthy human volunteers. *Neuroimage* **19**, 1709–1715 (2003).
81. **Bellisle, F., Drewnowski, A., Anderson, G. H., Westerterp-plantenga, M. & Martin, C. K.** Sweetness, Satiation, and Satiety. *J. Nutr.* 1149–1154 (2012). doi:10.3945/jn.111.149583.1149S
82. **Lavin, J. H., French, S. J., Ruxton, C. H. S. & Read, N. W.** An investigation of the role of oro-sensory stimulation in sugar satiety. *Int. J. Obes.* **2**, 384–388 (2002).
83. **Griffioen-roose, S., Mars, M., Finlayson, G., Blundell, J. E. & Graaf, C. De.** Satiety due to equally palatable sweet and savory meals does not differ in normal weight young adults. *J. Nutr.* **139**, 2093–2098 (2009).
84. **Rolls, B. J., Laster, L. J. & Summerfelt, A. N. N.** Meal order reversal: effects of eating a sweet course first or last. *Appetite* **16**, 141–148 (1991).