

## 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 (van oudsher) 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 teweegbrengt. Ook kunstmatige zoetstoffen en zelfs sommige eiwitten smaken zoet.**

In deze factsheet gaan we specifiek in op de sensorische aspecten van suiker. We beschrijven de rol van verschillende zintuigen bij het proeven en eten. Daarnaast komt de zoetkracht van verschillende calorische en niet-calorische zoetstoffen aan bod. Tot slot gaan we het in deze factsheet hebben over de optimale zoetheid, de voorkeur voor de zoete smaak en de regulatie van de energiebalans.

### Zintuigelijke waarneming

Sensoriek heeft te maken met zintuigelijke beleving van de wereld om ons heen. Een zintuig is een orgaan dat prikkels kan waarnemen. Met betrekking tot de beleving van voedsel zijn smaak, reuk, tast, zicht, gehoor en thermoceptie (i.e. het waarnemen van temperatuur) de belangrijkste zintuigelijke gewaarwordingen.

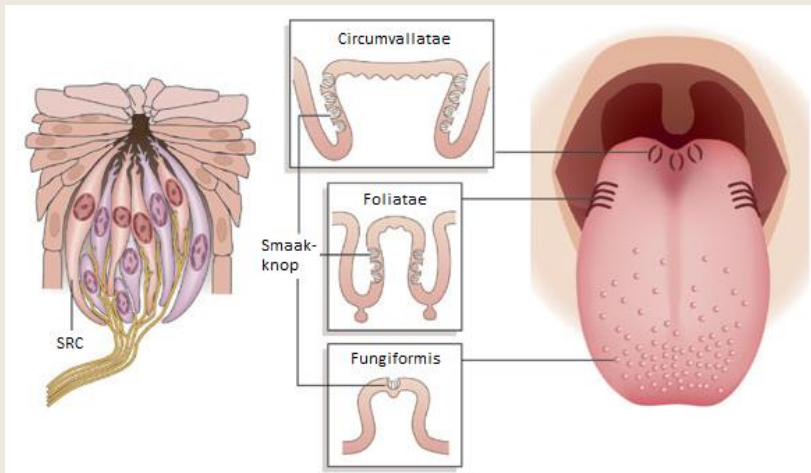
Als we het hebben over “proeven” of “smaak” praten we vaak over een combinatie van smaak en geur. In de Engelse taal hebben ze hier twee woorden voor:

*taste*; als het aankomt op de smaak die we met de tong waarnemen, en *flavour*; als we het hebben over de combinatie van smaak op de tong en geur.

### Smaak

#### *Smaakbeleving*

Zoet is een van de 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 gehemelte<sup>1</sup>. Naast zoet zijn ook zuur, zout, bitter en umami basissmaken en worden deze net als zoet waargenomen door onze smaakreceptorcellen. Een steeds groter aandeel van de literatuur beschrijft vet ook als een basissmaak, al wordt dit nog bediscussieerd<sup>2</sup>. Tussen de 30-300 smaakreceptorcellen tezamen vormen één smaakknop (**Figuur 1**). Ze zijn genesteld in groeven en uitstulpingen op de tong, ook wel papillen genoemd<sup>3</sup>. Er zijn vier soorten papillen op de tong; circumvallatae, foliatae, fungiformis en filiformis (**Figuur 1**). Circumvallatae, foliatae en fungiformis papillen bevatten smaakknoppen die smaak waarnemen, terwijl de filiformis papillen temperatuur en tast waarnemen. In elke smaakknop kan iedere basissmaak (e.g. zoet, zuur, zout, bitter, umami) worden waargenomen. Deze theorie vervangt de verouderde *tongue map* theorie, die ervan uitgaat dat elke smaak verbonden is met een bepaalde plaats op de tong (voorkant, zijkant, achterkant)<sup>1,3</sup>. Stoffen die een zoete, zure, zoute, bittere of hartige smaak afgeven worden smaakstoffen genoemd. Smaakstoffen lossen op in speeksel en vinden op deze manier hun weg naar de smaakreceptorcellen, waar ze zich aan binden<sup>4</sup>. Er treedt depolarisatie op en hierdoor komen er neurotransmitters (signaalstoffen) vrij uit de cel. De neurotransmitters activeren de sensorische zenuwcellen, die informatie via de hersenstam en de thalamus (in de hersenen) doorsturen aan de primaire smaakcortex, in het *frontale opperculum* en *anterior insula*<sup>5,6</sup>. In de primaire smaakcortex worden de identiteit en de intensiteit van de smaak bepaald. Vervolgens gaat de informatie naar de secundaire smaakcortex in het voorste deel van de hersenen, de *orbitofrontale cortex*, waar onder andere de beloningswaarde (lekkerheid) van de smaak wordt bepaald<sup>5</sup>. Samen met andere sensorische informatie, zoals reuk, temperatuur en textuur vormt deze informatie de totale smaakbeleving<sup>7,8</sup>.



**Figuur 1:**

**Links:** smaakknop, bestaat uit smaakreceptorcellen.

**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 smaakknoppen<sup>1</sup>.

De zoetreceptoren bevinden zich niet alleen in de mond, maar ook in de darmwand, waar ze de afgifte van verzadigingshormonen als *glucagon-like peptide-1* (GLP-1), *glucose-dependent insulinotropic peptide* (GIP) en *peptide YY* (PYY) stimuleren. Deze hormonen zijn betrokken bij onder andere de regulatie van de glucosehomeostase en eetlust. GLP-1 en GIP faciliteren de opname van suikers in de darmwand. Daarnaast verhogen ze via de alvleesklier de afgifte van insuline en verlagen ze de afgifte van glucagon en de eetlust<sup>8</sup>. Na inname van intensieve non-calorische zoetstoffen wordt geen verandering waargenomen in de snelheid van maaglediging en in de bloedglucose- en

## Zoetreceptor

De zogenaamde zoetreceptor, die zich op het oppervlak van de smaakreceptorcel bevindt, neemt suiker (sacharose) en andere zoete smaakstoffen in de mond waar. Deze receptor bestaat uit een eiwitcomplex van twee eiwitten, namelijk T1R2 en T1R3. Zoete stoffen hechten zich aan de receptor, waarna deze geactiveerd wordt<sup>9</sup>. De zoetreceptor herkent niet alleen suikers (mono- en disachariden), maar ook een breed spectrum aan kunstmatige zoetstoffen, D-aminozuren (rechtsdraaiende aminozuren) en zelfs sommige eiwitten<sup>9-12</sup> (**Figuur 2**).

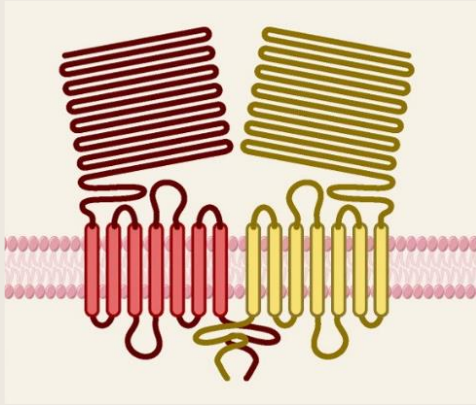
Deze stoffen hechten zich niet allemaal aan dezelfde plek aan de receptor. Veel voorkomende natuurlijke en kunstmatige zoetstoffen (sacharose, fructose, sucralose, sacharine, acesulfaam-K) hechten zich aan zowel T1R2 als T1R3<sup>13</sup>, terwijl dipeptide-zoetstoffen als aspartaam en neotaam zich alleen aan T1R2 hechten<sup>14</sup>. Een verschil in waarneming tussen zoete stoffen kan dus verklaard worden door de manier van binding aan de zoetreceptor of de interactie met andere smaakreceptoren. Sacharine bijvoorbeeld, activeert in sommige mensen ook bitterreceptoren en verklaart daarmee de bittere bij smaak van deze zoetstof<sup>15</sup>.

hormoonspiegels. Na inname van suikers is wel een daling in snelheid van maaglediging en een stijging van bloedglucose- en hormoonspiegels waarneembaar<sup>8,11,16</sup>.

## Smaak in de hoogte

Smaak verandert ook op 10.000 meter hoogte. In een vliegtuig ervaart men zoet- en zoutheid van eten tot wel 30% minder goed dan op de vaste grond. Daartegenover verandert de smaak van zuur, pittig en bitter niet. Ook is de vraag naar tomatensap in een vliegtuig hoger. Dit komt door de hartige smaak van het sap, die beter overeind blijft in het vliegtuig dan andere (zoete) drankjes. Er is meer behoefte aan zout en kruidig, wat in tomatensap zit<sup>113</sup>.

## T1R2 + T1R3



### Zoetstoffen

#### Suikers

Sacharose, fructose, glucose

#### Kunstmatige zoetstoffen

Sacharine, acesulfaam-K, aspartaam, cyclamaat

#### D-amino zuren

D-alanine, D-serine, D-fenylalanine

#### Glycerine

#### Zoete eiwitten

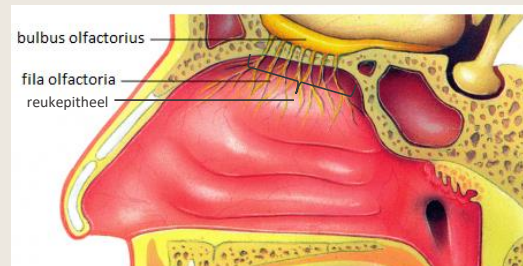
Monellin, thaumatine

**Figuur 2:** De smaakreceptor voor zoet bestaat uit twee eiwitten, T1R2 en T1R3 en reageert op suikers, kunstmatige zoetstoffen, D-aminozuren, glycerine en sommige zoete eiwitten<sup>9</sup>.

### 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. Geurstoffen zijn kleine, vluchtige moleculen die via de lucht ons reukepitheel bereiken. Ons reukepitheel bevindt zich aan de binnenkant van de neus, hier vindt de geurwaarneming plaats (**Figuur 3**). Dit epitheel bestaat voornamelijk uit zenuwcellen bedekt met een slijm laag. Geurstoffen lossen op in de slijm laag 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 retro nasale stimulatie genoemd. Geurreceptoren sturen vervolgens signalen via de *bulbus olfactorius* door naar de primaire reukcortex in de hersenen<sup>3</sup>. Signalen van smaak- en geurstoffen komen vervolgens samen in de *orbitofrontale cortex* en *anterior cingulate cortex*<sup>17</sup>. Geurstoffen hebben invloed op de beleving van smaak. Zo kunnen geurstoffen als vanille, karamel of fruit de beleving van zoete smaak versterken. De invloed van geurstoffen op zoetheidsbeleving is sterker wanneer de concentratie van sacharose in een product lager is<sup>18-22</sup>.

Reukgebieden in de hersenen zijn nauw verbonden met het limbisch systeem, het emotie- en herinneringencentrum in de hersenen. Hierdoor zijn geuren erg associatief en belangrijk bij de beleving van emoties en het ophalen van herinneringen. In tegenstelling tot wat vaak gedacht wordt, zijn mensen goed in het onderscheiden van geuren. Recente schattingen wijzen er op dat we potentieel tenminste een triljoen verschillende geuren kunnen onderscheiden<sup>23</sup>. Vrouwen zijn beter in het ruiken en onderscheiden van geuren dan mannen<sup>24</sup>. Naast prikkeling van de geurreceptoren, zorgen geurstoffen ook voor prikkeling van somatosensorische receptoren, die waarnemingen als temperatuur, irritatie en scherpte registreren in de luchtwegen<sup>3,25,26</sup>.



**Figuur 3:** Het menselijke reukzintuig<sup>26</sup>.

## Zicht

Producten worden meestal eerst met het oog waargenomen. Hoewel het uiterlijk van een voedingsmiddel niet intrinsiek is aan de smaak zelf, kan het uiterlijk wel de smaakbeleving van een product beïnvloeden. Sommige felle kleuren kunnen bijvoorbeeld een zoete smaak en de smaakintensiteit versterken. Zo vonden verschillende onderzoekers dat zowel de kleur van de productverpakking als de kleur van het product de zoetheidsperceptie en smaakintensiteit konden veranderen<sup>27-34</sup>. De zoetheid van een roodkleurig drankje wordt bijvoorbeeld eerder gedetecteerd dan een ander kleur drankje. Ook ervaren men het roodkleurige drankje zoeter dan eenzelfde drankje in een andere kleur<sup>31,35,36</sup>. Ook de kleur van bestek, bord, kopje, productverpakking of achtergrond kunnen invloed hebben op de verwachte zoetheid, en de waargenomen zoetheid<sup>31,32,37-41</sup>. Daarnaast hebben ook lettertype en vormen invloed op de zoetheid, zo ervaren mensen producten (of verpakkingen) met rondere vormen zoeter dan hoekige vormen<sup>42-45</sup>.

## Geluid

Je zou het misschien niet zo snel denken, maar ook geluid speelt een rol bij de beleving van voedingsmiddelen. Denk bijvoorbeeld aan het knapperige geluid bij het eten van chips of een appel. Onderzoek laat zien dat chips verser werd beoordeeld wanneer het geluid tijdens het doorbijten versterkt werd<sup>34</sup>. Met betrekking tot zoetheid laat onderzoek zien dat zoete producten minder zoet worden ervaren als er veel achtergrond geluid aanwezig is<sup>46</sup>.

## Tast

### Textuur

Textuur wordt ervaren als een combinatie van meerdere zintuiglijke elementen, waarvan de belangrijkste tast en druk zijn. Voorbeelden van termen die de textuur van voedsel beschrijven zijn viscositeit (i.e. stroperigheid), krokantheid, knapperigheid, smeugigheid, vettigheid en korreligheid<sup>3,28</sup>. Het is bekend dat viscositeit effect heeft op de beleving van zoetheid. Hoe stroperiger (hogere viscositeit) de textuur, hoe lager de waarneming van sacharose (zoetheidsperceptie)<sup>3,47</sup>. Ook de zogeheten matrix waarin sacharose is opgelost heeft effect op de beleving 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<sup>48,49</sup>. Textuur wordt overigens niet alleen in de mond waargenomen, ook zicht, geluid en temperatuur dragen bij aan de beleving van textuur in voedingsmiddelen.

### Temperatuur

Temperatuur speelt een rol in de beleving van smaak. Temperatuur wordt waargenomen door de tastzin, via thermoreceptoren, die gelegen zijn in de huid en slijmvliezen. Ze bevinden zich ook in en om de mond. Dat temperatuur een invloed heeft op de smaak, is te merken aan het smaakverschil tussen gesmolten ijs en bevroren ijs. Gesmolten ijs is zoeter dan bevroren ijs. Zoete stoffen geven een hogere smaakrespons tussen de 15°C en 35°C<sup>50,51</sup>.

## Context

Een deel van onze smaakbeleving is objectief, suiker (sacharose) zal altijd zoet blijven. Maar een deel van onze smaakbeleving is ook subjectief. Zo ervaart men een maaltijd in een restaurant vaak lekkerder dan diezelfde maaltijd in een studentenmensa<sup>52</sup>. Ook verpakking kan de beleving beïnvloeden<sup>53</sup>. Zo kan een aantrekkelijke verpakking de smaak van pudding verbeteren ten opzichte van een saaie verpakking<sup>54</sup>. Bovendien kan een felle rode verpakking een yoghurt drankje zoeter en/of aantrekkelijker maken dan een pastel blauwe verpakking<sup>27,55</sup>. Vele aspecten zoals locatie, verpakking maar ook het tijdstip van de dag, beïnvloeden de smaakbeleving. Om zo dicht mogelijk bij de werkelijkheid te komen en je onder te dompelen in een reële eetcontext wordt tegenwoordig veel onderzoek gedaan naar smaakbeleving in verschillende contexten en wordt er gebruik gemaakt van zogeheten 'virtual reality' en 'immersive contexts'<sup>56</sup>.



## Zoetheid

### Zoetkracht

#### Suikers

Sacharose wordt nog steeds beschouwd als ‘de gouden standaard’ voor zoet<sup>57</sup>. De zoetkracht van andere suikers en zoetstoffen wordt vaak uitgedrukt ten opzichte van de zoetkracht van sacharose, die een referentiewaarde heeft van 1<sup>57</sup>. 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 sacharose (**Tabel 1**)<sup>57</sup>.

#### Extensieve zoetstoffen

Polyolen heten ook wel extensieve zoetstoffen en zijn afgeleid van suikers. Ze zijn meestal minder zoet dan sacharose en leveren minder energie per gram, namelijk 2.4 kcal per gram. Alleen erythritol levert 0.2 kcal per gram, maar fabrikanten mogen volgens de EU richtlijnen voor erythritol 0 kcal rekenen (tabel 1). In levensmiddelen worden ze gebruikt als zoetstof, en als vulmiddel voor volume<sup>58,59</sup>. In tegenstelling tot suikers zijn polyolen niet cariogeen (ze veroorzaken geen tandcariës, oftewel gaatjes), maar ze worden door het lichaam slecht opgenomen of onvolledig verteerd, waardoor ze een laxerende werking hebben<sup>60</sup>. Daardoor moet op een product met meer dan 10% toegevoegde polyolen ook de waarschuwing staan: “overmatig gebruik kan een laxerend effect hebben”. Hierdoor worden polyolen minder gebruikt in levensmiddelen.

#### 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<sup>57,61</sup>. De zoetheid van de intensieve zoetstoffen is overigens niet gerelateerd aan de calorische waarde, ze leveren geen of een verwaarloosbare hoeveelheid energie (tabel 1). Ten opzicht van sacharose hebben intensieve zoetstoffen vaak een bittere of metaalachtige bijmaak<sup>62,63</sup>, leveren geen volume, en/of zijn instabiel tijdens verhitten of opslag van producten<sup>60</sup>. Daarom wordt er vaak een mengsel van zoetstoffen gebruikt, of wordt suiker niet volledig, maar deels vervangen door zoetstoffen.

**Tabel 1:** Zoetkracht van verschillende suikers, extensieve en intensieve zoetstoffen ten opzichte van sacharose<sup>57,64</sup>.

	Relatieve zoetheid (sacharose = 1)	Calorische waarde (kcal/g)
<b>Suikers</b>		
Sacharose	1	4
Glucose	0,6	4
Fructose	1,2 – 1,8	4
Lactose <sup>65</sup>	0,4	4
<b>Extensieve zoetstoffen (polyolen)<sup>59</sup></b>		
Erythritol	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
<b>Intensieve zoetstoffen (5% oplossing)</b>		
Acesulfame-K	119	0
Advantaam	20.000	0
Aspartaam	200	4*
Cyclamaat	35	0
Neotaam	8.000 – 11.000	0
Rebaudioside A	450	0
Sacharine	150 – 400	0
Steviol-glycosiden (Stevia)	70 – 300	0
Sucralose	755	0

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

## Tijd-intensiteit

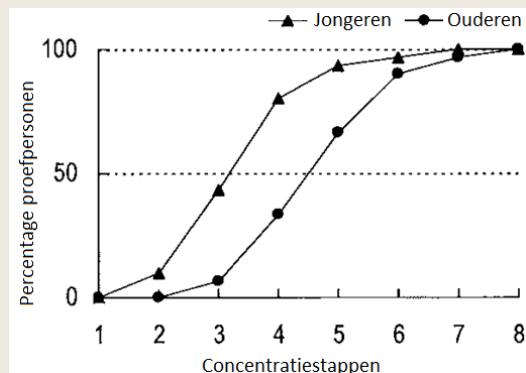
Ongeveer een halve seconde na inname van een sacharose-oplossing (9% sucrose in water) wordt de zoetheid waarneembaar in de mond. Na ongeveer 3 seconden wordt de zoetheid als meest intens ervaren, waarna de intensiteit afneemt totdat de sacharose niet meer wordt waargenomen ( $\pm$  33 seconden). Een 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 mond<sup>66-68</sup>. De zoete smaak van intensieve zoetstoffen is vaak langer te proeven dan die van sacharose, hetgeen veelal ongewenst is, omdat het de opeenvolging van smaken in een product verstoort.

## Detectie- en herkenningsdrempel

Smaakstoffen hebben een zogenaamde *detectiedrempel*, dit is de hoeveelheid waarbij de smaakstof als 'verschillend van water' herkend wordt. De *herkenningsdrempel* 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, en wordt hoger naarmate je ouder wordt (net als de herkenningsdrempel)<sup>69,70,71</sup> (**Figuur 4**). Een mogelijke verklaring voor dit verschil tussen jong en oud is dat smaakreceptorcellen van ouderen minder snel vernieuwen, wat resulteert in de achteruitgang van de smaakrespons<sup>69</sup>. Ook lijkt het erop dat vrouwen een lagere detectiewaarde voor zoet hebben dan mannen<sup>24,70,71</sup>.

## Optimale zoetheid

Vanaf de herkenningsdrempel gaat de aangenaamheid omhoog bij hogere concentraties sacharose totdat de hedonisch optimale concentratie bereikt is (de concentratie die ervaren wordt als 'het lekkerst'). Deze concentratie is verschillend per persoon, leeftijd en product, maar ligt voor vloeibare producten over het algemeen tussen 8-10% van het gewicht van het product bij volwassenen<sup>72</sup> en rond de 30% voor cake en koek<sup>73</sup>. Bij gelijke sacharoseconcentratie zijn vloeibare producten dus zoeter dan vaste producten<sup>74</sup>. Gemiddeld genomen geven kinderen (6-12 jaar) en ouderen (65+) de voorkeur aan hogere concentraties sacharose, dan adolescenten en volwassenen (19-34)<sup>75</sup>. Vooral bij



**Figuur 4:** Ouderen (65-85 jaar) hebben een hogere herkenningsdrempel voor sacharose dan jongeren (18-29 jaar)<sup>69</sup>.

volwassenen gaat de aangenaamheid omlaag naarmate de concentratie sacharose hoger is dan de hedonisch optimale concentratie<sup>76</sup>. Individuele verschillen in de gewaarwording van optimale zoetheid worden beïnvloed door verschillende factoren, variërend van genetica en etniciteit tot eerdere ervaringen<sup>77-80</sup>. Zo blijkt uit onderzoek dat kinderen tussen de 6 en 10 jaar, de voorkeur geven aan een oplossing met een hogere suikerconcentratie wanneer ze als zuigelingen regelmatig zoet water toegediend hadden gekregen<sup>79</sup>. Echter is er nog geen overkoepelend bewijs dat blootstelling aan zoetheid op jonge, of op latere leeftijd invloed heeft op de optimale zoetheid<sup>81,82</sup>.

## Zoete smaak

### Aangeboren voorkeur

We hebben een aangeboren voorkeur voor zoete smaak. Dit blijkt uit een universele voorkeur voor zoetigheid in voedsel bij de geboorte, en gedurende onze kindertijd<sup>83</sup>. Al in de baarmoeder wordt de vrucht door de inname van vruchtwater blootgesteld aan glucose en fructose<sup>84</sup>. Wanneer het vruchtwater door injectie met een zoete stimulus zoeter wordt gemaakt slikken foetussen in de baarmoeder vaker. Wanneer deze injectie echter bitter is, slikken de foetussen minder vaak<sup>85</sup>. Pasgeborenen hebben een

aangeboren voorkeur voor zoet en een afkeer van bitter en in mindere mate ook zuur<sup>86,87</sup> (**Figuur 5**). Ook kunnen pasgeborenen verschillende concentraties van zoete oplossingen onderscheiden en geven pasgeborenen en kinderen de voorkeur aan zoetere oplossingen dan volwassenen. Voor kinderen en pasgeborenen lijkt de optimale concentratie rond de 0.54-0.60 M, 185-205 g/L sacharose, voor volwassenen rond de 0.42-0.44 M, 144-151 g/L sacharose<sup>83</sup>. Daarnaast geven ze de voorkeur aan oplossingen van sucrose en fructose, boven minder zoete lactose- en glucoseoplossingen<sup>88</sup>. In vergelijking met water, hadden zoete oplossingen (zowel met als zonder calorieën) een kalmerend effect op pasgeborenen en stopten de baby's met huilen<sup>89</sup>.

### Gewenning aan zoet

Moedermelk is licht zoet, en onderzoek laat zien dat baby's van drie en zes maanden een lactoseoplossing (met gelijke concentratie aan moedermelk) verkiezen boven water. Kinderen van twaalf maanden vertonen deze voorkeur niet. De daling in voorkeur tussen zes en twaalf maanden komt waarschijnlijk door de introductie van ander vast voedsel, naast moedermelk. Dit andere vaste voedsel is niet altijd zoet, waardoor de voorkeur voor zoet mogelijk afneemt<sup>87,91</sup>.

Uit observationeel en experimenteel onderzoek komt niet duidelijk naar voren of de mate van zoetheid in het dagelijks voedingspatroon invloed heeft op de waardering, voorkeur en inname van zoet voedsel, suikers of energie. Onderzoeken laten zien dat suikerconcentraties als zoeter werden ervaren na een suikerarm dieet ten opzichte van een normaal dieet. De voorkeur voor zoetheid was hier echter niet aangepast<sup>81</sup>. Over het algemeen lijkt de voorkeur voor zoetheid op de korte termijn (enkele uren tot enkele weken) af te nemen naarmate we in ons dagelijks voedingspatroon meer bloot gesteld worden aan zoet voedsel. Echter, wat er op de lange termijn (vanaf enkele maanden) gebeurt, is onduidelijk<sup>81,82</sup>.

### Smaakvermindering

Met toenemende leeftijd treedt over het algemeen smaakvermindering op. Vooral de waarneming voor bitter en zuur, maar ook zoet en zout verzwakt<sup>69,71,92-94</sup>. Ouderen hebben over het algemeen een hogere



**Figuur 5:** De gezichtsuitdrukking van een pasgeborene na een zoete (boven) en niet-zoete (onder) stimulus<sup>90</sup>.

detectie- en herkenningsdrempel, wat duidt op een verminderde smaakwaarneming. Smaakvermindering kan komen doordat smaakreceptorcellen minder goed functioneren naarmate we ouder worden, maar ook door bijvoorbeeld een slechte mondhygiëne of het afnemen van het reukvermogen. Reuk is namelijk ook erg belangrijk bij het bepalen van smaak<sup>93,95,96</sup>. Bij ouderen ligt de optimale zoetheid dan ook vaak bij een hogere concentratie dan bij volwassenen, wat waarschijnlijk samenhangt met de smaakvermindering<sup>75,97</sup>. Onder ouderen is er een grote variatie in smaak- en geurvermogen, waardoor het hier een relatieve smaakvermindering betreft.

## Regulatie van de energiebalans in de hersenen

Een goede regulatie van energiebalans en voedingsgedrag is cruciaal voor het behoud van de gezondheid. Een verstoorde energiebalans gaat vaak samen met gezondheidsproblemen zoals obesitas, metabool syndroom en diabetes mellitus type 2<sup>98-104</sup>. De hersenen (inclusief neuro-hormonale systemen) zijn van groot belang voor een goede regulatie van de energiebalans<sup>105</sup>. De hersenen controleren en reguleren dit globaal binnen een tweetal van processen: 1) homeostatische en 2) hedonische eetregulatie. Functionele Magnetic Resonance Imaging (fMRI) kan de hersenreacties visualiseren en kwantificeren.

### Homeostatische eetregulatie

De homeostatische eetregulatie (vooral in de *hypothalamus*) is onder andere betrokken bij de controle van de energiebalans. Zo controleert dit proces wanneer we wel of niet moeten gaan eten, onder meer aan de hand van veranderingen in bloedglucosewaarden via de afgifte van insuline. Dit proces zorgt er voor dat we minder gaan eten (via aansturen van verzadiging) wanneer de bloedglucosewaarden toenemen (na voedingsinname) en meer gaan eten (via aansturing van honger) wanneer de bloedglucosewaarde te laag is.

### Hedonische eetregulatie

De hedonische eetregulatie (het dopaminesysteem; onder andere *ventrale tegmentum*, *anterior cingulate cortex*, *orbitofrontale cortex*, *striatum*) is betrokken bij de regulatie van de energiebalans via de aansturing van een beloningsreactie op de inname van voeding. Naarmate je veel blootgesteld wordt aan dezelfde smaak zal de tevredenheid en beloning afnemen. Dit fenomeen heet *sensorisch specifieke verzadiging*. Als je een reep chocolade eet zal het eerste hapje lekkerder en meer belonend zijn dan het laatste hapje.

Hedonische eetregulatie kan de homeostatische eetregulatie overstemmen, wat kan leiden tot een verstoorde energiebalans. Hierdoor kun je bijvoorbeeld blijven eten uit die zak chips of van die reep chocolade, terwijl je eigenlijk al verzadigd bent.

## Hersenreacties en de inname van suikers versus energiearme zoetstoffen

Uit verschillende onderzoeken is inmiddels gebleken dat bepaalde delen van onze hersenen anders reageren op de inname van suikers dan op zoetstoffen die geen energie leveren<sup>106-111</sup>. Bij gezonde deelnemers (gezond gewicht, in hongerige toestand) zijn met fMRI de hersenreacties gemeten. De hersenactivatie betrokken bij homeostatische en hedonische eetregulatie zijn gemeten vóór de inname van verschillende dranken met suikers (glucose, fructose of sucrose) en zoetstoffen (sucralose, allulose; een energiearme monosacharide), en ook in het kwartier ná de inname. De resultaten laten zien dat met name de energetische waarde (en niet de zoete smaak) van belang is voor de hersenactivatie<sup>105</sup>. Het is echter nog onduidelijk wat dit tot gevolgen heeft voor het eetgedrag. Met name de hersengebieden betrokken bij het homeostatische- en hedonische beloningssysteem bleken actiever te zijn vóór de inname van de suikerhoudende dranken in vergelijking met hersenactivatie ná de inname. Dus het 'hongerige' brein is een stuk actiever (o.a. in de *hypothalamus*; een gebied betrokken bij het homeostatische systeem) dan ná de inname van energie uit suikers. Je zou dus kunnen zeggen dat het hongerige brein 'actief' op zoek is naar energie om de energiebalans te behouden. De lagere activatie ná de inname van energie uit suikers wordt geïnterpreteerd als een verzadigings- en beloningsreactie van de hersenen<sup>105</sup>. Ook ander onderzoek laat zien dat bepaalde delen van de hersenen (die te maken hebben met de verzadigings- en beloningsreactie) minder actief zijn als we niet hongerig zijn<sup>106,112</sup>. De hersenactivatie in de *hypothalamus* (homeostatische eetregulatie) is het sterkst verminderd ná de inname van glucose. Een vergelijkbare hersenreactie was ook te zien voor andere suikers zoals fructose, al dan niet iets vertraagd. Er werd geen verschil gevonden in hersenactivatie in de *hypothalamus* en *ventrale tegmentum* (hedonische eetregulatie) vóór en ná de inname van zoetstoffen die géén energie leveren, zoals sucralose.



## Conclusie

De zoete smaak van eten en drinken is niet alleen een voorspeller van de energetische inhoud, maar draagt ook bij aan het genot van eten en drinken. Sacharose is één van de bekendste zoetstoffen en wordt in de mond waargenomen door de zoetreceptor, die zich op het oppervlakte van de smaakreceptorcel, op de tong (voornamelijk) 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. Polyolen hebben een laxerende werking en intensieve zoetstoffen geven vaak een bittere nasmaak en leveren weinig volume, waardoor de toepasbaarheid in levensmiddelen beperkt is.

De voorkeur voor een zoete smaak is aangeboren. Kinderen geven de voorkeur aan een zoetere smaak dan adolescenten en volwassenen. Naarmate je ouder wordt treedt smaakvermindering op. Daardoor hebben senioren soms weer een iets verhoogde voorkeur voor zoetere smaak. Over het algemeen lijkt de voorkeur voor zoetheid op de korte termijn (enkele uren tot enkele weken) af te nemen naarmate we in ons dagelijks voedingspatroon meer blootgesteld worden aan zoet voedsel. Echter, wat er op de lange termijn (vanaf enkele maanden) gebeurt is onduidelijk.

De hersenen reageren anders op suikers dan op zoetstoffen die geen energie leveren. De grootste verschillen zijn te zien in hersengebieden betrokken bij de homeostatische eetregulatie en in mindere mate in gebieden betrokken bij hedonische eetregulatie. Dit betekent dat, wanneer suikers en energiearme zoetstoffen worden geconsumeerd (al dan niet in combinatie met andere voedingsstoffen), het niet zozeer de zoete smaak, maar vooral de energetische waarde is die de hersenreactie bepaalt.

*Cosun Nutrition Center is de volgende deskundigen zeer dankbaar voor hun kritische bijdragen aan deze factsheet:*

- *Zijn Wetenschappelijke Raad, bestaande uit experts op het gebied van voeding, gezondheid en communicatie.*
- *Dr. Gerry Jager, associate professor bij de afdeling Sensoriek en Eetgedrag van de Wageningen Universiteit.*

*Cosun Nutrition Center, juni 2020*

## Referenties

- [1] Chandrashekar, J., Hoon, M. a, Ryba, N. J. P. & Zuker, C. S. The receptors and cells for mammalian taste. *Nature* 444, 288–94 (2006).
- [2] Besnard, P., Passilly-Degrace, P. & Khan, N. A. Taste of fat: a sixth taste modality? *Physiol. Rev.* 96, 151–176 (2015).
- [3] Lawless, H. T. & Heymann, H. *Sensory evaluation of food: principles and practices.* (Springer Science & Business Media, 2013).
- [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] Rolls, E. T. Taste, olfactory, and food reward value processing in the brain. *Prog. Neurobiol.* 127, 64–90 (2015).
- [6] Yamamoto, T. Brain mechanisms of sweetness and palatability of sugars. *Nutr. Rev.* 61, 5–9 (2003).
- [7] Lindemann, B. Receptors and transduction in taste. *Nature* 413, 219–25 (2001).
- [8] Fernstrom, J. D. et al. Mechanisms for sweetness. *J. Nutr.* 142, 1134–1141 (2012).
- [9] Yarmolinsky, D. a, Zuker, C. S. & Ryba, N. J. P. Common sense about taste: from mammals to insects. *Cell* 139, 234–44 (2009).
- [10] Li, X. et al. Human receptors for sweet and umami taste. *PNAS* 99, 4692–6 (2002).
- [11] Han, P., Bagenna, B. & Fu, M. The sweet taste signalling pathways in the oral cavity and the gastrointestinal tract affect human appetite and food intake: A review. *Int. J. Food Sci. Nutr.* 70, 125–135 (2019).
- [12] Calvo, S. S.-C. & Egan, J. M. The endocrinology of taste receptors. *Nat. Rev. Endocrinol.* 11, 213 (2015).
- [13] Zhang, F. et al. Molecular mechanism of the sweet taste enhancers. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 4752–4757 (2010).
- [14] Xu, H. et al. Different functional roles of T1R subunits in the heteromeric taste receptors. *PNAS* 101, 14258–63 (2004).

- [15] **Vigues, S., Dotson, C. & Munger, S.** The receptor basis of sweet taste in mammals. in *Chemosensory Systems in Mammals, Fishes, and Insects* 187–202 (2009).
- [16] **Van Avesaat, M. et al.** Intraduodenal infusion of a combination of tastants decreases food intake in humans. *Am. J. Clin. Nutr.* 102, 729–735 (2015).
- [17] **De Araujo, I. E. T., Rolls, E. T., Kringelbach, M. L., McGlone, F. & Phillips, N.** Taste-olfactory convergence, and the representation of the pleasantness of flavour, in the human brain. *Eur. J. Neurosci.* 18, 2059–2068 (2003).
- [18] **Auvray, M. & Spence, C.** The multisensory perception of flavor. *Conscious. Cogn.* 17, 1016–1031 (2008).
- [19] **Frank, R. A. & Byram, J.** Taste–smell interactions are tastant and odorant dependent. *Chem. Senses* 13, 445–455 (1988).
- [20] **Stevenson, R. J. & Boakes, R. A.** Sweet and Sour Smells: Learned Synesthesia Between the Senses of Taste and Smell. (2004).
- [21] **Stevenson, R. J., Prescott, J. & Boakes, R. A.** Confusing tastes and smells: how odours can influence the perception of sweet and sour tastes. *Chem. Senses* 24, 627–635 (1999).
- [22] **Labbe, D. & Martin, N.** Impact of novel olfactory stimuli at supra and subthreshold concentrations on the perceived sweetness of sucrose after associative learning. *Chem. Senses* 34, 645–651 (2009).
- [23] **Bushdid, C., Magnasco, M. O., Vosshall, L. B. & Keller, A.** Humans can discriminate more than 1 trillion olfactory stimuli. *Science (80-. ).* 343, 1370–1372 (2014).
- [24] **Martin, L. J. & Sollars, S. I.** Contributory role of sex differences in the variations of gustatory function. *J. Neurosci. Res.* 95, 594–603 (2017).
- [25] **Hornung, D. E.** Nasal anatomy and sense of smell. in *Taste and Smell. An Update.* (2006).
- [26] **Nederlandse Vereniging voor Keel-Neus-Oorkunde en Heelkunde van het Hoofd-Halsgebied.** Reuk.
- [27] **Tijssen, I., Zandstra, E. H., de Graaf, C. & Jager, G.** Why a 'light' product package should not be light blue: Effects of package colour on perceived healthiness and attractiveness of sugar- and fat-reduced products. *Food Qual. Prefer.* 59, 46–58 (2017).
- [28] **Szczesniak, A. S.** Texture is a sensory property. *Food Qual. Prefer.* 13, 215–225 (2002).
- [29] **Maga, J.** Influence of color on taste thresholds. *Chem. Senses* 115–119 (1974).
- [30] **Wang, Q. J. et al.** The role of intrinsic and extrinsic sensory factors in sweetness perception of food and beverages: A review. *Foods* 8, 211 (2019).
- [31] **Spence, C.** Background colour & its impact on food perception & behaviour. *Food Qual. Prefer.* 68, 156–166 (2018).
- [32] **Spence, C., Levitan, C. A., Shankar, M. U. & Zampini, M.** Does food color influence taste and flavor perception in humans? *Chemosens. Percept.* 3, 68–84 (2010).
- [33] **Spence, C. & Velasco, C.** On the multiple effects of packaging colour on consumer behaviour and product experience in the 'food and beverage' and 'home and personal care' categories. *Food Qual. Prefer.* 68, 226–237 (2018).
- [34] **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).
- [35] **Johnson, J. & Clydesdale, F.** Perceived sweetness and redness in colored sucrose solutions. *J. Food Sci.* 47, 747–752 (1982).
- [36] **Long, M. W. et al.** Cost effectiveness of a sugar-sweetened beverage excise tax in the US. *Am. J. Prev. Med.* 49, 112–123 (2015).
- [37] **Wei, S.-T., Ou, L.-C., Luo, M. R. & Hutchings, J. B.** Optimisation of food expectations using product colour and appearance. *Food Qual. Prefer.* 23, 49–62 (2012).
- [38] **Spence, C.** On the psychological impact of food colour. *Flavour* 4, 21 (2015).
- [39] **Huang, L. & Lu, J.** Eat with your eyes: Package color influences the expectation of food taste and healthiness moderated by external eating. *Mark. Manag.* 25, 71–87 (2015).
- [40] **Van Doorn, G. H., Willemin, D. & Spence, C.** Does the colour of the mug influence the taste of the coffee? *Flavour* 3, 10 (2014).
- [41] **Piqueras-Fiszman, B. & Spence, C.** Do the material properties of cutlery affect the perception of the food you eat? An exploratory study. *J. Sens. Stud.* 26, 358–362 (2011).
- [42] **Wang, Q. J., Carvalho, F. R., Persoone, D. & Spence, C.** Assessing the effect of shape on the evaluation of expected and actual chocolate flavour. *Flavour* 6, 2 (2017).
- [43] **Spence, C. & Ngo, M. K.** Assessing the shape symbolism of the taste, flavour, and texture of foods and beverages. *Flavour* 1, 12 (2012).
- [44] **Velasco, C., Woods, A. T., Petit, O., Cheok, A. D. & Spence, C.** Crossmodal correspondences between taste and shape, and their implications for product packaging: A review. *Food Qual. Prefer.* 52, 17–26 (2016).
- [45] **Velasco, C., Salgado-Montejo, A., Marmolejo-Ramos, F. & Spence, C.** Predictive packaging design: Tasting shapes, typefaces, names, and sounds. *Food Qual. Prefer.* 34, 88–95 (2014).
- [46] **Woods, A. T. et al.** Effect of background noise on food perception. *Food Qual. Prefer.* 22, 42–47 (2011).
- [47] **Stone, H. & Oliver, S.** Effect of viscosity on the detection of relative sweetness intensity of sucrose solutions. *J. Food Sci.* 31, 129–134 (1966).
- [48] **Sala, G., Stieger, M. & van de Velde, F.** Serum release boosts sweetness intensity in gels. *Food Hydrocoll.* 24, 494–501 (2010).
- [49] **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).
- [50] **Talavera, K. et al.** Heat activation of TRPM5 underlies thermal sensitivity of sweet taste. *Nature* 438, 1022–5 (2005).

- [51] **Talavera, K., Ninomiya, Y., Winkel, C., Voets, T. & Nilius, B.** Influence of temperature on taste perception. *Cell. Mol. life Sci.* 64, 377 (2007).
- [52] **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).
- [53] **Piqueras-Fiszman, B. & Spence, C.** Sensory expectations based on product-extrinsic food cues: An interdisciplinary review of the empirical evidence and theoretical accounts. *Food Qual. Prefer.* 40, 165–179 (2015).
- [54] **Rozin, P. & Pangborn, R. M.** Simultaneous and temporal contextual influences on food acceptance. *Food Qual. Prefer.* 4, 11–20 (1993).
- [55] **Tijssen, I. O. J. M. et al.** Colouring perception: Package colour cues affect neural responses to sweet dairy drinks in reward and inhibition related regions. *Appetite* 142, 104378 (2019).
- [56] **Jaeger, S. R. & Porcherot, C.** Consumption context in consumer research: methodological perspectives. *Curr. Opin. Food Sci.* 15, 30–37 (2017).
- [57] **Ashurst, P. R.** Chemistry and technology of soft drinks and fruit juices. (Blackwell Publishing Ltd, 2005).
- [58] **Wageningen Univeristy.** www.food-info.net.
- [59] **Mortensen, A.** Sweeteners permitted in the European Union: safety aspects. *Scand. J. Food Nutr.* 50, 104–116 (2006).
- [60] **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).
- [61] **Spillane, W.** Optimising sweet taste in foods. (Woodhead Publishing Limited, 2006).
- [62] **Świąder, K., Waszkiewicz-Robak, B., Świdorski, F. & Kostyra, E.** Sensory properties of some synthetic high-intensity sweeteners in water solutions. *J. Sci. Food Agric.* 89, 2030–2038 (2009).
- [63] **Wiet, G. & Beyts, K.** Sensory characteristics of sucralose and other high intensity sweeteners. *J. Food Sci.* 57, 1014–1019 (1992).
- [64] **Laffitte, A., Neiers, F. & Briand, L.** Characterization of taste compounds: chemical structures and sensory properties. Guichard, E., Le Bon, AM, Morzel, M., Salles, C. Wiley-Blackwell, Oxford, UK (2016).
- [65] **Van de Weerd, J., Mortier, T. & Chiaverini, N.** Wat eten we? Over voeding en chemie. (Garant Uitgevers nv, 2014).
- [66] **Ketelsen, S., Keay, C. & Wiet, S.** Time-intensity parameters of selected carbohydrate and high potency sweeteners. *J. Food Sci.* (1993).
- [67] **Dubois, G. E. & Lee, J. F.** A simple technique for the evaluation of temporal taste properties. *Chem. Senses* 7, 237–247 (1983).
- [68] **Hanger, L. Y., Lotz, A. & Lepeniotis, S.** Descriptive profiles of selected high intensity sweeteners (HIS), HIS blends, and sucrose. 61, 456–459 (1996).
- [69] **Fukunaga, A., Uematsu, H. & Sugimoto, K.** Influences of aging on taste perception and oral somatic sensation. *Journals Gerontol. Med. Sci.* 60A, 109–13 (2005).
- [70] **Yoshinaka, M. et al.** Age and sex differences in the taste sensitivity of young adult, young-old and old-old J apanese. *Geriatr. Gerontol. Int.* 16, 1281–1288 (2016).
- [71] **Barragán, R. et al.** Bitter, sweet, salty, sour and umami taste perception decreases with age: sex-specific analysis, modulation by genetic variants and taste-preference associations in 18 to 80 year-old subjects. *Nutrients* 10, 1539 (2018).
- [72] **Drewnowski, A.** Taste preferences and food intake. *Annu. Rev. Nutr.* 17, 237–53 (1997).
- [73] **Abdallah, L., Chabert, M., Le Roux, B. & Louis-Sylvestre, J.** Is pleasantness of biscuits and cakes related to their actual or to their perceived sugar and fat contents? *Appetite* 30, 309–324 (1998).
- [74] **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).
- [75] **Zandstra, E. H.** Sensory perception and pleasantness of orange beverages from childhood to old age. *Food Qual. Prefer.* 9, 5–12 (1998).
- [76] **De Graaf, C. & Zandstra, E. H.** Sweetness intensity and pleasantness in children, adolescents, and adults. *Physiol. Behav.* 67, 513–20 (1999).
- [77] **Beauchamp, G. K. & Moran, M.** Dietary experience and sweet taste preference in human infants. *Appetite* 3, 139–152 (1982).
- [78] **Drewnowski, A. & Levine, A. S.** Sugar and Fat-From Genes to Culture. *J. Nutr.* 133, 829S-830S (2003).
- [79] **Pepino, M. Y. & Mennella, J. A.** Factors contributing to individual differences in sucrose preference. *Chem. Senses* 30 Suppl 1, i319-20 (2005).
- [80] **Mennella, J. A., Pepino, M. Y. & Reed, D. R.** Genetic and environmental determinants of bitter perception and sweet preferences. *Pediatrics* 115, e216–e222 (2005).
- [81] **Wise, P. M., Nattress, L., Flammer, L. J. & Beauchamp, G. K.** Reduced dietary intake of simple sugars alters perceived sweet taste intensity but not perceived pleasantness. *Am. J. Clin. Nutr.* 103, 50–60 (2016).
- [82] **Appleton, K. M., Tuorila, H., Bertenshaw, E. J., De Graaf, C. & Mela, D. J.** Sweet taste exposure and the subsequent acceptance and preference for sweet taste in the diet: systematic review of the published literature. *Am. J. Clin. Nutr.* 107, 405–419 (2018).
- [83] **Mennella, J. A. & Bobowski, N. K.** The sweetness and bitterness of childhood: Insights from basic research on taste preferences. *Physiol. Behav.* 152, 502–507 (2015).
- [84] **Bakalar, N.** Sensory Science: Partners in flavour. *Nature* 486, (2012).
- [85] **Liley, A.** Disorders of amniotic fluid. *Pathophysiol. gestation Fetal Placent. Disord.* 157–206 (1972).

- [86] **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).
- [87] **Ventura, A. K. & Mennella, J. A.** Innate and learned preferences for sweet taste during childhood. *Curr. Opin. Clin. Nutr. Metab. Care* 14, 379–384 (2011).
- [88] **Maller, O. & Turner, R. E.** Taste in acceptance of sugars by human infants. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 84, 496–501 (1973).
- [89] **Barr, R. G. et al.** The response of crying newborns to sucrose: Is it a 'sweetness' effect? *Physiol. Behav.* 66, 409–417 (1999).
- [90] **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).
- [91] **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).
- [92] **Sergi, G., Bano, G., Pizzato, S., Veronese, N. & Manzato, E.** Taste loss in the elderly: Possible implications for dietary habits. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.* 57, 3684–3689 (2017).
- [93] **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).
- [94] **Heft, M. W. & Robinson, M. E.** Age differences in orofacial sensory thresholds. *J. Dent. Res.* 89, 1102–5 (2010).
- [95] **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).
- [96] **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).
- [97] **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).
- [98] **Ley, S. H., Hamdy, O., Mohan, V. & Hu, F. B.** Prevention and management of type 2 diabetes: dietary components and nutritional strategies. *Lancet* 383, 1999–2007 (2014).
- [99] **Hall, K. D. et al.** Calorie for calorie, dietary fat restriction results in more body fat loss than carbohydrate restriction in people with obesity. *Cell Metab.* 22, 427–436 (2015).
- [100] **Hall, K. D. et al.** Energy expenditure and body composition changes after an isocaloric ketogenic diet in overweight and obese men. *Am. J. Clin. Nutr.* 104, 324–333 (2016).
- [101] **Hall, K. D.** A review of the carbohydrate–insulin model of obesity. *Eur. J. Clin. Nutr.* 71, 323–326 (2017).
- [102] **Spiegelman, B. M. & Flier, J. S.** Obesity and the regulation of energy balance. *Cell* 104, 531–543 (2001).
- [103] **Van Kreijl, C. F. & Knaap, A.** *Ons eten gemeten: Gezonde voeding en veilig voedsel in Nederland.* (Bohn Stafleu van Loghum, 2004).
- [104] **Acheson, K. J. et al.** Glycogen storage capacity and de novo lipogenesis during massive carbohydrate overfeeding in man. *Am. J. Clin. Nutr.* 48, 240–247 (1988).
- [105] **van Opstal, A. M.** Functional brain responses in the maintenance of energy balance. (2019).
- [106] **van Rijn, I., de Graaf, C. & Smeets, P. A. M.** Tasting calories differentially affects brain activation during hunger and satiety. *Behav. Brain Res.* 279, 139–147 (2015).
- [107] **Frank, G. K. W. et al.** Sucrose activates human taste pathways differently from artificial sweetener. *Neuroimage* 39, 1559–69 (2008).
- [108] **Turner, C. E., Byblow, W. D., Stinear, C. M. & Gant, N.** Carbohydrate in the mouth enhances activation of brain circuitry involved in motor performance and sensory perception. *Appetite* 80, 212–219 (2014).
- [109] **Chambers, E. S., Bridge, M. W. & Jones, D. A.** Carbohydrate sensing in the human mouth: effects on exercise performance and brain activity. *J. Physiol.* 587, 1779–1794 (2009).
- [110] **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).
- [111] **Griffioen-Roose, S. et al.** Effect of replacing sugar with non-caloric sweeteners in beverages on the reward value after repeated exposure. *PLoS One* 8, (2013).
- [112] **Haase, L., Cerf-Ducastel, B. & Murphy, C.** Cortical activation in response to pure taste stimuli during the physiological states of hunger and satiety. *Neuroimage* 44, 1008–1021 (2009).
- [113] **Spence, C.** Tasting in the air: a review. *Int. J. Gastron. food Sci.* 9, 10–15 (2017).