

15. Sensorische kenmerken en het gebruik van voedingsmiddelen

*J. Louis-Sylvestre, Laboratorium voor neurobiologie van de voeding, Université P. et M. Curie - 75005
Parijs*

Een uitgave van Servier Benelux,

Inhoud:

De eetlust.....	3
Het inwendige hongersignaal.....	3
Sensorische informatie	3
Traject van de sensorische informatie	4
De eigenlijke maaltijd.....	5
De rol an de hedonische waarde van voedingsmiddelen.....	6
Hedonische waarde van voedingsmiddelen en de verbruikte hoeveelheid.....	6
Hedonische waarde en terugkeer naar de toestand van honger	8
Hedonische waarde en postprandiale thermogenese.....	8
De fysiologische factoren van de hedonische waarde	8
Aangeboren of vroegtijdig verworven smaken	8
Neofobie	8
Geheugen voor voedingsmiddelen	9
Geconditioneerde preferenties.....	9
Geconditioneerde aversies	10
Geconditioneerde verzadiging	11
Objectieve evaluatie van de smakelijkheid bij de mens	12

Het levend organisme is een machine die op chemische energie functioneert. Deze machine heeft brandstof nodig, maar ook elementen die onontbeerlijk zijn voor de chemische reacties die de energie in voedingsmiddelen kunnen omzetten in bruikbare energie. Zeer schematisch kan men stellen dat de vitaminen en sommige mineralen het “smeermiddel” zijn, dat ervoor zorgt dat de machine gesmeerd draait. Het organisme is een machine die slijtage ondergaat; het moet bijvolg worden voorzien van de nodige elementen om zijn weefsels te hernieuwen (“wisselstukken”). Deze elementen zijn de grondstoffen, die niet door het lichaam kunnen worden gesynthetiseerd: de zgn. essentiële vetzuren, sommige aminozuren, maar ook sommige bestanddelen, zoals ijzer (voor hemoglobine), calcium (voor beenderen), enz.

Het voedingsgedrag, de eerste fase van de voeding van een dierlijk wezen, bestaat in het opsporen, de selectie en de actieve inname van voedingsmiddelen. Daarop volgen een aantal fysische en chemische metabole processen in de zeer brede zin van het woord, die instaan voor de dekking van de cellulaire behoeften.

Het dierlijk of menselijk organisme selecteert eerst substanties, die in zijn omgeving aanwezig zijn; deze substanties worden vervolgens opgenomen; het “bevatten” van het voedsel gebeurt dank zij de zintuigen die het “tussenvlak” (“interface”) vormen tussen het organisme en de omgeving. Zoals elk gedrag wordt het voedingsgedrag slechts ingeleid, voortgezet of herbegonnen omdat het genot verschaft. De regulatie van het voedingsgedrag impliceert een terugkoppeling tussen het dekken van de kwantitatieve en/of kwalitatieve behoeften en de ingestie.

Het is duidelijk dat deze feedback-controle niet uitgaat van het primaire signaal van de zintuiglijke organen, maar van de interpretatie van dit signaal in termen van genot, dat wordt ervaren bij de door het voedingsmiddel veroorzaakte sensorische stimulatie. Dit genot voorspelt hap na hap de omvang van de ingestieve respons, die zal doorgaan tot de ingestie wordt stopgezet.

Daaruit volgt dat de ingestieve respons een maat is van de hedonische waarde van het voedingsmiddel (grieks, *hèdonè*: genot); de Fransen spreken van “*palatabilité*” (“de smakelijkheid”), een oud Frans woord dat bijv. door Erasmus werd gebruikt in zijn “Lof der zotheid” en dat in het midden van de 17^{de} eeuw in de Engelse taal werd opgenomen (“*palatability*”) (12-delig woordenboek van de Universiteit van Oxford).

De inname van voedingsmiddelen houdt op omdat de ingestie niet meer aangenaam is, m.a.w. de intense hedonische waarde in het begin van de inname is weggevallen.

Tussen de ingestie en het einddoel, dat bereikt wordt na absorptie, vertering..., verloopt zo veel tijd dat een vergelijking niet in één maaltijd tot stand komt. De sensorische kenmerken van voedingsmiddelen worden progressief geassocieerd met de post-ingestieve effecten: aldus wordt een dubbel sensorisch en metabool beeld gecreëerd. Het organisme verwijst totaal onbewust naar dit beeld om vooruit te lopen op de aangename of onaangename gevolgen van de ingestie.

Zo worden door aanleren de smakelijkheid van voedingsmiddelen en de evolutie ervan tijdens de maaltijd gemoduleerd door hun nutritionele kwaliteiten. De aangeboren “smaken voor” (preferenties) en de aangeboren afkeer (aversies), de vroegtijdig ontwikkelde basispreferenties worden omgezet in door conditionering verworven preferenties en aversies, die vervolgens nog kunnen evolueren.

De eetlust

Ratten, die vrij over voedsel beschikken, of mensen, die intens met iets bezig zijn, begeven zich in een rustige omgeving plots naar resp. de voederbak of het restaurant. Welk signaal speelt hierin een rol?

Het inwendige hongersignaal

Daar glucose de belangrijkste energiebron voor de cellen is, suggereerde Jean Mayer (1955) in het kader van zijn glucostatistische theorie dat een daling van de glycemie het inwendige hongersignaal zou kunnen zijn. Nochtans werd het snel duidelijk dat, hoewel de circulerende glucose niet kan dienen als brandstof voor de cellen, de persoon toch grote honger kan hebben ondanks een hoge glycemie. Het fysiologisch signaal leek dan wellicht niet een daling van het absoluut niveau van de glycemie te kunnen zijn, maar een daling van de hoeveelheid glucose, die door de cellen wordt verbruikt. Men heeft thans experimenteel aangetoond dat een dergelijke glucopenie een gedrag van voedselinname induceert.

Wat het echt fysiologisch proces betreft, wordt deze hypothese thans ondersteund door een reeks argumenten. Bij ratten, die vrij kunnen bewegen en vrij over voedsel beschikken, werd een langdurige continue en simultane registratie van de voedingssequentie en van de evolutie van de glycemie in de tijd uitgevoerd. Hierbij werd aangetoond dat elke maaltijd wordt voorafgegaan door een daling van de glycemie (6,5 %), die zich ongeveer 5 minuten vóór het begin van de maaltijd instelt (Louis-S ylvestre en Le Magnen, 1980).

Als deze “preprandiale hypoglycemie” experimenteel wordt gecorrigeerd, wordt de voorziene maaltijd uitgesteld en de ratten beginnen pas te eten als een nieuwe hypoglycemie optreedt. Dit fenomeen van de preprandiale hypoglycemie werd zopas ook bij de mens aangetoond.

Uit dit alles kan worden vermoed dat deze daling van de glycemie overeenstemt met de uitputting van de gastro-intestinale reserve, samengesteld uit de voedingsmiddelen die bij de vorige maaltijd werden ingenomen.

De elementen, die gevoelig zijn voor dit intracellulair tekort aan beschikbare energie, zijn waarschijnlijk in de hypothalamus gelokaliseerd. De laterale regio van de hypothalamus bevat immers neuronen, die gevoelig zijn voor de lokale injectie van glucose. Deze neuronen reageren ook op een experimenteel opgewekte lichte perifere hypoglycemie, waarbij precies de preprandiale hypoglycemie wordt nagebootst. Tenslotte werden bij ratten, katten en apen in deze regio ook neuronen aangetoond, waarvan de activiteit tijdens of onmiddellijk vóór de voedselinname verandert.

Elke spontane maaltijd wordt dus bij het proefdier en de proefpersoon voorafgegaan door een preprandiale hypoglycemie, waarvoor centrale (hypothalamische) zenuwcellen gevoelig zijn. In deze metabole toestand “richt” het organisme zich naar hetgeen een voedingsmiddel kan zijn, kent het of herkent het aan zijn sensorische kenmerken.

Sensorische informatie

De sensorische kenmerken van plantaardige of dierlijke voedingsmiddelen, d.w.z. het aspect, de smaak, de geur, de samenstelling ervan, zijn te wijten aan sommige bestanddelen, die nutritioneel doorgaans geen actieve voedingselementen zijn: de enige uitzonderingen zijn de suikers en natriumchloride. Niet alle koolhydraten zijn echter zoet, sommige voedingsmiddelen bevatten niet-calorische zoetstoffen en lithiumchloride, dat even zout smaakt als natriumchloride, is toxisch.

Eiwitten, lipiden, enz. hebben geen specifiek aroma ("flavour" in het engels); het speciale aroma ("flavour" in het engels) van vlees, oliën, groenten en fruit is te wijten aan "natuurlijke additieven" die niets te maken hebben met de voedingseigenschappen, maar toch steeds aanwezig zijn. Dankzij deze specifieke en permanente associatie kunnen vlees, fruit, enz. worden onderscheiden en herkend; ook de ene vleessoort kan van de andere worden gedifferentieerd. Eender welke ongerijmdheid, bijv. vlees met vruchtensmaak, induceert een neofobische afstoting (zie verder), net zoals elk onbekend voedingsmiddel.

Voedingsmiddelen worden geïdentificeerd door de sensorische systemen in de hersenen. Deze sensorische systemen bestaan uit de geurzin, de smaakzin maar ook het visueel apparaat en de organen van de mechanische en thermische gevoeligheid van de mondholte en de farynx. In het licht van deze gegevens is het duidelijk dat deze "perifere sensorische analysator" geen chemische of nutritieve informatie in de brede zin van het woord verschaft. Deze informatie wordt pas verkregen na de tussenkomst van de chemosensibiliteit van de darmen en vervolgens van de inwendige sensibiliteit, die de heilzame (vermindering van een energietekort, aanvulling van een energietekort) of schadelijke (gastro-intestinale malaise) post-ingestieve effecten melden.

Traject van de sensorische informatie

De elementen, die gevoelig zijn voor het inwendige hongersignaal, bevinden zich waarschijnlijk lateraal in de hypothalamus. Alle sensorische informatie afkomstig van de mondstreek (visuele, reuk- en smaakinformatie) maar ook van de ingewanden (informatie over de maaguitzetting, de intestinale chemosensibiliteit, de inwendige metabole receptoren) komt toe **in dezelfde streek van de hypothalamus**.

Bovendien hebben alle externe en interne sensorische banen projecties naar het rhinencephalon of limbisch systeem en in het bijzonder naar de amygdala rhinencephalica, die een zeer belangrijke rol speelt bij de integratie van de sensorische boodschappen en aldus bijdraagt tot de leerprocessen die verder nog besproken zullen worden. Deze convergentie is merkwaardig.

De eerste schakel van de sensorische banen, vertrekkende van de smaak- of darmreceptoren, is de kern (nucleus) van de tractus solitarius (NTS) in het ruggemerg; de twee banen lopen er parallel maar zijn onderling met elkaar verbonden. Daardoor zal vanop dit niveau de informatie over de uitzetting van de maag bijv. de smaakinformatie kunnen moduleren.

Vandaar vertrekken dalende projecties naar de motorische kernen van de hersenzenuwen en de sympathische en parasymphatische preganglionaire kernen, die aan de basis liggen van de motorische, metabole en hormonale reflexresponsen. De tweede halte bevindt zich in de pons (para-brachiale kern of NPB). Ook daar lopen de twee banen nog parallel. Vanaf dit ogenblik echter volgen de vezels, die de smaak- en de viscerale informatie voortgeleiden, dezelfde banen en hun projecties convergeren op dezelfde structuren.

Alle stijgende vezels van de parabrachiale kern volgen enerzijds de thalamocorticale baan en richten zich anderzijds naar de amygdala rhinencephalica met collateralen naar de laterale hypothalamus. Deze schakelingen suggereren dat de smaak- en viscerale informatie op gecoordineerde wijze de activiteit van de hypothalamische en limbische structuren moduleert. Op hun beurt zenden deze structuren dalende vezels naar de parabrachiale kern en de kern van de tractus solitarius. De motorische ingestieve responsen en de metabole responsen kunnen aldus worden gemoduleerd door de activiteit van de hypothalamus en van het limbisch systeem.

En wat met de sensorische boodschappen? Vanuit de inferotemporale cortex lopen visuele banen in grote getale naar de basolaterale amygdala en vandaar naar de laterale hypothalamus. De visuele informatie, die door aanleren wijzigingen kan ondergaan, komt dus ook toe in de laterale hypothalamus.

De reukinformatie bereikt de hypothalamus via meerdere banen, vooral een rechtstreekse baan en een baan die via de mediane kern van de amygdala loopt.

Naast de primaire of door het limbisch systeem gecodeerde sensorische informatie, die de hypothalamus ontvangt, wordt thans aangenomen dat hoger gelegen corticale structuren een modulerende invloed uitoefenen op de activiteit van de hypothalamus. Emoties, stress, woede, enz. kunnen zo een effect hebben op de inname van voedingsmiddelen.

De stimulering van de perifere sensorische organen door voedingsmiddelen levert zowel **kwalitatieve** als **kwantitatieve** informatie. Deze informatie wordt in het centraal zenuwstelsel verwerkt, waardoor het produkt kan worden geïdentificeerd. Daarnaast is er nog een derde type informatie, nl. de affectieve informatie, d.w.z. de intensiteit van het sensorisch genot of het misnoegen dat met de ingestie gepaard gaat.

Ter hoogte van de hypothalamus en het rhinencephalon in het bijzonder zijn er twee grote fysiologische systemen die een tegengestelde werking hebben: het zgn. "beloningssysteem" of systeem van positieve versterking, en het zgn. "bestraffingssysteem" of systeem van negatieve versterking. Dit werd experimenteel als volgt aangetoond: door middel van een klein toestel, dat het dier zelf kan bedienen, kan het zichzelf elektrische impulsen toedienen via een elektrode die vooraf in de onderzochte hersenstructuur werd aangebracht. Als de stimulatie aangenaam is, zal het dier zichzelf constant stimuleren; als de stimulatie onaangenaam is, zal het dier vermijden het circuit te sluiten; als de stimulatie onverschillig is, zal het dier nu en dan eens tussenkomen. De topografie van het beloningssysteem is thans goed gekend, nl. het loopt doorheen de frontale regio's van het rhinencephalon en passeert de laterale hypothalamus. Men dient op te merken dat op bepaalde plaatsen (laterale hypothalamus) de autostimulatie intens is als het dier honger heeft, en onbestaande is als het dier verzadigd is.

In de laterale hypothalamus bevinden zich de glucoreceptoren die gevoelig zijn voor het inwendige hongersignaal. Daar wordt alle perifere en viscerale sensorische informatie bijeengebracht, zowel de onbewerkte als de bewerkte en gemoduleerde informatie.

De eigenlijke maaltijd

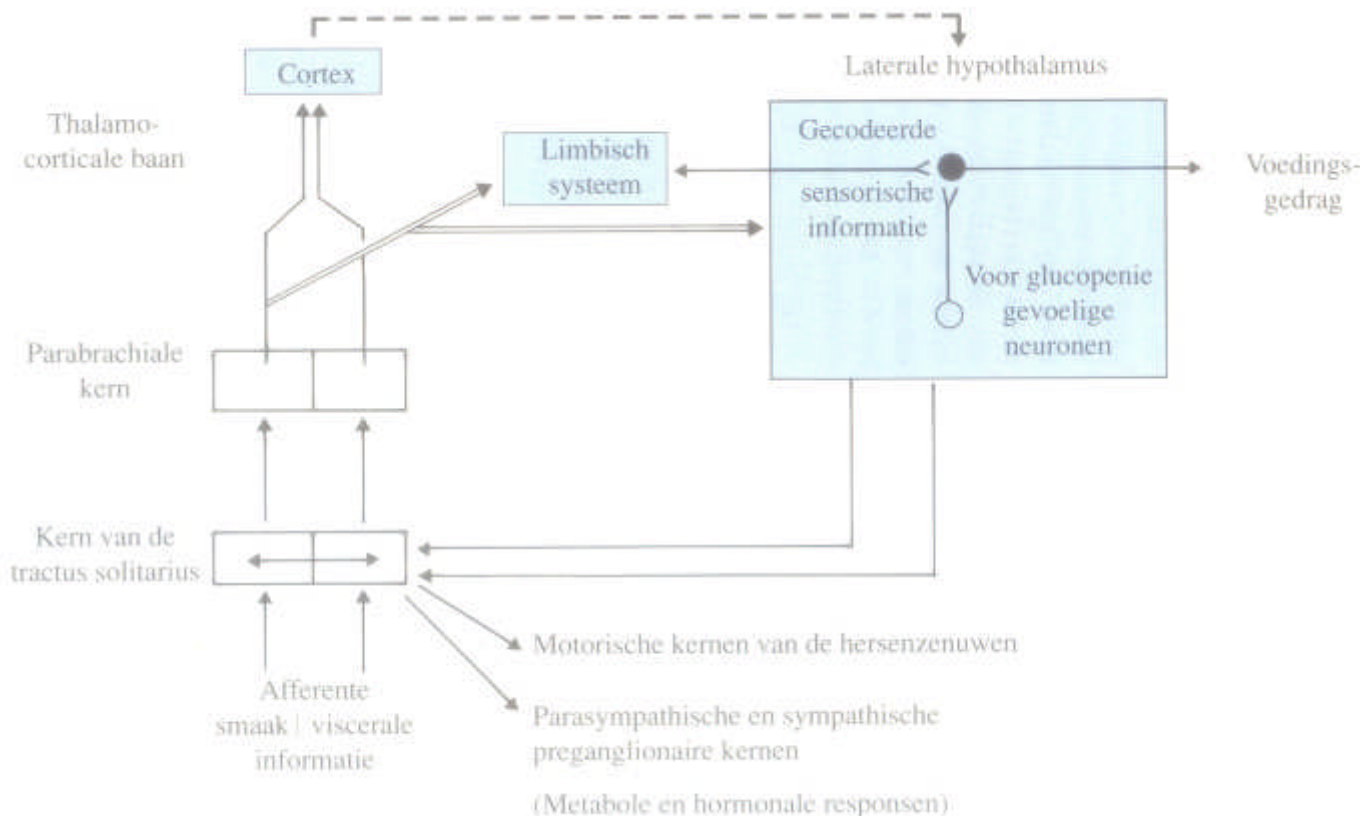
Er werden prachtige onderzoeken verricht bij apen, bij dewelke werd aangetoond dat sommige cellen van de laterale hypothalamus "reageren" op het zien en de smaak van het voedsel. Deze reacties - veranderingen van de elektrische activiteit gemeten met behulp van in de cel ingeplante elektroden - treden op indien, en enkel **indien het dier honger heeft**, en indien het aangeboden element kan worden opgenomen. Deze reacties treden niet op als het aangeboden voedingsmiddel onbekend is, maar wel als het dier na aanleren met het voedingsmiddel vertrouwd geworden is.

De intensiteit van deze responsen neemt toe met de voorkeur van het dier -die trouwens tot uiting zal komen in de verbruikte hoeveelheid. De responsen houden op als het dier verzadigd is, maar verschijnen terug als nieuw voedsel wordt aangeboden en opgenomen. Deze resultaten onderstrepen aldus vooreerst de noodzakelijke synergie tussen de inwendige metabole toestand en de sensorische stimulaties bij het initiëren van de voedselinname; vervolgens wijzen ze op de

invloed van de smakelijkheid en de evolutie ervan tijdens de maaltijd; tenslotte tonen ze aan dat de verzadiging sensorisch specifiek is: het dier kan opnieuw gaan eten als een ander voedingsmiddel wordt aangeboden.

Bij inplanting van een elektrode worden dezelfde neuronen door het dier zelf intens gestimuleerd als, en enkel als het honger heeft. Elektrische stimulatie schijnt hetzelfde genot te verschaffen als het voedsel zelf: als het dier honger heeft, zal het zichzelf elektrisch stimuleren... of voedsel zoeken; als het verzadigd is, doet het geen van beide.

Het motorisch programma van de ingestieve respons kan waarschijnlijk door de activiteit van deze neuronen worden geïnduceerd en **gemoduleerd** (figuur 1).



Figuur 1. Vereenvoudigd schema van de smaak- en de viscerale banen.

Hoe beter het voedsel smaakt, des te meer wordt ervan verbruikt. Dit kan worden bevestigd door observatie of experimenteel, op voorwaarde dat men vergelijkt wat vergelijkbaar is, d.w.z. er mogen dus geen andere factoren, zoals de toestand van het proefdier, de aard van het voedsel, de temperatuur, enz. een rol spelen. Welke rol speelt de factor "hedonische waarde" bij het voedselgebruik?

De rol an de hedonische waarde van voedingsmiddelen

Hedonische waarde van voedingsmiddelen en de verbruikte hoeveelheid

De intensiteit van de ingestieve respons zou gewoonweg kunnen worden verklaard door de intensiteit van de respons van de hypothalamische neuronen. Onderzoeken bij de aap hebben duidelijk aangetoond dat er een rechtstreekse relatie bestaat tussen de intensiteit van de neuronale activiteit en de intensiteit van de gedragsreactie.

Er blijkt overigens een relatie te bestaan tussen het hedonisch aspect van de voedselinname en de secretie van endogene opiaten, maar dit fenomeen houdt verband met de eerder beschreven activatie. De ontdekking van endogene liganden voor de cerebrale opiaatreceptoren heeft aanleiding gegeven tot heel wat speculaties over hun fysiologische rol. De eerste aanwijzingen voor een mogelijke rol van de endogene opiaten bij het voedingsgedrag zijn afkomstig van farmacologische studies: perifere of centrale injecties van synthetische of natuurlijke opiaten en hun antagonisten. Nieuwe resultaten suggereren dat de cerebrale opiaten een rol zouden kunnen spelen bij de voedselbeloning. Injectie van naloxon bij ratten vermindert de voorkeur voor gesuikerde oplossingen en verhoogt de afkeer voor bittere oplossingen. Na in-gestie ad libitum van chocolademelk of snoep gedurende 20 minuten daalt de concentratie van bèta-endorfinen in de hypothalamus; dit wijst aldus op een verhoogde secretie van bèta-endorfinen door de hypothalamus.

Recente onderzoeken bij ratten hebben aangetoond dat er een postprandiale analgesie bestaat en dat de omvang van de maaltijd en de stijging van de nociceptieve drempel sterk gecorreleerd zijn en dat, als alle parameters overigens onveranderd blijven, er ook een correlatie bestaat tussen de smakelijkheid van de voedingsmiddelen en de stijging van de pijndrempel. Het is bovendien goed gekend dat de nociceptieve drempel stijgt na centrale secretie van opiaten.

Op basis van het feit dat de injectie van talrijke opiaten de autostimulatie drempel van de laterale hypothalamus verlaagt, hebben Dum en medewerkers kunnen suggereren dat de endogene opiaten en vooral bèta-endorfine in de hypothalamus de activatie van het cerebrale beloningssysteem door aangename stimuli zouden kunnen bevorderen. Een eenvoudige samenvatting zou de volgende zijn: het innemen van goed voedsel geeft een betere beloning omdat meer endogene opiaten worden gesecreteerd, die op hun beurt de inname van voedingsmiddelen nog meer stimuleren.

Er kan nog een derde mechanisme een rol spelen. De presentatie en de ingestie van een voedingsmiddel veroorzaken een groot aantal fysiologische responsen; dit gebeurt via de sensorische eigenschappen van het voedingsmiddel. Deze reflexfenomenen, "cefalische fase van de digestie" genaamd, bestaan uit exocriene secreties, veranderingen van de motiliteit van het maag-darmkanaal en vooral endocriene secreties.

Sommige van deze fenomenen en de cefalische fase van de insulinesecretie in het bijzonder zouden verantwoordelijk kunnen zijn voor het moduleren van de omvang van de maaltijd in functie van de smakelijkheid. De grootte van talrijke cefalische reacties - exocriene speeksel-, maag- en pancreas-secreties - is immers sterk gecorreleerd met de uitwendige smakelijkheid van het voedingsmiddel.

Uit een studie blijkt dat dit ook het geval is voor de insulinesecretie vóór de absorptie van voedingsmiddelen: de uitgebreidheid van de maaltijd enerzijds en de hoeveelheid insuline gesecreteerd vóór absorptie anderzijds variëren in functie van de smakelijkheid van het ingenomen voedingsmiddel. Men dient evenwel op te merken dat een oorzakelijk verband nog niet aangetoond is. Toch mag waarschijnlijk worden verondersteld dat de insuline, die tijdens de fase vóór de absorptie wordt gesecreteerd, de inwendige metabole toestand die de eetlust uitlokt en dus het begin van de maaltijd inleidt, zou kunnen verergeren. Deze hypothese wordt ondersteund door de volgende vaststelling: bij ratten, die vooraf een bilaterale trunculaire vagotomie hebben ondergaan en dus geen insuline meer kunnen secreteren vóór de absorptie van het voedsel, is de grootte van de maaltijd niet meer gecorreleerd met de smakelijkheid van het voedsel.

Hedonische waarde en terugkeer naar de toestand van honger

Twee recente studies bij de mens hebben aangetoond dat, als alle andere parameters (toestand van de persoon, uitgebreidheid en samenstelling van de maaltijd) onveranderd blijven, dat de honger sneller terugkeert na een lekkere maaltijd. Dit houdt waarschijnlijk verband met de verhoogde intensiteit van de reflexen van de cefalische fase.

Hedonische waarde en postprandiale thermogenese

Zo hebben Canadese auteurs ook aangetoond dat na de maaltijd significant meer warmte wordt afgegeven als de maaltijd zeer smakelijk is.

Hoe beter de voedingsmiddel is, des te groter het voedselgebruik; men krijgt sneller weer "honger" maar... enkele calorieën gaan verloren als warmte!

De fysiologische factoren van de hedonische waarde

Aangeboren of vroegtijdig verworven smaken

De smaakpapillen verschijnen bij de menselijke foetus 5 tot 6 maanden vóór de geboorte. Vanaf deze leeftijd zijn de papillen functioneel: na injectie van saccharine in het amnionvocht versnelt het deglutitieritme van de foetus. Onmiddellijk na de geboorte en nog vóór de eigenlijke voedselinname manifesteert het kind door zijn mimiek een voorkeur voor gesuikerde oplossingen en een afkeer voor bittere of zure oplossingen. Kinderen, die zonder cortex worden geboren, vertonen dezelfde houding ten opzichte van dezelfde smaken. De "smaak voor" zoetigheden is aldus wellicht genetisch geprogrammeerd of met grotere zekerheid in utero verworven. De expressie van deze smaak hangt niet af van de hogere zenuwcentra en alle species, van de Protozoa tot de primaten, hebben deze smaak gemeen.

Waarom die voorkeur voor zoetigheden? De koolhydraten, die snel worden geabsorbeerd en die dus zeer snel het energietekort corrigeren, zijn zoet. Hier bemerkt men dat de combinatie van een smaak en een snel post-ingestief nuttig effect een voorkeur voor deze smaak creëert. Dit zal verder worden besproken.

Waarom een afkeer voor voedingsmiddelen met een bittere smaak? Ze wijst vaak op de aanwezigheid van alkaloiden en van toxische stoffen. Hier zou dan de selectieve overlevingsdruk een rol spelen: personen met een genetisch bepaalde voorliefde voor bittere voedingsmiddelen zouden een groter risico lopen op een vroegtijdige dood zonder nakomelingen.

Neofobie

Alle species tonen een zeker wantrouwen ten opzichte van nieuwe voedingsmiddelen, neofobie genaamd. De eerste keer zullen slechts matige hoeveelheden worden gebruikt. Als ratten vertrouwd voedsel met een andere geur krijgen, zal de eerste maaltijd ongeveer driemaal kleiner zijn dan de gebruikelijke maaltijd op hetzelfde tijdstip van de dag. Indien het dier geen ongemakken ervaart na een interval dat overeenstemt met de tijd die nodig is voor absorptie en digestie van de ingenomen hoeveelheid, zal het een normale hoeveelheid gebruiken.

Als het voedsel sterk verschilt van het normale voedsel - niet alleen door zijn organoleptische, maar ook door zijn nutritieve kenmerken -, worden de hoeveelheden die het dier bij de volgende maaltijden gebruikt, geleidelijk aan aangepast aan de voedingswaarde van het voedsel.

Als het dier na de inname van nieuw voedsel ongemakken ondervindt, wordt het voedingsmiddel vaak actief en vaak ook nagenoeg definitief verworpen. Door ervaring ontstaan aldus nieuwe preferenties of aversies, maar deze ondergaan ook wijzigingen naargelang de ingestie nuttige of schadelijke effecten heeft. Deze evolutie is het gevolg van een leerproces.

Deze conditioneringen van de preferenties en vooral van aversies voor voedingsmiddelen komen uitzonderlijk voor: één enkele associatie tussen een geconditioneerde stimulus, de nieuwe smaak en de niet-geconditioneerde stimulus, de effecten na de ingestie, kan voldoende zijn. De fysiologen hebben in hoge mate gebruik gemaakt van dit fenomeen om het geheugen voor voedingsmiddelen te exploreren, hoe het ontstaat, hoe het blijft bestaan... en ook om de prestaties van de sensorische organen te onderzoeken.

Geheugen voor voedingsmiddelen

Pas de laatste 15 jaar werden onderzoeken uitgevoerd naar de memorisatieprocessen van smaak en de samenstelling van voedingsmiddelen. Hierbij wordt vaak een eenvoudige methode toegepast: het dier krijgt voedingsmiddelen met de te testen smaak, en na het eten worden experimenteel ongemakken geïnduceerd - bijv. door een intraperitoneale injectie van lithium-chloride dat hevige buikpijn veroorzaakt. Als het dier hersteld is, wordt het geteste voedingsmiddel opnieuw aangeboden; de gebruikte hoeveelheid is een maat voor de intensiteit van de aversie en ook een maat voor het mnestic spoor. De proef werd uitgevoerd door de experimentele parameters te laten variëren, nl. de intensiteit van de geconditioneerde stimulus, het interval tussen het opwekken van de aversie en de nieuwe maaltijd, enz.

Aldus kon worden onderzocht hoe zich een afkeer ontwikkelt, en kon ook worden vastgesteld dat de memorisatie van smaken functie is van meerdere factoren: de intrinsieke kwaliteit van de globale smaak (bij ratten blijft het geheugen voor kaas langer bestaan dan dit voor koffie), de duur van het contact met de receptoren, de post-ingestieve gevolgen, de herhaling van de ervaringen en de leeftijd van het proefdier.

Door de centrale verwerking van het mnestic spoor van het voedingsmiddel en van de post-ingestieve effecten wordt de met het sensorisch beeld van het voedingsmiddel geassocieerde affectieve component gemoduleerd. Op grond van dit proces kan het voedsel worden geselecteerd. Welke voedingsmiddelen worden aldus geselecteerd?

Geconditioneerde preferenties

De "voorliefde voor gesuikerde voedingsmiddelen" ontwikkelt zich snel en is een gemeenschappelijke eigenschap van alle species. Men heeft echter duidelijk aangetoond dat deze voorkeur enkel blijft bestaan indien het verwachte nuttige postingestieve effect - snelle aanvoer van calorieën - effectief is. Licht nuchtere ratten zullen een grote hoeveelheid van een saccharine-oplossing innemen; dit is ook het geval als de ingestie gepaard gaat met de toediening van glucose in de maag; indien echter water in de maag wordt toegediend, vermindert de inname zeer snel.

Een ander experiment toont hetzelfde fenomeen aan. De ratten krijgen afwisselend twee vormen van dezelfde eiwitvrije voeding, die echter een verschillende geur hebben. Het gebruik van de ene vorm (A) wordt voorafgegaan door intragastrische toediening van een evenwichtig mengsel van essentiële aminozuren; het gebruik van de andere vorm (B) wordt voorafgegaan door intragastrische toediening van natriumchloride.

Zonder andere tussenkomsten van buitenuit zullen de ratten de voorkeur geven aan A. Hetzelfde experiment kan worden uitgevoerd met een niet-eiwitvrij dieet, waarin slechts één essentieel

aminozuur ontbreekt. Nadat de voeding geassocieerd is met supplementen van dit aminozuur, zal de voorkeur worden gegeven aan dit dieet.

Het is duidelijk dat de aminozuur-receptoren, die recent in de darmwand ontdekt zijn, de betrokken post-ingestieve informatie verstrekt hebben. Het feit dat de intestinale chemoreceptoren hier een rol spelen, sluit echter niet uit dat ook een inwendige gevoeligheid voor variaties van de aminozaursamenstelling in het bloed (aminogram) eventueel een rol zou kunnen spelen.

De selectie door het organisme van voedingsmiddelen die de behoeften aan vitaminen en mineralen dekken, berust op gelijkaardige mechanismen. Harris en medewerkers (1933) hebben voor het eerst aangetoond dat ratten met thiaminedeficiëntie dit vitamine selecteren en dat deze respons geconditioneerd is door de smaak van het voedingsmiddel. Men heeft duidelijk aangetoond dat de behoefte om een deficiëntie te corrigeren een aversie kan omzetten in een preferentie: ratten verkiezen steeds zuiver water boven zuur water; maar bij ratten met zinktekort ontwikkelt zich een voorkeur voor zuur water, indien dit zink bevat.

Plotse preferenties komen ook bij de mens vaak voor. Ze zijn waarschijnlijk meestal aangepast aan een behoefte. Zo ontwikkelen kinderen met bijnierschorsinsufficiëntie een uitgesproken voorliefde voor drop, indien zij dit in hun omgeving vinden. Drop bevat namelijk glycyrrhizine, een substantie die werkt als een corticoïd en het ongemak verlicht.

Het is een zeer opvallende vaststelling dat geen voorkeursconditionering - en zelfs geen verzadiging zoals verder zal worden gezien - op grond van de ingestie van lipiden aangetoond kon worden. Dit fenomeen kan worden toegeschreven aan de trage maagontleding en aan de trage absorptie van vetten. Dit wijst erop dat voor de grote hoeveelheid van de leerprocessen de betrokken, al dan niet geconditioneerde stimuli slechts met elkaar in verband worden gebracht als ze voldoende dicht bij elkaar liggen. Dit is echter niet het geval voor het aanleren van geconditioneerde aversies.

Geconditioneerde aversies

Over de wijze waarop geconditioneerde aversies ontstaan, werd reeds gesproken in het hoofdstuk over memorisatie. De kenmerken van deze conditionering zijn uniek en vormen een uitzondering op de gewone wetten van het leerproces.

Eén enkele associatie tussen de geconditioneerde stimulus (smaak en geur) en de niet-geconditioneerde stimulus (de schadelijke post-ingestieve effecten) kan voldoende zijn voor het ontstaan van een soms definitieve afkeer. Deze associatie is doeltreffend, zelfs als het interval tussen de twee stimuli meerdere uren bedraagt.

Bij de mens maakt dit fenomeen deel uit van ieders persoonlijke ervaring. Het is duidelijk bekend dat kinderen met leukemie die net voor een chemotherapie, die ongemakken veroorzaakt, snoep met een nieuwe smaak krijgen, deze nadien zullen weigeren. Dit toont goed aan dat de obligate relatie niet berust op een causale relatie, maar wel op een co-incidentie.

De resultaten van enquêtes tonen aan dat nausea de efficiëntste interne stimulus is, gevolgd door buikpijn, ademhalingsproblemen en huiduitslag. Onder de voedingsmiddelen waarvoor men gemakkelijk afkeer ontwikkelt, noteert men vleesprodukten (21 %), bereide schotels met vlees of vis (13 %) en alcoholhoudende dranken (14 %). Koolhydraathoudende produkten in het algemeen en zoete produkten in het bijzonder wekken zelden afkeer op.

Men heeft honger en door de interacties van geconditioneerde preferenties en aversies gaat men zijn voedsel selecteren, maar hoeveel voedsel gaat men gebruiken? De hoeveelheid wordt bepaald door meerdere mechanismen, waarbij ook de sensorische kenmerken van de voedingsmiddelen een rol spelen.

Geconditioneerde verzadiging

De proefdieren krijgen afwisselend twee vormen van hetzelfde voedsel met verschillende geur; in het ene geval wordt steeds glucose in de maag toegediend, in het andere geval water. De proefdieren leren zeer snel minder van de eerste vorm te gebruiken.

Ook bij de mens wordt dit fenomeen duidelijk aangetoond door de volgende eenvoudige proef: met een interval van enkele dagen krijgen de proefpersonen afwisselend, maar afzonderlijk twee vormen van hetzelfde voedingsmiddel, die echter een verschillende smaak hebben. Het gebruik van de eerste vorm wordt voorafgegaan door ingestie van een zeer calorierijke soep. Voor de tweede vorm wordt een calorie-arme soep met dezelfde smaak opgediend. In het begin van de testen worden even veel gegeten van de twee vormen, maar naarmate de testen vorderen, neemt het gebruik van elke vorm progressief toe of af in functie van de calorische waarde van de soep. Dit leerproces dient om het ingenomen volume kwantitatief te bepalen. Het mechanisme van dit leerproces is nauw verwant met het mechanisme dat leidt tot het ontstaan van preferenties en dat, zoals eerder reeds werd vermeld, een rol speelt bij de selectie. Het perifere sensorisch beeld hangt deze keer samen met de min of meer duurzame gewaarwording van verzadiging, die na de absorptie wordt ervaren. Er zijn meerdere proeven nodig om de gebruikte hoeveelheid correct aan te passen aan de calorische inhoud van het voedingsmiddel. Wanneer men het voedingsmiddel aldus heeft "leren kennen", wordt de ingestie stopgezet wanneer een voldoende hoeveelheid voedingsstoffen ingenomen is, dus nog vóór deze geabsorbeerd zijn.

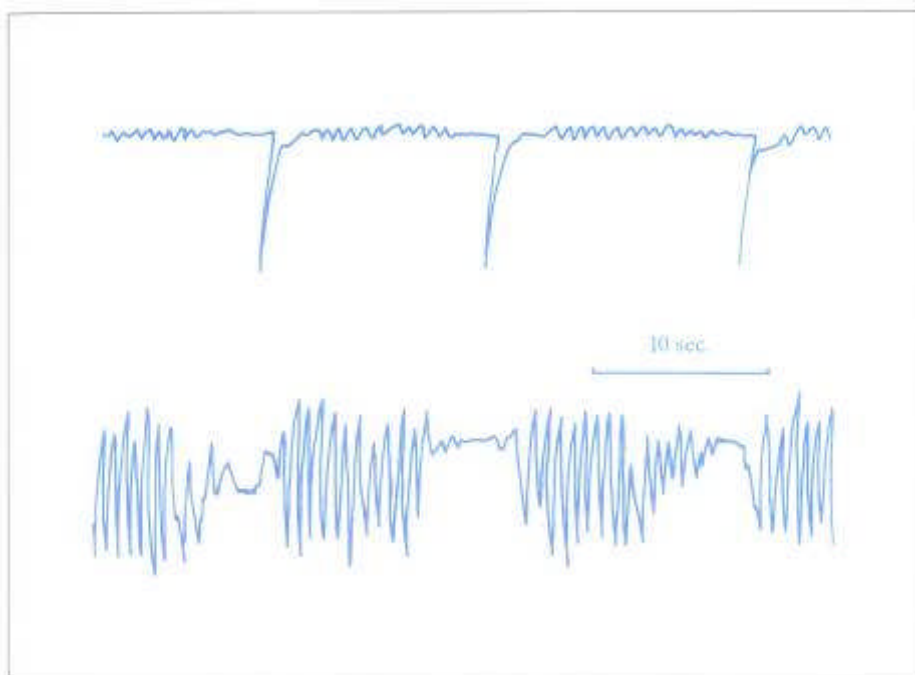
Ook voor deze conditionering speelt de factor interval een rol: de conditionering van verzadiging door lipiden werd nog nooit vastgesteld.

Als het voedingsmiddel niet gekend is, schijnt de verzadiging het gevolg te zijn van het door de maagdistensiereceptoren geïnduceerde gevoel van maagvulling. Ook de gastro-intestinale of porto-hepatische chemoreceptoren, die gevoelig zijn voor de samenstelling en de concentratie van de ingesta, spelen hier een rol. Als het voedingsmiddel, dat eerst als zeer lekker wordt ervaren, twintig minuten na de ingestie of intragastrische toediening ervan opnieuw wordt geproefd, wordt het als minder lekker beoordeeld. Deze 20 minuten zijn het gemiddelde interval dat nodig is om een gevoel van verzadiging te krijgen, en vallen ook samen met het begin van de absorptie. De perifere sensorische stimulatie veroorzaakt door het voedingsmiddel wordt als minder aangenaam ervaren en zelfs als onaangenaam, zodra het energietekort dat de ingestie heeft uitgelokt, gedeeltelijk gecorrigeerd is.

De affectieve component van het voedingsmiddel wordt dus gewijzigd door de interactie van de geconditioneerde preferenties en aversies. Door geconditioneerde verzadiging wordt deze affectieve component gemoduleerd tijdens het verloop van de maaltijd in functie van de bekende postingestieve effecten. De affectieve component van het voedingsmiddel wordt tijdens de maaltijd ook reflexmatig en stapsgewijs gemoduleerd door signalen van de chemoreceptoren. De resultante van deze verschillende mechanismen is weergegeven op het edogram (afkomstig van het Latijns woord edere: eten).

Objectieve evaluatie van de smakelijkheid bij de mens

Met behulp van een niet-hinderlijk apparaat - de mens vergeet het vlug - kunnen de kauw- en sliksequenties tijdens de maaltijd continu worden geregistreerd. Bij vergelijking bij personen bij wie alle andere omstandigheden overigens dezelfde zijn, van de structuur van twee maaltijden, een lekkere maaltijd - stukjes brood met confituur - en een maaltijd, die minder goed wordt bevonden, blijkt dat in het eerste geval meer en gemiddeld sneller wordt gegeten, het aantal kauwbewegingen per beet kleiner is, de duur van het kauwen per uniforme hap korter is en de gemiddelde duur van de pauzes korter is. Bovendien wordt bij de proefpersonen met normaal gewicht tijdens de maaltijd een evolutie vastgesteld: naar het einde van de maaltijd toe eet hij trager, het aantal kauwbewegingen per hap en de duur van het kauwen nemen toe en de pauzes wordt alsmaar langer. Deze evolutie wijst absoluut op een progressieve vermindering van de hedonische waarde van het voedingsmiddel. Het is een opvallende vaststelling dat deze evolutie niet voorkomt bij obese personen (figuur 2).



Figuur 2. : Tracé van een edogram tijdens een proefmaaltijd bij een proefpersoon met normaal gewicht. Het bovenste tracé toont drie deglutities, het onderste tracé een reeks kauwbewegingen.

De mechanismen, die aan de basis liggen van het voedingsgedrag, zorgen ervoor dat de kwalitatieve behoeften worden gedekt door selectie en de kwantitatieve behoeften door ingestie van de gepaste hoeveelheid. Samenvattend kan worden gesteld dat het voedingsgedrag berust op een sensorische analyse van de omgeving en een herinnering aan vroegere ervaringen. Deze twee elementen zorgen voor een “geanticipeerde” evaluatie van de beloning die het voedingsgedrag zal bepalen; pas daarna wordt overgegaan tot het eigenlijk eten.

Het organisme loopt dus vooruit (“anticipeert”) op het effect van het voedingsgedrag op de nutritieve homeostase. Er dient bovendien te worden opgemerkt dat de tussenstappen tussen het voedingsgedrag en het effect ervan ook worden geanticipeerd op basis van de sensorische analyse. Een hoeveelheid olie, die rechtstreeks in de maag van ratten wordt toegediend, wordt zeer traag verteerd. Als men bij elke toe diening een druppeltje olie via de mond laat proeven, blijken de dieren zeer vroeg (beginfase van de vertering) spijsverteringsenzymen te secreteren: de vertering verloopt veel sneller. Het perifeer sensorisch beeld vloeit voort uit de orale stimulatie door de druppel olie en dit zou even goed het gevoel kunnen zijn voor een druppel van een saccharine-oplossing.

Voordien werd meerdere malen onderstreept dat het aanleren herhaling behoeft. Men begrijpt welke gevaren een voortdurende variatie van voedingsmiddelen kan opleveren en hoe gevaarlijk het kan zijn als de traditionele ingrediënten worden vervangen door producten met dezelfde organoleptische eigenschappen, maar met een andere samenstelling, een andere hoeveelheid calorieën, andere digestieve en absorptieve effecten, die het organisme niet kent. Het lukraak vermengen van producten bemoeilijkt het aanleren en dus het aanpassen van het voedingsgedrag aan de behoeften; dit zou één van de kwalen van de hedendaagse voeding kunnen zijn.

De “voedingswijsheid” van vogels, ratten en kinderen werd reeds in de jaren 1930 onderstreept. De recente experimenten spreken deze observaties niet tegen en helderen geleidelijk aan de mechanismen ervan op.

De endogene determinanten van de keuze van voedingsmiddelen werden uitgebreid besproken. Vooral bij de mens spelen echter nog andere factoren een rol, nl. de exogene determinanten van de keuze van voedingsmiddelen. Het gaat hier om ecologische, sociaal-culturele, economische factoren. In de meeste gevallen is de variëteit van de beschikbare voedingsmiddelen van die aard dat de door endogene factoren bepaalde keuze toch kan worden nagevolgd ondanks de soms sterke druk van de exogene determinanten.

Bibliografie

1. BARKER L.M. - Building memories for foods. In : The psychobiology of human food selection, Barker (ed.), Avi Publishing Cy, 1983: 85-99.
2. BEIDLER L.M. - Biological basis of food selection. In: The psychobiology of human food selection, Barker (ed.), Avi Publishing Cy, 1983: 1-14.
3. BELLISLE F., LE MAGNEN J. - The analysis of human feeding patterns. *Appetite*, 1980, 1: 141-150.
4. BELLISLE F. - L'enregistrement des séquences prandiales: un nouvel outil pour l'étude du comportement alimentaire humain. *Science des aliments*, 1982, 2 (II): 95-104.
5. BOOTH D.A. - How nutritional effects of foods can influence people's dietary choices. In: The psychobiology of human food selection, Barker (ed.), Avi Publishing Cy, 1983: 67-80.
6. CHRISTENSEN C.M., CALDWELL D.F. - Establishment of a learned preference for a zinc-containing solution by zinc-deficient rats. , *J. of Comparative and physiological psychology*, 1974, 87 (3): 415-421.
7. ELIZALDE G., SCLAFANI A. -Starch-based conditioned flavor preferences in rats: influence of taste, calories and CS-US delay. *Appetite*, 1988, 11: 179-200
8. FANTINO M. - Déterminants des comportements alimentaires. *Revue du Praticien*, 1989, 39, 5: 367-374.
9. FANTINO M. - Opiacés endogènes, palatabilité et contrôle de la prise alimentaire. *Annales d'Endocrinologie*, 1988, 49: 125-132.
10. GARCIA-DIAZ D.E., JIMENEZMONTUFAR L.L., GUEVARA-AGUILAR R. - Olfactory and visceral projections to the nucleus of the solitary tract. *Physiology & Behavior*, 1988, 44, (4/5): 619-624.
11. HILL A.J., MAGSON L.D., BLUNDELL J.E. - Hunger and palatability: tracking ratings of subjective experience before, during and after the consumption of preferred and less preferred food. *Appetite*, 1984, 5: 361-371.
12. LEBLANC J., BLONDEL L. - Role of palatability on meal-induced thermogenesis in human subjects. *American J. Physiology*, 1986, 248, 11: E333-E336.
13. LE MAGNEN J. - Bases neurobiologiques du comportement alimentaire. In: *Neurobiologie des comportements*, J. Delacour, éd. Hermann, 1984: 1-54.
14. LE MAGNEN J. - Central processing of sensory information in the control of feeding. *Progress in sensory physiology*, 1987, vol.8: 96-127.
15. LE MAGNEN J. - *Hunger*. Cambridge University Press, 1985.
16. LOUIS-SYLVESTRE J., LE MAGNEN J. - A fall in blood glucose level precedes meal onset in free-feeding rats. *Neuroscience Biobehavioral Reviews*, 1980, 4 (suppl. 1): 13-16.
17. LOUIS-SYLVESTRE J., LE MAGNEN J. - Palatability and preabsorptive insulin release. *Neuroscience Biobehavioral Reviews*, 1980, 4 (suppl. 1): 43-46.
18. MEHIEL R., BOLLES R.C. - Learned flavor preferences based on calories are independent of initial hedonic value. *Animal Learning & Behavior*, 1988, 16 (4): 383-387.
19. MIDKIFF E.E., BERNSTEIN I.L. - Targets of learned food aversions in humans. *Physiology & Behavior*, 1985, 34 (5): 839-841.
20. MILGRAM N.W., KRAMES L., ALLOWAY T.M. - *Food aversion learning*. Plenum Press.
21. MORLEY J.E., LEVINE A.S., YIM G.K. W., LOWY M.T. - Opioid modulation of appetite. *Neuroscience Biobehavioral Review*, 1983, 7: 281-305.
22. PELCHAT M.L., ROZIN P. - The special role of nausea in the acquisition of food dislikes by humans. *Appetite, J. Intake Research*, 1982, 3: 341-351.
23. POWLEY F.I., LAUGHTON W. - Neural pathways involved in the hypothalamic integration of autonomic responses. *Diabetologia*, 1981, 20: 378-387.
24. RAMIREZ I. - Oral stimulation alters digestion of intragastric oil meals in rats. *American J. Physiology*, 1985, 248: R459-R463.
25. ROLLS E.T. - Central nervous mechanisms related to feeding and appetite. *British Medical Bulletin*, 1981, 37: 131-134.
26. ROLLS E.T., BURTON M.J., MOW F. - Hypothalamic neuronal responses associated with the sight of food. *Brain Research*, 1976, III: 53-66.
27. ROZIN P., FALLON A.E. - The acquisition of likes and dislikes for foods. In *Criteria of food acceptance; How man chooses what he eats*. J. Solms et R.L. Hall (eds), Forster, Zurich, 1981: 35-44.
28. SHIRAIISHI T. - Feeding related lateral hypothalamic neuron responses to odors depend on food deprivation in rats. *Physiology & Behavior*, 1988, 44 (4/5): 591-597.
29. STICKROD G., KIMBLE D.P. - In utero taste odor aversion conditioning in the rat. *Physiology & Behavior*, 1982, 28 (1): 5-7.