

REVISIÓN

Influencia multisensorial sobre la conducta alimentaria: ingesta hedónica



María Hernández Ruiz de Eguilaz, Blanca Martínez de Morentin Aldabe, Eva Almiron-Roig, Salomé Pérez-Diez, Rodrigo San Cristóbal Blanco, Santiago Navas-Carretero y J. Alfredo Martínez *

Unidad Metabólica, Centro de Investigación en Nutrición, Departamento de Ciencias de la Alimentación y Fisiología, Facultad de Farmacia y Nutrición, Universidad de Navarra, Pamplona, Navarra, España

Recibido el 24 de julio de 2017; aceptado el 29 de septiembre de 2017
Disponible en Internet el 7 de diciembre de 2017

PALABRAS CLAVE

Obesidad;
Conducta
alimentaria;
Ingesta hedónica;
Palatabilidad;
Sistema sensorial

KEYWORDS

Obesity;
Dietary behavior;
Hedonic
consumption;
Palatability;
Sensorial system

Resumen Las investigaciones sobre obesidad se centran fundamentalmente en buscar estrategias de prevención y tratamientos encaminados a los cambios de hábitos de estilos de vida. Sin embargo, con nuevas investigaciones, empieza a asumirse que el comportamiento alimentario es una conducta regulada no solo por mecanismos homeostáticos, sino que también es necesario valorar la vía hedónica que regula los procesos de apetito y saciedad. Los factores cognitivos, emocionales, sociales, económicos y culturales y las propiedades organolépticas de los alimentos son aspectos básicos a valorar para comprender la conducta alimentaria y su impacto sobre la salud. Esta revisión realiza una integración multisensorial en referencia a la percepción de los alimentos, tanto a nivel homeostático como no homeostático, y de esta manera poder interpretar científicamente las conductas que conducen a una sobrealimentación y a proponer medidas eficaces tanto a nivel individual como poblacional en la obesidad y enfermedades metabólicas asociadas.

© 2017 SEEN y SED. Publicado por Elsevier España, S.L.U. Todos los derechos reservados.

Multisensory influence on eating behavior: Hedonic consumption

Abstract Research in obesity has traditionally focused on prevention strategies and treatments aimed at changing lifestyle habits. However, recent research suggests that eating behavior is a habit regulated not only by homeostatic mechanisms, but also by the hedonic pathway that controls appetite and satiety processes. Cognitive, emotional, social, economic, and cultural

* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: jalfmtz@unav.es (J.A. Martínez).

<https://doi.org/10.1016/j.endinu.2017.09.008>

2530-0164/© 2017 SEEN y SED. Publicado por Elsevier España, S.L.U. Todos los derechos reservados.

factors, as well as organoleptic properties of food, are basic aspects to consider in order to understand eating behavior and its impact on health. This review presents a multisensory integrative view of food at both the homeostatic and non-homeostatic levels. This information will be of scientific interest to determine behavior drivers leading to overeating and, thus, to propose effective measures, at both the individual and population levels, for the prevention of obesity and associated metabolic diseases.

© 2017 SEEN y SED. Published by Elsevier España, S.L.U. All rights reserved.

Introducción

La obesidad es una enfermedad crónica y multifactorial, caracterizada por el aumento de tejido adiposo y asociada a un mayor riesgo para la salud¹. Pocas enfermedades crónicas han avanzado de forma tan alarmante durante las últimas décadas como ha ocurrido con la obesidad. Según la Organización Mundial de la Salud, desde el año 1980, la obesidad ha aumentado a más del doble en todo el mundo. En el año 2014, más de 1.900 millones de personas adultas tenían sobrepeso, de los cuales más de 600 millones eran obesos². Estos preocupantes datos son motivo suficiente para tomar medidas y fomentar estrategias orientadas a la prevención y al tratamiento, dirigidas tanto a la población general como a la población de riesgo y encaminadas a conseguir una pérdida de peso efectiva y su posterior mantenimiento³.

En este sentido, las investigaciones realizadas en los últimos años están permitiendo crear y desarrollar diversos métodos, programas y tratamientos, centrados fundamentalmente en favorecer cambios de estilos de vida (dieta y actividad física)³. No obstante, cada vez se va tomando más consciencia de que este problema de salud requiere tener en cuenta otro tipo de factores. Estudios recientes han puesto de manifiesto que aparte de cambios en el estilo de vida y mecanismos homeostáticos subyacentes, en la obesidad también desempeñan un importante papel los factores cognitivos, sociales, emocionales, económicos, culturales e incluso religiosos (fig. 1)^{4,5}.

Tanto el hambre como la saciedad y el balance energético, se encuentran regulados por un sistema neuroendocrino integrado a nivel del hipotálamo⁶. Este sistema, basado en un entramado de circuitos neurohormonales, incluye también señales moleculares de origen periférico y central (conocidos como sistema *homeostático*), así como otro tipo de factores de carácter sensorial, mecánico y cognitivo⁷. Este sistema, también denominado *hedónico*, se asocia a la activación del sistema neuronal de recompensa como respuesta a un alimento con una alta palatabilidad, es decir, a alimentos que, independientemente de su valor nutricional, producen una sensación de placer⁸.

Dentro de los factores que regulan la ingesta hedónica se encuentran los sentidos, que detectan sabores, olores, texturas e incluso sonidos y los cuales desempeñan un papel decisivo en la elección de unos u otros alimentos por parte del individuo⁹. Considerando que esta parte sensorial es notablemente importante en la ingesta energética y, por tanto, sustancial para el desarrollo de la obesidad

y sus enfermedades asociadas, el presente artículo tiene como objetivo revisar las diversas asociaciones que han sido encontradas hasta la fecha con relación a los sentidos y la conducta alimentaria.

En primer lugar, y para situar al lector en contexto, se comenzará describiendo brevemente la parte homeostática implicada en la regulación de la conducta alimentaria.

Regulación homeostática de la conducta alimentaria

El conocimiento de la regulación homeostática de la conducta alimentaria ha mejorado mucho en los últimos 20 años gracias a la ayuda de técnicas de visualización del cerebro como la PET (del inglés, *positron emission tomography*) y la resonancia magnética cerebral funcional (fMRI, *functional magnetic resonance imaging*). Mediante estas técnicas se ha podido entender mejor el modo en que diferentes regiones cerebrales responden a la comida y controlan las respuestas homeostáticas y hedónicas¹⁰. El hipotálamo es el principal centro cerebral donde se encuentra integrada una compleja red de mecanismos neuronales, encargados de regular el hambre, la saciedad y el balance energético⁶.

El hipotálamo está compuesto de diversos núcleos (fig. 2) que se encargan de regular diferentes funciones dentro del organismo, como, por ejemplo, la ingesta. Dentro de estos núcleos reguladores de la ingesta alimentaria se encuentran el núcleo ventromedial, cuya lesión se ha demostrado que produce aumento del apetito y obesidad; el área hipotálamica lateral, cuya lesión conlleva una disminución de la ingesta y pérdida de peso; el núcleo paraventricular, encargado de recibir de otros núcleos cerebrales información referente a la ingesta, y por último el núcleo arcuato, donde se encuentran las principales neuronas secretoras de péptidos reguladores del apetito¹¹. Estudios recientes indican que este último núcleo es fundamental en la regulación del apetito y se ha comprobado que, en ratones, lesiones en el núcleo arcuato producen hiperfagia y obesidad⁷.

Todos estos núcleos se encuentran interconectados y, a su vez, reciben información del sistema nervioso central (p. ej., el nervio vago), de estímulos hormonales (insulina, leptina, colecistoquinina y glucocorticoides) y señales procedentes del aparato digestivo, como la grelina y el péptido YY¹⁴ (tabla 1).

Las diversas señales que regulan este sistema neuroendocrino pueden ser de origen central (originadas en el sistema

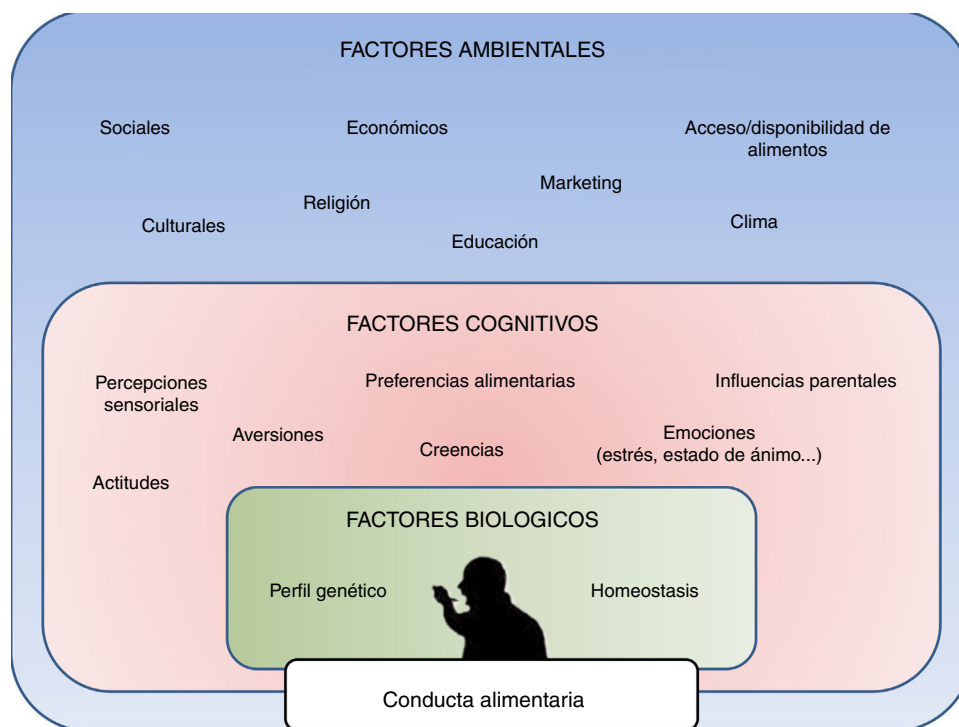


Figura 1 Principales determinantes de la conducta alimentaria, incluyendo factores biológicos internos, factores cognitivos personales y factores ambientales o externos.

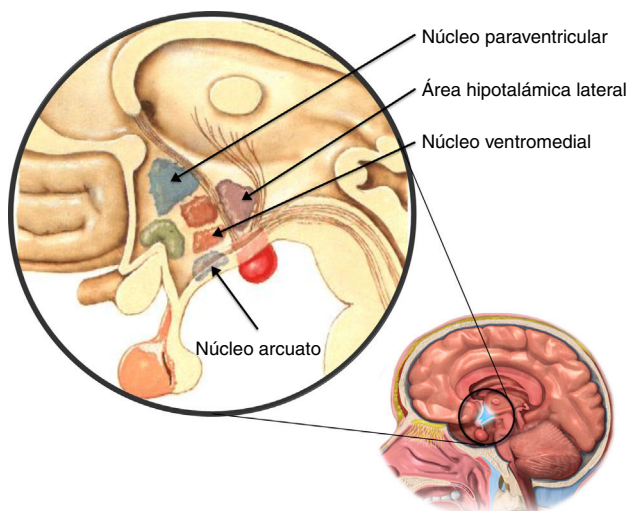


Figura 2 Localización anatómica de los núcleos hipotálamicos relacionados con la regulación homeostática del apetito. Adaptada de Richfield¹² y Estévez Báez¹³.

nervioso central) o periférico (originadas en órganos y tejidos periféricos). Si se tiene en cuenta la duración de su acción, estas señales pueden ser de corto plazo, es decir, durante y justo después de la comida (p. ej., colecistoquinina) o a largo plazo (p. ej., leptina).

El sistema anabólico (orexigénico) es el responsable de regular el mantenimiento o el aumento del peso corporal a través de la estimulación de la ingesta alimentaria, de los mecanismos inductores del hambre y del apetito y de la activación de los mecanismos que inhiben el gasto

Tabla 1 Principales hormonas reguladoras de la ingesta alimentaria

	Anorexígenos (inhibidores apetito)	Orexígenos (activadores apetito)
Origen periférico	Leptina Adiponectina Insulina Glucosa Colecistoquinina Péptido YY Oxintomodulina Péptido similar al glucagón-1 Ácidos grasos Amilina Pramlintida	Grelina INSL 5
Origen central	Péptidos derivados de la proopiomelanocortina Transcriptasa relacionada con la cocaína-anfetamina Hormona liberadora de corticotropina Oxitocina Serotonina Norepinefrina Histamina Factor neurotrófico derivado del cerebro	Neuropéptido y péptido relacionado con agouti Hormona concentradora de melanina Grelina Orexina Endocannabinoides Opioides

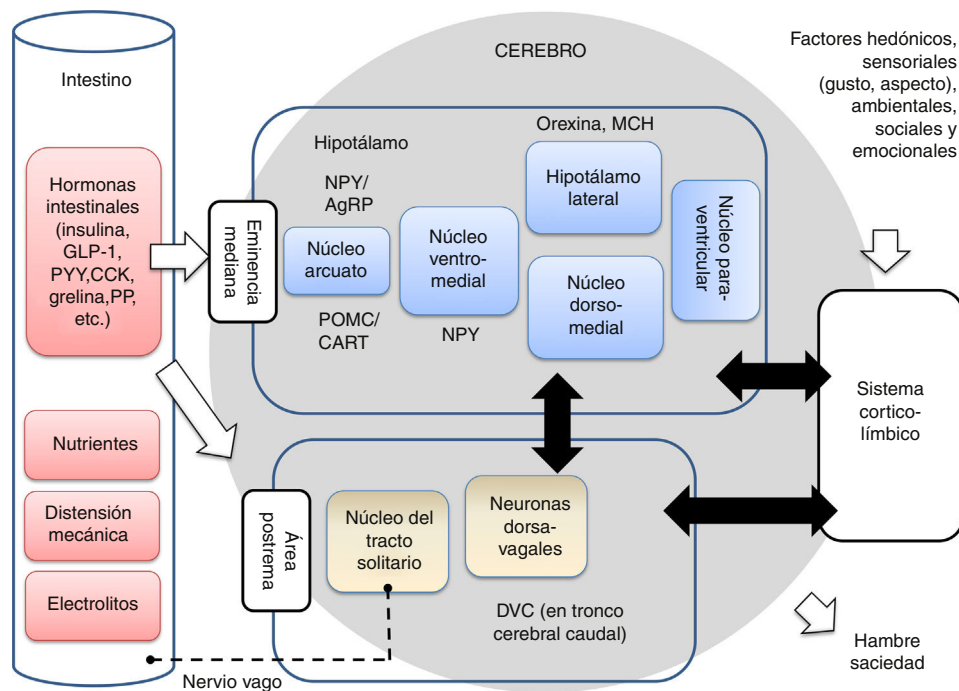


Figura 3 Eje intestino-cerebro implicado en la regulación de la conducta alimentaria. El principal centro homeostático de este eje es el *hipotálamo*, seguido del *tronco cerebral caudal* (que contiene el complejo dorsal vagal), y el *sistema corticolímbico*, que integra las influencias hedónicas, emocionales y ambientales con las fisiológicas. Las señales neuronales se envían desde el intestino al tronco cerebral vía el nervio vago en respuesta a cambios químicos, mecánicos, hormonales y nutritivos. Las hormonas intestinales también pueden viajar directamente al hipotálamo y al tronco cerebral a través de la eminencia mediana y área postrema. Los estímulos gustativos, ambientales y sociales se procesan en el sistema corticolímbico y modulan los centros del apetito del hipotálamo. La integración de todas estas señales en el cerebro resulta en las sensaciones generales de hambre y saciedad. Se indican también algunas poblaciones neuronales en los núcleos hipotalámicos como las de neuropéptido Y (NPY/AgRP), pro-opiomelanocortina (POMC/CART), orexina y hormona concentrante de la melanina (MCH). CCK: colecistocinina; DVC: complejo dorsal vagal; GLP-1: *glucagon-like peptide 1*; PYY: péptido YY; PP: polipéptido pancreático. Adaptada de Hussain y Bloom¹⁹ y Escobar et al.²⁰.

energético. Por el contrario, el sistema catabólico (anorexígeno) regula el mantenimiento o la disminución del peso corporal, estimulando mecanismos que aumentan el gasto energético y disminuyen la ingesta¹⁵. Ambos sistemas están integrados en el hipotálamo, aunque su acción se complementa con otros centros del cerebro, como se explica más adelante. En el núcleo arcuato del hipotálamo se halla un tipo de hormonas de gran afinidad a los receptores de MC3R y MC4R (POMC/CART), que estimulan la reducción de la ingesta alimentaria y del peso corporal (acción anorexígena). También se encuentran en este mismo núcleo otro tipo de población neuronal, en este caso de acción orexígena, que liberan neuropéptido Y y péptido relacionado a agouti (NPY/AgRP) y que antagonizan la acción de melancortina, en especial la de MC4R, conduciendo a la ingesta alimentaria (acción orexígena)¹⁶. Junto al sistema corticolímbico y el complejo dorsoventral en el tronco cerebral caudal, el hipotálamo controla la regulación homeostática y no homeostática del apetito (fig. 3). Es reseñable que, en la actualidad, la prevalencia a nivel mundial de obesidad asociada a mutaciones en MC4R alcanza la cifra del 2,5%¹⁷. Diversas investigaciones llevadas a cabo hasta la fecha han mostrado que los polimorfismos de un solo nucleótido en este gen se encuentran altamente asociados a un mayor índice de masa corporal y a un aumento del tejido adiposo¹⁸. El

tronco cerebral caudal en particular desempeña un importante papel en el comportamiento ingestivo y puede ser considerado el segundo integrador homeostático en el control de la ingesta. El complejo vagal dorsal (DVC), situado en el tronco cerebral caudal, permite la conexión entre la periferia y el hipotálamo, controlando así la ingesta alimentaria. Las señales neuronales, hormonales y nutrientes del tracto gastrointestinal son detectadas en el tronco encefálico a través de mecanismos semejantes a los que se observan en el hipotálamo. Estas y otras señales son integradas en el hipotálamo para generar una señal eferente que es transmitida a través del tronco encefálico, modulando así el apetito y la función gastrointestinal. El vago tiene un papel importante en la transmisión de señales neurales aferentes y eferentes entre el sistema gastrointestinal y el núcleo del tractus solitarius en el DVC. El cese de estas señales conduce a patrones alterados de la alimentación¹⁹.

Por otro lado, el control homeostático de la ingesta de alimentos está fuertemente influido por el hedonismo, el sistema de recompensa y las experiencias alimentarias²¹. Estos factores no homeostáticos son afectados por el medio ambiente y procesados a través del sistema corticolímbico.

La corteza prefrontal, el núcleo accumbens, el estriado ventral, el hipocampo y la amígdala son estructuras que forman parte del sistema corticolímbico. Estudios realizados

tanto en este sistema como en el hipotálamo ponen de manifiesto la importancia del vínculo entre los centros homeostáticos y no homeostáticos en la ingesta alimentaria. Estos trabajos aportan datos que indican que los sistemas no homeostáticos pueden ser influidos por señales homeostáticas como las hormonas intestinales. Este hecho induce a pensar que podría existir la posibilidad de modular tanto los sistemas homeostáticos como no homeostáticos haciendo uso de hormonas intestinales. Sin embargo, estos datos todavía están en estudio y se necesitarían más trabajos para entender mejor esta relación entre sistemas homeostáticos y no homeostáticos¹⁹.

Para resumir este complejo sistema de regulación entre factores orexígenos y anorexígenos, puede concluirse diciendo que en el hipotálamo existen 2 circuitos neuronales opuestos. Uno es el encargado de estimular la ingesta (orexígeno) y el otro de inhibirla (anorexígeno). Estos 2 circuitos mandan sus señales fundamentalmente al núcleo paraventricular, aunque también a otros núcleos del hipotálamo que regulan la conducta alimentaria (fig. 3). A su vez, ambos circuitos son afectados por hormonas externas y otros factores periféricos, e interaccionan con otros centros cerebrales, como el sistema corticolímbico y el DVC, permitiendo una integración entre influencias ambientales, hedónicas y homeostáticas^{14,19}.

Consumo hedónico

Si la conducta alimentaria únicamente estuviera regulada por sistemas homeostáticos, el acto de comer sería simplemente una respuesta a una necesidad meramente fisiológica y la gran mayoría de las personas se mantendrían en un peso considerado normal⁵. Sin embargo, el proceso de regulación del apetito en humanos es mucho más complejo, ya que el sujeto siente un placer subjetivo cuando ingiere un alimento, disfruta con la presentación de un plato, con un aroma, con una textura e incluso con el sonido resultante de la masticación de alimentos crujientes²². Todos estos estímulos impulsarán al sistema de reforzamiento y el cerebro producirá una sensación subjetiva de placer, pudiendo llevar a la persona incluso a comer de forma compulsiva. En este contexto, las vías hedónicas pueden llegar a anular el sistema homeostático, incrementando el deseo de ingerir un alimento de alta palatabilidad y densidad energética, incluso cuando existe una elevada reserva de energía y las sensaciones de hambre y apetito son bajas^{9,23}. Diversos estudios realizados en niños demuestran que las prácticas restrictivas en cuanto a alimentación pueden llegar a aumentar la ingesta y la preferencia por alimentos de alta palatabilidad incluso sin que haya sensación de hambre (ingesta en ausencia de hambre). Además, la mayoría de los estudios mencionados constatan que a mayor restricción por parte de los padres, mayor es el peso del niño²⁴.

Hambre, apetito y saciedad

Para entender correctamente la fisiología de la ingesta alimentaria, es fundamental definir 3 conceptos básicos: hambre, apetito y saciedad.

El hambre se define como la sensación fisiológica que nace en respuesta a una necesidad biológica de nutrientes

energéticos. Las sensaciones durante esta pueden ser vacío en el estómago, contracciones gástricas e incluso dolor de cabeza y náuseas. Cuando comienza la sensación de hambre surge la necesidad de comer y esta va desapareciendo a medida que se van ingiriendo alimentos.

En segundo lugar, el apetito puede definirse como el antojo de comer un determinado alimento, o en general, las ganas de comer, hecho que puede condicionar la ingesta de forma notable en la medida que se elijan unos u otros alimentos. En esta elección influyen fundamentalmente los hábitos, las modas, las vivencias, los prejuicios, el pensamiento y, en general, los factores hedonistas^{25,26}.

Finalmente, la saciedad conlleva la inhibición de la sensación de hambre y es la que va a determinar el tiempo entre una comida y otra. La duración de la sensación de saciedad va a depender del volumen y de la composición de los alimentos consumidos y se conoce con el nombre de eficacia saciadora. También cabe mencionar aquí el concepto de saciación o plenitud, a menudo confundido con el de saciedad. La saciación es el control del tamaño de cada comida y la duración de su tiempo, conduciendo a la finalización de la ingesta del alimento. Resumiendo, la saciación ocurre durante el acto de comer y la saciedad entre las comidas²⁵⁻²⁷. Estos hechos se han conceptualizado con el término de «cascada de saciedad», idea desarrollada por Blundell et al. en 1987, y que inicialmente fue la primera en integrar factores conductuales o de comportamiento y sensoriales con los fisiológicos. Los factores sensoriales incluyen el olfato, el tacto y la vista, que previo a la ingesta inducen el apetito como acto preparatorio, de tal manera que mantendrán cierta inhibición del apetito durante un determinado tiempo. Tras la ingesta alimentaria, sucederán también otro tipo de aspectos postingestivos y postabsortivos, en forma decreciente, mientras que a su vez la saciedad va incrementándose de manera inversa²⁸. A estos factores hay que añadir los conductuales, es decir, los relacionados con los hábitos, el aprendizaje, las creencias y prácticas como comer restrictivamente o de forma desinhibida. En línea con la diferenciación entre la necesidad fisiológica de consumo de alimentos y la aplicación hedonista de la comida, surge otro concepto interesante y determinante de la ingesta alimentaria, que es el fenómeno conocido como saciedad específica sensorial²⁵. Este término hace referencia a la tendencia que presentan los organismos a consumir una mayor cantidad de alimentos, cuando sus componentes poseen propiedades sensoriales diferentes²⁹. En este tipo de conductas, aunque se produzca un aumento de la ingesta, la saciedad no se ve aumentada, por lo que en estos casos las señales de hambre y saciedad no parecen tener mucho valor²⁵.

Este último concepto es clave para entender, por ejemplo, por qué una persona es capaz de consumir una mayor cantidad de comida cuando acude a un restaurante tipo bufet. Cuando se consume un solo tipo de alimento, llega un momento en el que este deja de ingerirse, debido a que se alcanza paulatinamente un estado de plenitud que se atribuye a las propiedades sensoriales de ese único alimento. Pero en el momento que se introduce un nuevo alimento con otras propiedades, diferente del anterior en forma, color, textura u olor, probablemente se consumirá algo más de este segundo alimento debido a que las cualidades sensoriales de

este último no han sido vinculadas con el estado de saciación del primero³⁰.

Así pues, según este concepto, puede interpretarse que en la ingesta alimentaria se ven implicados tanto los efectos sensoriales de los alimentos como los motivacionales o postingestivos, que actuarían en distintos momentos en el tiempo, como se ha descrito anteriormente en la cascada de saciedad^{28,30}.

Palatabilidad

La palatabilidad o, lo que es lo mismo, el valor hedónico de los alimentos se refiere al placer que se experimenta cuando se ingiere un alimento concreto. Esta sensación dependerá de las características organolépticas del alimento, es decir, de su sabor, olor, color o textura, y va a condicionar de manera relevante la elección de los alimentos y su ingesta^{26,27}. Se cree que la palatabilidad presenta un intenso efecto en la saciación y posiblemente, también ejerza cierta influencia en la regulación de la saciedad³¹.

Algunos estudios^{32,33} evidencian que a medida que se produce un aumento de la palatabilidad, el apetito aumenta y, por tanto, la ingesta alimentaria también. Lo que no está tan claro es el efecto que ejerce la palatabilidad sobre el apetito en el período posterior a la ingesta²⁷.

En general, el ser humano tiende a preferir alimentos dulces y salados, y a rechazar los de sabor más amargo o ácido. Probablemente, este hecho tenga explicación desde el punto de vista evolutivo y de supervivencia, ya que los sabores dulces y salados se asocian a alimentos de alta densidad energética. Por esta razón, el hombre, a lo largo de la historia, cuando la comida escaseaba tendía a elegir este tipo de alimentos. Por el contrario, el sabor amargo puede asociarse con alcaloides tóxicos y el sabor ácido puede indicar deterioro o inmadurez, de tal manera que el ser humano de forma innata tendía a rechazar alimentos con estos sabores^{23,34,35}.

En cuanto al poder que ejercen los macronutrientes sobre la palatabilidad, se sabe que las grasas son las responsables del sabor, textura y aroma de los alimentos, peculiaridades relacionadas con la sobreingesta, por lo que pueden afectar al balance energético y a la regulación a largo plazo del peso corporal³⁶. El azúcar también posee un potente efecto sobre la palatabilidad, hecho que conlleva un incentivo para su consumo³⁴. También diversos estudios han puesto de manifiesto que la combinación azúcar-grasa en los alimentos incrementa la preferencia por ellos con relación a la combinación sal-grasa^{26,36}. Sin embargo, aunque el papel de los macronutrientes sobre la palatabilidad parece ser evidente, este efecto probablemente no se produce en relación a la saciedad sensorial específica, ya que los diversos estudios realizados hasta la fecha muestran resultados controvertidos^{27,29}.

Así pues, parece evidente que las propiedades organolépticas de los alimentos y los aspectos sensoriales pueden modificar y regular la ingesta alimentaria, a través de su influencia en la palatabilidad, el apetito y la saciación, pudiendo desempeñar un importante papel en la conducta alimentaria.

Aspectos organolépticos

Gracias a los sistemas sensoriales, dirigidos por los órganos de los sentidos, somos capaces de percibir la naturaleza de la variedad de sustancias que componen los alimentos. Las propiedades sensoriales de los alimentos son las que nos dirigen hacia la elección de uno u otro alimento, sin olvidar que el aprendizaje y la experiencia previa también influyen en la elección de alimentos, como se desarrollará más adelante. El sabor, el color, el aroma, la textura e incluso el sonido ejercen una gran influencia sobre el control de la ingesta cuando mejoran la palatabilidad y pueden ser un vehículo para promover un consumo excesivo³⁷.

Desde que se percibe el alimento hasta el momento de su ingesta, las señales sensitivas como el olor de los alimentos, su sabor, su textura o su apariencia, entre otras muchas cualidades, van a ser transmitidas a través de los pares craneales hasta el sistema nervioso central. Estas señales van a conducir a una secreción de insulina, hecho que desencadenará la ingesta de nutrientes. Todo este conjunto de señales que conlleva la ingesta de alimentos se conoce como fase cefálica de la alimentación. A modo compensatorio, se da un mecanismo de disminución del apetito, a través de unos receptores a nivel orofaríngeo que van a controlar el valor calórico total ingerido, produciendo así señales para que la ingesta finalice. Cuando una o varias tomas de alimento se retrasan, se produce un descenso de los niveles de glucosa en sangre, por lo que la sensación de hambre aumentará con la idea de recuperar la reserva energética consumida en el periodo de ayuno (teoría glucostática)^{38,39}.

Otro hecho a destacar es la influencia del ayuno sobre la respuesta cerebral ante diferentes estímulos, demostrando así la interacción entre los aspectos homeostáticos y hedónicos de la conducta alimentaria. Un estudio publicado en 2009 demostró que, en situación de ayuno, los sistemas de recompensa del cerebro se dirigen hacia los alimentos de alta densidad calórica. Además, se pudo comprobar que el ayuno promueve una mayor atracción subjetiva hacia los alimentos con más calorías respecto a alimentos menos calóricos⁴⁰. De acuerdo con estos datos, un estudio anterior demostró que el ayuno afecta también la percepción del volumen de los alimentos, considerándose como menor el número de porciones cuando se está en ayuno que cuando se está saciado⁴¹.

Así pues, es de suma importancia considerar la experiencia sensorial más allá de la palatabilidad y realizar una integración multisensorial en el contexto de la percepción de los alimentos.

Los sentidos del gusto y del olfato son cruciales para la percepción del sabor de los alimentos, pero se deben tener en cuenta también otros tipos de estímulos, como los cognitivos, los auditivos, los visuales y los táctiles, ya que una visión en conjunto de todos ellos, nos podría ayudar a crear nuevas estrategias, tanto en el ámbito de la salud como en la industria alimentaria^{37,42}.

Sentido del gusto

Los receptores del sentido del gusto, incluyendo los 5 sabores básicos (dulce, salado, ácido, amargo y umami), se localizan por toda la cavidad oral, pero especialmente en

la lengua. Es ahí donde se forman los botones gustativos, los cuales se agrupan formando las papilas gustativas. Las papilas contienen cientos de botones gustativos y, a su vez, cada uno de ellos dispone de 50 a 150 células gustativas. Las células gustativas poseen unos receptores localizados en el extremo apical, permitiendo así la exposición con el medio interno en la cavidad oral. Las sustancias químicas de la comida entran en contacto con las células gustativas e interactúan con los receptores del gusto. Debido a esta interacción se producen cambios eléctricos en las células gustativas, originándose señales químicas que se traducen en impulsos nerviosos hacia el cerebro^{5,43}.

Como se ha mencionado anteriormente, posiblemente el sentido del gusto fue evolucionando como mecanismo protector; así el hombre logró evitar comer sustancias venenosas y obtuvo las calorías y los nutrientes necesarios para la supervivencia. Muchos venenos son amargos o agrios, sabores que se tiende a rechazar y, por el contrario, los alimentos dulces y salados nos producen placer, garantizando así que nuestras necesidades de sales e hidratos de carbono queden cubiertas. El sabor umami («sabroso» en japonés), conduce a ingerir alimentos ricos en glutamato, un aminoácido presente en carnes, quesos y tomates. El umami aumenta la palatabilidad de algunos alimentos, por eso es frecuentemente utilizado para mejorar el gusto de diversos productos. Algunos autores también apuntan a la existencia de otros sabores, como el sabor metálico y el que correspondería a la grasa^{44,45}.

Aunque el sentido del gusto parece ser algo inherente al ser humano y un proceso sencillo, nada más lejos de la realidad, ya que es un proceso neurobiológico complicado sobre el que influyen también otros muchos factores como pueden ser la genética, la edad y la experiencia.

Factores genéticos que influyen sobre el sentido del gusto

Las distintas investigaciones llevadas a cabo hasta la fecha ponen de manifiesto que la diversidad de preferencias por el gusto puede deberse a las diferencias genéticas en los receptores del gusto, pudiendo desencadenar consecuencias relevantes que afectan a la selección de los alimentos, a la nutrición y a la salud⁴⁶.

Por ejemplo, existen ciertas variantes del gen TAS2R38 que pueden determinar la capacidad de una persona para detectar el sabor amargo. Este hecho explicaría por qué algunas personas sienten aversión hacia el sabor de ciertas verduras de hoja verde como el brécol⁴⁷.

En otra investigación, se concluyó que ciertos individuos, conocidos como «supercatadores» (sensibles al 6-n-propiltiouracilo PROP), heredan más receptores gustativos que otros y presentan menor agrado por el gusto dulce que los no PROP o no catadores, los cuales manifiestan mayor tolerancia por este gusto. Al no poder ser explicado de manera cognitiva, este hecho parece apuntar a que la predisposición genética por el gusto amargo se interrelaciona con la apetencia por el gusto dulce⁴⁸.

También se han realizado distintas pruebas sensoriales con gemelos, mostrando que la preferencia por los alimentos de sabor amargo viene determinada por los genes y no se ve influida por los hábitos alimentarios de la familia⁴⁹. De todos modos, dicha influencia no está del todo clara,

ya que recientes investigaciones proponen que los factores ambientales presentan un mayor poder frente a los genéticos relacionados con los supercatadores PROP⁵⁰.

Otro estudio, el Toronto Nutrigenomics and Health Study, mostró que un cambio de un nucleótido en los genes receptor de potencial transitorio y subunidad de canal de sodio beta-1 (TRPV y SCNN1B) modificaba la percepción del sabor salado, explicando así en parte la gran variabilidad intraindividual existente⁵¹.

Por otro lado, también cabe destacar que los factores genéticos no solo influyen sobre el sentido del gusto, sino que también parecen tener repercusión sobre las conductas alimentarias, el apetito y la saciedad. Es mencionable un reciente artículo publicado en 2017, el cual indica que los individuos con el alelo MC4R rs7227255 A en lugar del alelo no A podrían experimentar mayores aumentos de apetito y antojo al consumir una dieta rica en proteínas para perder peso⁵². Otro estudio publicado en 2015 encontró asociaciones entre variantes genéticas del gen de la leptina y su receptor (LEP y LEPR) y ciertas dimensiones de la conducta alimentaria en niños⁵³. Estudios recientes confirman resultados similares en niños, en particular para el gen FTO⁵⁴.

Edad y su influencia en el gusto

A medida que el ser humano va envejeciendo, todos los sentidos (gusto, olfato, tacto, vista y oído) van perdiendo intensidad, hecho que puede repercutir y hacer más difícil la percepción de los alimentos que ingerimos⁵⁵. En este sentido, refiriéndose en este caso al sentido del gusto, conforme la edad del individuo aumenta, los botones gustativos van perdiéndose, por lo que la agudeza sensorial disminuye⁵⁶.

Un estudio publicado en 2013 comparó individuos jóvenes (19-26 años) e individuos mayores (45-54 años), a través de imágenes de resonancia magnética funcional. Los resultados mostraron una mayor activación de la respuesta hedónica en el grupo de individuos jóvenes durante la percepción del gusto dulce, no así para el gusto amargo. Estos datos pueden evidenciar diferencias tempranas relacionadas con la edad en el procesamiento central del gusto, las cuales podrían presentarse antes de producirse déficit de la función cognitiva en la vejez⁵⁷.

Por otro lado, las personas mayores también pueden ver afectado su sentido del gusto y su ingesta alimentaria por diversas alteraciones y enfermedades asociadas a la edad, como alteraciones en la pérdida del gusto, deterioro de la función masticadora y deglutoria, problemas gastrointestinales, pérdida de apetito, problemas metabólicos e incluso cambios sociales. Todos estos factores pueden afectar a su elección de alimentos y a su estado nutricional²⁵.

Experiencias gustativas previas y elección de alimentos

Las primeras experiencias con estímulos sápidos, primero en el útero y después con la leche materna, parecen ser fundamentales y determinantes para la elección del tipo de alimentación que se seguirá en el futuro. Cuando se prueban los alimentos, se comienzan a detectar sabores, a tener preferencias y a crear hábitos alimentarios. Los bebés aceptan de forma rápida nuevos sabores, cosa que no sucede en niños de otras edades. Más o menos hacia los 2 años de edad, el niño tiene tendencia a rechazar alimentos nuevos,

aunque las investigaciones indican que exposiciones repetidas de un sabor o un alimento favorecen la preferencia del niño por este^{25,44}. Según lo dicho, se recomienda una exposición temprana de variedad de sensaciones gustativas, comenzando incluso desde el embarazo y la lactancia, ya que esto puede mejorar la alimentación en el futuro.

El contexto en el cual se ofrece al niño el alimento también es de gran influencia, por ejemplo, en guarderías. El consumo de verdura aumenta si el niño observa que sus compañeros también la comen^{25,58}.

El prohibirle al niño un alimento apetitoso también puede afectar a su ingesta, ya que este preferirá ese alimento solo por el hecho de habérselo prohibido⁵⁹. Se ha comprobado que el forzar a un niño para que pruebe determinado alimento disminuye su preferencia por él y, por el contrario, cuando se le premia con un alimento como recompensa a un comportamiento el niño tiende a realzar su preferencia por ese alimento^{60,61}.

Sentido de la vista

A través de la vista se realiza la primera toma de contacto sensorial con un alimento antes de su consumo. Ver de cerca un alimento ya es suficiente para desencadenar el inicio de la comida, por eso la industria alimentaria, los supermercados o la restauración cuidan de manera especial la apariencia de sus productos y sus platos con la pretensión de hacerlos lo más atractivos posible al consumidor³⁷.

Diversos experimentos realizados en las últimas décadas reportan que la apariencia de los alimentos, incluyendo forma, color, tamaño de la porción y variedad en la presentación de los alimentos, repercute en la ingesta⁶²⁻⁶⁴.

Al dividir, por ejemplo, alimentos como galletas o barras de chocolate para que parezcan más pequeñas y más numerosas, se produce una disminución de la ingesta del alimento^{65,66}. Este efecto se ha asociado al fenómeno de segmentación (es decir, comer menos cuando los ítems [p. ej., galletas] están separados en trozos). Sin embargo, esto no evita acabar comiendo más en total que si se presenta un solo ítem⁶⁷. Otra investigación mostró como los colores presentes en los alimentos y en las bebidas pueden afectar a la identificación del sabor, tanto a nivel perceptivo como a nivel semántico⁶⁸.

El tamaño de la vajilla también es una señal visual que en algunas personas condiciona el tamaño de la comida. Se ha indicado que la ingesta sería mayor cuando el tamaño del recipiente es más grande³⁷, aunque no todos los estudios lo confirman⁶⁹. Otro factor visual importante es el tamaño del empaquetado. Se ha demostrado que a mayor tamaño peor capacidad de estimar el tamaño de porción⁴¹ y mayor consumo potencial⁷⁰. En este contexto, las demarcaciones (o guías de porciones) en los productos en sí, embalajes o en utensilios como platos y cucharas de porción fija, pueden proporcionar una referencia visual a tamaños recomendados para snacks, comidas y bebidas, pudiendo ser de ayuda para que personas con sobrepeso puedan controlar el tamaño de porción⁷¹.

La valoración visual de la comida también puede influir en el estado de saciedad. Recientes investigaciones observaron modificaciones en la ingesta percibida y la ingesta real, a través de la manipulación durante la comida de la cantidad

de sopa añadida en un recipiente. Los individuos que habían visto la ración más grande, comieron más y sintieron menos hambre sin tener en cuenta la ración que habían ingerido realmente. Este efecto fue mayor a los 120 y 180 min, dato que indica que el estado de saciedad está más influido por lo que la persona vio y recordó comer que por lo que realmente comió⁷². Además, estudios recientes demuestran que este efecto puede mediar cuánto se carga en el tenedor y la velocidad a la que se come^{73,74}, factores asociados a comer más energía en general⁷⁵.

En resumen, puede decirse que las señales visuales también determinan de forma notable la selección y la ingesta de alimentos pueden afectar a la identificación de los sabores, e incluso tienen el potencial de modificar nuestro estado de saciedad.

Sentido del olfato

El olfato también es considerado una importante señal externa que puede afectar a la ingesta alimentaria, ya que el ser humano lo utiliza como medio para apreciar la palatabilidad de los alimentos y de este modo realizar una selección de los distintos alimentos que va a ingerir⁷⁶.

El sentido del olfato, al igual que el sentido del gusto, es un sentido químico. La capacidad para oler viene dada a través de unas células sensoriales especializadas llamadas neuronas sensoriales olfativas. Estas neuronas se encuentran en una pequeña zona de tejido dentro de la parte alta de la nariz y tienen la capacidad de conectar directamente al cerebro. Cada neurona olfativa tiene un receptor olfativo. Las moléculas liberadas por sustancias en nuestro alrededor estimulan estos receptores y cuando las neuronas detectan estas moléculas envían mensajes al cerebro y este identifica el olor.

Los olores pueden llegar a las neuronas sensoriales olfativas de 2 maneras, o a través de las fosas nasales o a través de un canal que conecta la garganta con la nariz. Al introducir los alimentos en la boca, estos liberan aromas que llegan a las neuronas sensoriales olfativas a través de este canal y si este se encuentra obstruido, por ejemplo, cuando la nariz está congestionada por un catarro, los olores no pueden llegar a las células sensoriales y estimularlas. Por tanto, en estos casos, se pierde gran parte de la capacidad para saborear la comida. De esta manera, queda claro que los sentidos del olfato y del gusto presentan una estrecha relación.

Si el sentido del olfato no funciona, los alimentos pueden resultar insípidos, por eso cuando este sentido se encuentra alterado pueden cambiar los hábitos alimentarios y producirse un aumento o disminución de la ingesta. Incluso, como los alimentos se vuelven menos sabrosos debido a la pérdida de palatabilidad, es posible que se comience a añadir demasiada cantidad de sal para mejorar el sabor de las comidas⁷⁷.

Existen evidencias, puestas de manifiesto en distintos estudios, de que los olores agradables de comida, como por ejemplo el olor de la pizza o las galletas calientes, pueden estimular la salivación, promover el apetito e incluso potenciar la ingesta en individuos con sobrepeso⁷⁸⁻⁸⁰. Estos procesos suelen ser mediados por hormonas como la insulina y el polipéptido pancreático, y forman parte de la

respuesta cefálica de saciedad³². Como parte de esta respuesta también, en particular mediando la relación entre olfato, conducta alimentaria y grado de obesidad, se ha implicado también la orexina y la leptina. La orexina sería la hormona que actúa estimulando la ingesta energética y la sensibilidad olfatoria, mientras que la leptina inhibiría estos 2 aspectos. También se ha comprobado que en individuos con normopeso, el ayuno provocaría un aumento en la sensibilidad olfatoria. Por el contrario, parece ser que individuos con obesidad mórbida presentan una sensibilidad olfatoria disminuida⁷⁶.

Un reciente artículo publicado en 2017 demuestra por primera vez que existe una relación inversa entre la grasa visceral y las señales sensoriales como el olfato y el gusto, a lo largo de una población muy diversa en peso corporal, ya que la muestra de individuos seleccionada para el estudio iba desde personas con bajo peso hasta personas con obesidad mórbida⁸¹.

Sentido del tacto

A través del sentido del tacto se puede percibir la textura de los alimentos, aunque esta característica presenta un carácter multisensorial, ya que la textura puede definirse como la manifestación sensorial y funcional de las propiedades estructurales, mecánicas y superficiales de los alimentos detectados a través de los sentidos de la vista, del oído, del tacto y de la cinestesia⁸². Quizás la textura presente un papel menos consciente que el gusto a la hora de percibir o apreciar el sabor de los alimentos, pero no menos importante.

La textura de un alimento comienza a apreciarse incluso antes de introducirlo en la boca, por ejemplo, cuando se manipula con los cubiertos o se observa, aunque realmente se evalúa durante el proceso de masticación y deglución⁸³. La firmeza, la suavidad, la cremosidad, el grosor y el crujiente de los alimentos son ejemplos de cualidades que ayudan a conceptualizar la textura y son determinantes de suma importancia que indican la calidad del alimento y su aceptación por parte del consumidor³⁷.

Recientes investigaciones destacan el papel de la textura en relación con la ingesta alimentaria. Algunos estudios muestran que el ritmo de consumo de los alimentos varía dependiendo de su textura. Los alimentos y las bebidas más viscosas y de consistencia más dura se consumen de forma más lenta que los que presentan una textura más suave. También se ha observado que el consumo de alimentos «duros» suponía una mayor ingesta energética en comparación con los alimentos «blandos». Este hecho indica que los cambios en la textura de los alimentos pueden ser útiles como herramienta para reducir la ingesta de energía diaria^{84,85}.

También la forma y la textura de los alimentos puede hacer creer al consumidor que el alimento o bebida que va a ingerir, presenta un mayor efecto saciante^{86,87}. Recientes investigaciones indican que los alimentos que son percibidos como más largos y más gruesos hacen que se perciban como más abundantes y, por tanto, como más saciantes⁸⁸. Por otro lado, el efecto del espesor o la textura está ampliamente documentado, implicando a los líquidos como

factores «enmascarantes» de las señales de saciedad generadas por vías fisiológicas y sensoriales. Este efecto se debe en particular a la rápida ingesta y vaciado gástrico de los líquidos al ser ingeridos, en comparación con los sólidos y semisólidos (p. ej., yogur) y el consumo excesivo de energía asociado (sobre todo en el caso de bebidas azucaradas)^{86,87,89}. Estudios recientes han demostrado, además, que las propiedades sensoriales relacionadas con la textura del producto pueden inducir percepciones o efectos cognitivos que influyan en el estado de saciedad percibida del consumidor. Así, en un estudio en los EE. UU., los individuos que tomaron una bebida «fina» sin información adicional, o con la información de que calmaba la sed, la percibían como menos saciante y esto los conducía a una mayor ingesta energética posterior con respecto a los individuos que tomaron una bebida «gruesa»⁹⁰.

En general, puede concluirse que la textura de los alimentos es un factor particularmente importante en el ámbito de la ingesta alimentaria y que puede utilizarse como herramienta para lograr reducir la ingesta energética diaria de los individuos⁸⁷.

Sentido del oído

Los sonidos que se producen cuando tocamos o usamos muchos de los objetos que nos rodean en nuestra vida cotidiana pueden transmitir información muy valiosa sobre la naturaleza de los estímulos con los que estamos interactuando. Por tanto, las señales auditivas presentan también una gran influencia en la percepción de los productos alimenticios⁹¹.

Los datos reportados por diversas investigaciones muestran que los sonidos que escuchamos afectan tanto a la elección del alimento como a la percepción del gusto, de manera que el sentido del oído puede repercutir sobre el comportamiento alimentario⁹².

Una revisión publicada en 2012, tras analizar diversos estudios científicos publicados en los últimos años, expuso diversas relaciones entre sonidos y conductas alimentarias. El sonido del propio alimento, del envoltorio o de la preparación del mismo, la música o los sonidos que se escuchan mientras se realiza la compra o mientras se está comiendo y la asociación de sonidos a sabores o incluso el sonido de los nombres de los alimentos son factores auditivos que van a tener cierto impacto sobre nuestra percepción y, por tanto, van a condicionar la ingesta alimentaria⁹².

De todos modos, hacen falta muchos más estudios para llegar a entender las bases neuronales de estos hechos, pero lo que es evidente es que no debe menospreciarse el papel que desempeña el sentido del oído en la conducta alimentaria en general.

Conclusiones

Los procesos de regulación del apetito en humanos son complejos, implicando no solo vías homeostáticas, fisiológicas y metabólicas, sino también un amplio rango de factores externos relacionados con la percepción (vías hedónicas), la experiencia previa y la conducta alimentaria propia. Dentro de las vías hedónicas, los factores más importantes incluyen estímulos gustativos, visuales, de tacto y de olfato,

aunque otros factores también desempeñan un papel relevante. Es importante resaltar que estos procesos están íntimamente relacionados con los procesos hormonales mediante el efecto de los estímulos sobre el sistema de reforzamiento del cerebro, terminando en la producción de una sensación subjetiva de placer. En este contexto, es importante identificar los casos en los que las vías hedónicas pueden llegar a anular el sistema homeostático, incluso cuando existe una elevada reserva de energía y las sensaciones de hambre y apetito son bajas, y llevar al consumo compulsivo de energía.

Mientras la epidemia de obesidad continúa su paso, las investigaciones se centran especialmente en buscar estrategias de prevención y tratamientos encaminados a los cambios de hábitos de estilos de vida, concretamente dieta y actividad física. Sin embargo, no debe olvidarse que el comportamiento alimentario es una conducta regulada no solo por mecanismos homeostáticos, sino que también es necesario valorar la vía hedónica que regula dicho comportamiento. Los factores cognitivos, emocionales, sociales, económicos, culturales y las propiedades organolépticas de los alimentos son algunos de los aspectos a tener en cuenta a la hora de comprender la conducta alimentaria.

Para poder tomar medidas útiles y que consideren todos estos factores, sería de gran interés el compromiso y la colaboración de entidades y organismos tanto públicos como privados, dando un enfoque multisectorial que involucre energías, recursos y conocimientos, y en el que gobiernos, asociaciones, organizaciones, industria alimentaria y de restauración colectiva, ámbito sanitario, etc., tengan un papel fundamental en la creación de programas y productos que promuevan un entorno saludable y de accesibilidad a todos los ámbitos de la población. De esta manera, se lograría aplicar estrategias, tanto a nivel alimentario, como de actividad física y de modificación de conducta, que podrían ayudar a la prevención de la obesidad y sus enfermedades asociadas.

Está claro que el ser humano busca alimentarse mucho más allá de una necesidad fisiológica. Disfruta de la comida a través de su sabor, olor, textura, color e incluso a través de su sonido. Todos estos aspectos pueden hacer que se coma de manera excesiva, incluso compulsiva, de aquí la necesidad de tener en cuenta cada uno de los 5 sentidos para lograr entender un poco más el comportamiento alimentario.

Es de suma importancia realizar una integración multisensorial en el contexto de la percepción de los alimentos y deben tenerse en cuenta todos los factores, tanto homeostáticos como no homeostáticos, que regulan la ingesta alimentaria. Todo esto en conjunto será eficaz a la hora de comprender las conductas que nos llevan a una sobrealimentación y a buscar las medidas necesarias tanto a nivel individual como poblacional.

Autoría

JAM y SN-C participaron en la concepción de la idea y la revisión crítica del manuscrito. MHRE, EA-R y BMMA redactaron el manuscrito. SPD y RS-C realizaron la revisión crítica del artículo y contribuyeron sustancialmente a la mejora del mismo. Todos los autores han leído y expresado su conformidad con el manuscrito final.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no tienen ningún conflicto de interés.

Bibliografía

1. Salas-Salvadó J, Rubio M, Barbany M, Moreno B. Consenso SEEDO 2007 para la evaluación del sobrepeso y la obesidad y el establecimiento de criterios de intervención terapéutica. *Med Clin (Barc)*. 2007;128(5):184–96.
2. World Health Organization (WHO). Nota descriptiva. [consultado Jul 2017]. Disponible en: <http://who.int/mediacenters/factsheets/fs311/es/>.
3. Gordillo F, Mestas L, Arana J, Salvador J, Gordillo A, Tinao JF. ¿Son relevantes los procesos volitivos y de autorreflexión en los programas de reducción de peso? *Rev Mex Transtornos Aliment*. 2011;2:94–103.
4. American Psychiatric Association. Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders (DSM-5). 5th ed. American Psychiatric Publishing; 2013.
5. Palma JA, Iriarte J. Regulación del apetito: bases neuroendocrinas e implicaciones clínicas. *Med Clin (Barc)*. 2012;139(2):70–5.
6. González-Jiménez E, Schmidt Río-Valle J. Regulación de la ingesta alimentaria y del balance energético; factores y mecanismos implicados. *Nutr Hosp*. 2012;27(6):1850–9.
7. De Silva A, Bloom SR. Gut hormones and appetite control: A focus on PYY and GLP-1 as therapeutic targets in obesity. *Gut and Liver*. 2012;6:10–20.
8. Lutter M, Nestler EJ. Homeostatic and Hedonic Signals Interact in the Regulation of Food Intake [consultado Jul 2017]. *J Nutr* [Internet]. 2009;139(3):629–32. Disponible en: <http://jn.nutrition.org/content/139/3/629.short%5Cnhttp://jn.nutrition.org/cgi/doi/10.3945/jn.108.097618>.
9. Próspero-García O, Méndez Díaz M, Alvarado Capuleño I, Pérez Morales M, López Juárez J, Ruiz Contreras A. Inteligencia para la alimentación, alimentación para la inteligencia. *Salud Mental*. 2013;36(2):101–7.
10. Behary P, Miras AD. Brain responses to food and weight loss. *Exp Physiol* [Internet]. 2014;99(9):1121–7. Disponible en: <http://doi.wiley.com/10.1113/expphysiol.2014.078303> [consultado Jul 2017].
11. Horvath TL. The hardship of obesity: A soft-wired hypothalamus. *Nat Neurosci* [Internet]. 2005;8(5):561–5. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15856063> [consultado Jul 2017].
12. Richfield D. Medical gallery of Blausen Medical 2014 [Internet]. Vol. 1, Wiki Journal of Medicine. 2014 [consultado 17 Jul 2017]. p. 9–11. Disponible en: https://en.wikiversity.org/wiki/WikiJournal_of_Medicine/Medical_gallery_of_Blausen_Medical.2014.
13. Estévez Báez M. Visión clásica del sistema nervioso autónomo. Universidad de La Habana. 2007 [consultado 17 Jul 2017]. Disponible en: http://fbio.uh.cu/ginvest/mesna/vfc_docs/VisionClasicaDelSNA.pdf.
14. Alemany-García C, Molinero A. Factores que influyen sobre el apetito: revisión bajo un prisma evolutivo. *Rev Divulg e Investig en Ciencias Nat*. 2014;2:1–8.
15. González Hita M, Macías Ambrosio K, Sánchez Enríquez S. Regulación neuroendócrina del hambre, la saciedad y mantenimiento del balance energético. *Investigación en Salud* [Internet]. 2006;VIII:191–200. Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=14280309>.
16. Carla Guzmán P. Control de la ingesta alimentaria: rol del receptor 4 de melanocortina en el desarrollo de obesidad. *Rev Chil Endocrinol Diabetes*. 2015;8(1):19–24.

17. Bastarrachea RA, Cole SA, Comuzzie AG. Genómica de la regulación del peso corporal: mecanismos moleculares que predisponen a la obesidad. *Med Clin (Barc)* [Internet]. 2004;123(3):104–17 [consultado Jul 2017]. Disponible en: [http://dx.doi.org/10.1016/S0025-7753\(04\)74427-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0025-7753(04)74427-9) <http://db.doyma.es/cgi-bin/wdbcgi.exe/doyma/mrevista.fulltext?pid=13063474>
18. Stäubert C, Tarnow P, Brumm H, Pitra C, Gudermann T, Grüters A, et al. Evolutionary aspects in evaluating mutations in the melanocortin 4 receptor. *Endocrinology*. 2007;148(10):4642–8.
19. Hussain SS, Bloom SR. The regulation of food intake by the gut-brain axis: Implications for obesity. *Int J Obes* [Internet]. 2013;37(5):625–33 [consultado Jul 2017]. Disponible en: <http://www.nature.com/doi/10.1038/ijo.2012.93>
20. Escobar C, González Guerra E, Velasco-Ramos M, Salgado-Delgado R, Angeles-Castellanos M. Poor quality sleep is a contributing factor to obesity. *Rev Mex Trastor Aliment* [Internet]. 2013;4(2):133–42 [consultado Jul 2017]. Disponible en: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S2007152313720007>
21. Berthoud H-R. Homeostatic and non-homeostatic pathways involved in the control of food intake and energy balance. *Obesity (Silver Spring)* [Internet]. 2006;14 Suppl 5:197S–200S [consultado Jul 2017]. Disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17021366>
22. Kregler JW, Lee Y, Lee SY. Perceptual changes and drivers of liking in high protein extruded snacks. *J Food Sci*. 2012;77(4).
23. Alsiö J, Olszewski PK, Levine AS, Schiöth HB. Feed-forward mechanisms: Addiction-like behavioral and molecular adaptations in overeating. *Front Neuroendocrinol*. 2012;33:127–39.
24. Ventura AK, Birch LL. Does parenting affect children's eating and weight status? *Int J Behav Nutr Phys Act* [Internet]. 2008;5(1):15 [consultado Jul 2017]. Disponible en: <http://ijbnpa.biomedcentral.com/articles/10.1186/1479-5868-5-15>
25. Kohen VL. Una visión global de los factores que condicionan la ingesta. *Instrumentos de medida. Nutr Hosp*. 2011;4(2):14–24.
26. Ibañez NR. Hambre, saciedad y apetito. Su repercusión en el estado de nutrición de los individuos. *Nutr Clínica*. 2002;5(4):296–308.
27. Sørensen LB, Møller P, Flint A, Martens M, Raben A. Effect of sensory perception of foods on appetite and food intake: A review of studies on humans. *Int J Obes Relat Metab Disord*. 2003;27(10):1152–66.
28. Blundell JE, Rogers PJ, Hill AJ. Evaluating the satiating power of foods: Implications for acceptance and consumption. En: Colms J, Booth DA, Pangborn RM, Raunhardt O, editores. *Food acceptance and nutrition*. London: Academic Press; 1987. p. 205–19.
29. Hetherington MM, Rolls BJ. Sensory-Specific Satiety: Theoretical Frameworks and Central Characteristics. In: *Why We Eat What We Eat: The Psychology of Eating*. 1996. p. 267–90.
30. Sosa Sánchez R. Una propuesta para el análisis del fenómeno de saciedad sensorial específica. *Enseñanza e Investig Psicol*. 2010;15(1):131–46.
31. Blundell JE. Food intake and body weight regulation. En: Boucharde CBG, editor. *Regulation of body weight: Biological and behavioral mechanisms*. London: Wiley; 1996. p. 111–33.
32. Yeomans MR, Re R, Wickham M, Lundholm H, Chambers L. Beyond expectations: The physiological basis of sensory enhancement of satiety. *Int J Obes* [Internet]. 2016;40(11):1693–8 [consultado Jul 2017]. Disponible en: <http://www.nature.com/doi/10.1038/ijo.2016.112>
33. Yeomans MR, Blundell JE, Leshem M. Palatability: Response to nutritional need or need-free stimulation of appetite? *Br J Nutr* [Internet]. 2004;92(S1):S3 [consultado Jul 2017]. Disponible en: http://www.journals.cambridge.org/abstract_S0007114504001679
34. Saper CB, Chou TC, Elmquist JK. The need to feed: Homeostatic and hedonic control of eating. *Neuron*. 2002;36:199–211.
35. Rozin P. Human food intake and choice: Biological, psychological and cultural perspectives. *Food Sel From genes to Cult* [Internet]. 2002;(1):7–25 [consultado Jul 2017]. Disponible en: http://www.danoneinstitute.org/publications/book/food_selection_from_genes_to_culture.php%5Cnfood_selection.Rozin_danone_ligger_i_diverse_downloadede_b%ger
36. Drewnowski A, Almiron-Roig E. Human perceptions and preferences for fat-rich foods. En: *Fat Detection: Taste Texture, Post Ingestive Effects*. Boca Raton (FL): CRC Press/Taylor & Francis; 2010. p. 265–91.
37. Mccrickerd K, Forde CG. Sensory influences on food intake control: Moving beyond palatability. *Obes Rev*. 2016;17(1):18–29.
38. Halford JCG, Harrold JA. Satiety-enhancing products for appetite control: Science and regulation of functional foods for weight management. *Proc Nutr Soc* [Internet]. 2012;71(2):350–62 [consultado Jul 2017]. Disponible en: http://www.journals.cambridge.org/abstract_S0029665112000134
39. Granados K, Stephens BR, Malin SK, Zderic TW, Hamilton MT, Braun B. Appetite regulation in response to sitting and energy imbalance. *Appl Physiol Nutr Metab*. 2012;37(2):323–33.
40. Goldstone AP, Precht de Hernandez CG, Beaver JD, Muhammed K, Croese C, Bell G, et al. Fasting biases brain reward systems towards high-calorie foods. *Eur J Neurosci*. 2009;30(8):1625–35.
41. Brogden N, Almiron-Roig E. Estimated portion sizes of snacks and beverages differ from reference amounts and are affected by appetite status in non-obese men. *Public Heal Nutr*. 2011;14(10):1743–51.
42. Spence C. The multisensory perception of flavour. *Psychologist*. 2010;23(9):720–3.
43. Keast RSJ, Breslin PAS. An overview of binary taste-taste interactions. *Food Qual Prefer*. 2003;14:111–24.
44. López-Ortiz NC. La cuestión de las sensaciones gustativas básicas. *Perspect Nutr Humana* [Internet]. 2015;1717(2):185–94 [consultado Jul 2017]. Disponible en: <http://aprendeenlinea.udea.edu.co/revistas/index.php/nutricion/article/view/324668>
45. Chaudhari N, Roper SD. The cell biology of taste. *J Cell Biol*. 2010;190:285–96.
46. Negri R, di Feola M, di Domenico S, Scala MG, Artesi G, Valente S, et al. Taste perception and food choices. *J Pediatr Gastroenterol Nutr* [Internet]. 2012;54(5):624–9 [consultado Jul 2017]. Disponible en: <http://content.wkhealth.com/linkback/openurl?sid=WKPTLP:landingpage&an=00005176-201205000-00012>
47. Roudnitzky N, Behrens M, Engel A, Kohl S, Thalmann S, Hübner S, et al. Receptor polymorphism and genomic structure interact to shape bitter taste perception. *PLoS Genet*. 2015;11(9).
48. Yeomans MR, Tepper BJ, Rietzschel J, Prescott J. Human hedonic responses to sweetness: Role of taste genetics and anatomy. *Physiol Behav*. 2007;91(2-3):264–73.
49. Törnwall O, Silventoinen K, Keskitalo-Vuokko K, Perola M, Kaprio J, Tuorila H. Genetic contribution to sour taste preference. *Appetite*. 2012;58(2):687–94.
50. Catanzaro D, Chesbro EC, Velkey AJ. Relationship between food preferences and PROP taster status of college students. *Appetite*. 2013;68:124–31.
51. Dias AG, Rousseau D, Duizer L, Cockburn M, Chiu W, Nielsen D, et al. Genetic variation in putative salt taste receptors and salt taste perception in humans. *Chem Senses*. 2013;38(2):137–45.
52. Huang T, Zheng Y, Hruby A, Williamson DA, Bray GA, Shen Y, et al. Dietary protein modifies the effect of the MC4R genotype on 2-year changes in appetite and food craving: The POUNDS Lost Trial. *J Nutr*. 2017; 147:439–444.
53. Valladares M, Obregón AM, Weisstaub G, Burrows R, Patiño A, Ho-Urriola J, et al. Asociación entre la conducta alimentaria y polimorfismos genéticos de la leptina y su receptor en niños obesos chilenos. *Nutr Hosp*. 2015;31(3):1044–51.

54. Faith MS, Carnell S, Kral TVE. Genetics of food intake self-regulation in childhood: Literature review and research opportunities. *Human Heredity*. 2013;75:80–9.
55. Martin LJ, Zieve D, Ogilvie I. MedlinePlus [consultado Jul 2017]. Disponible en: <https://medlineplus.gov/spanish/ency/article/004013.htm>. Última revisión 8/22/2016.
56. Srur E, Stachs O, Guthoff R, Witt M, Pau HW, Just T. Change of the human taste bud volume over time. *Auris Nasus Larynx*. 2010;37(4):449–55.
57. Green E, Jacobson A, Haase L, Murphy C. Can age-related CNS taste differences be detected as early as middle age? Evidence from fMRI. *Neuroscience*. 2013;232:194–203.
58. Nicklas TA, Baranowski T, Baranowski JC, Cullen K, Rittenberry L, Olvera N. Family and child-care provider influences on preschool children's fruit, juice, and vegetable consumption. *Nutr Rev* [Internet]. 2001;59(7):224–35. Disponible en: <https://academic.oup.com/nutritionreviews/article-lookup/doi/10.1111/j.1753-4887.2001.tb07014.x>[consultado Jul 2017].
59. Savage JS, Fisher JO, Birch LL. Parental influence on eating behavior: Conception to adolescence. *J Law Med Ethics*. 2007;35:22–34.
60. Birch LL. Development of food preferences. *Annu Rev Nutr*. 1999;19:41–62.
61. Scaglioni S, Salvioni M, Galimberti C. Influence of parental attitudes in the development of children eating behaviour. *Br J Nutr* [Internet]. 2008;99 Suppl 1:S22–5 [consultado Jul 2017]. Disponible en: <http://journals.cambridge.org/abstract/S0007114508892471>
62. Rolls BJ, Rowe EA, Rolls ET. How sensory properties of foods affect human feeding behavior. *Physiol Behav*. 1982;29(3):409–17.
63. Rolls BJ. Creativity needs some serendipity: Reflections on a career in ingestive behavior. *Physiol Behav*. 2016;162:186–95.
64. Martínez AG, López-Espinoza A, Franco-Paredes K, Díaz F, Aguilera V. Variedad y apariencia de los alimentos modifican la conducta alimentaria. *Divers: Perspect Psicol*. 2009;5(2):391–7.
65. Marchiori D, Waroquier L, Klein O. Smaller food item sizes of snack foods influence reduced portions and caloric intake in young adults. *J Am Diet Assoc*. 2011;111(5):727–31.
66. Marchiori D, Waroquier LKO. Split them smaller item sizes of cookies lead to a decrease in energy intake in children. *Nutr Educ Behav*. 2012;44:251–5.
67. Kerameas K, Vartanian LR, Herman CPPJ. The effect of portion size and unit size on food intake: Unit bias or segmentation effect? *Heal Psychol*. 2015;34(6):670–6.
68. Zampini M, Wantling E, Phillips N, Spence C. Multisensory flavor perception: Assessing the influence of fruit acids and color cues on the perception of fruit-flavored beverages. *Food Qual Prefer*. 2008;19(3):335–43.
69. Robinson E, Nolan S, Tudur-Smith C, Boyland EJ, Harrold JA, Hardman CA, et al. Will smaller plates lead to smaller waists? A systematic review and meta-analysis of the effect that experimental manipulation of dishware size has on energy consumption. *Obes Rev*. 2014;15(10):812–21.
70. Hollands GJ, Shemilt I, Marteau TM, Jebb SA, Lewis HB, Wei Y, et al. Portion, package or tableware size for changing selection and consumption of food, alcohol and tobacco. *Cochrane Database of Systematic Reviews*. 2017;2015.
71. Almiron-Roig E, Dominguez A, Vaughan D, Solis-Trapala I, Jebb SA. Acceptability and potential effectiveness of commercial portion control tools amongst people with obesity. *Br J Nutr* [Internet]. 2016;116(11):1974–83 [consultado Jul 2017]. Disponible en: <http://journals.cambridge.org/BJN%0Ahttp://ovidsp.ovid.com/ovidweb.cgi?T=JS&PAGE=reference&D=emed18b&NEWS=N&AN=613757717%0Ahttp://ovidsp.ovid.com/ovidweb.cgi?T=JS&PAGE=reference&D=pem&NEWS=N&AN=27976604>
72. Brunstrom JM, Burn JF, Sell NR, Collingwood JM, Rogers PJ, Wilkinson LL, et al. Episodic memory and appetite regulation in humans. *PLoS One*. 2012;7(12).
73. Almiron-Roig E, Tsiountsioura M, Lewis HB, Wu J, Solis-Trapala I, Jebb SA. Large portion sizes increase bite size and eating rate in overweight women. *Physiol Behav*. 2015;139:297–302.
74. Burger KS, Fisher JO, Johnson SL. Mechanisms behind the portion size effect: Visibility and bite size. *Obesity* [Internet]. 2011;19(3):546–51 [consultado Jul 2017]. Disponible en: <http://doi.wiley.com/10.1038/oby.2010.233>
75. Robinson E, Almiron-Roig E, Rutters F, de Graaf C, Forde CG, Smith CT, et al. A systematic review and meta-analysis examining the effect of eating rate on energy intake and hunger. *Am J Clin Nutr*. 2014;100:123–51.
76. Vega MV, Rivas AMO. Asociación de la sensibilidad olfatoria con la ingesta energética: rol en el desarrollo de la obesidad. *Nutr Hosp*. 2015;32(6):2385–9.
77. National Institute of Health (NIH) [consultado Jul 2017]. Disponible en: <https://www.nidcd.nih.gov/es/espanol/trastornos-del-olfato>.
78. Engelen L, de Wijk RA, Prinz JF, Van Der Bilt A, Bosman F. The relation between saliva flow after different stimulations and the perception of flavor and texture attributes in custard desserts. *Physiol Behav*. 2003;78(1):165–9.
79. Tetley A, Brunstrom J, Griffiths P. Individual differences in food-cue reactivity. The role of BMI and everyday portion-size selections. *Appetite*. 2009;52(3):614–20.
80. Ferriday D, Brunstrom JM. 'I just can't help myself': Effects of food-cue exposure in overweight and lean individuals. *Int J Obes* [Internet]. 2011;35(1):142–9. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1038/ijo.2010.117>[consultado Jul 2017].
81. Fernandez-Garcia JC, Alcaide J, Santiago-Fernandez C, Roca-Rodriguez MM, Agüera Z, Baños R, et al. An increase in visceral fat is associated with a decrease in the taste and olfactory capacity. *PLoS One*. 2017;12(2):e0171204.
82. Szczesniak AS. Texture is a sensory property. *Food Qual Prefer*. 2002;13(4):215–25.
83. Fiszman S. Comer: una experiencia sensorial compleja. *Dossier científico Soc Española Bioquímica y Biol Mol*. 2010;166:16–9.
84. Forde CG, van Kuijk N, Thaler T, de Graaf C, Martin N. Oral processing characteristics of solid meal components, and relations with food composition, sensory attributes & expected-satiation. *Appetite* [Internet]. 2012;59(2):626 [consultado Jul 2017]. Disponible en: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0195666312003182>
85. Bolhuis DP, Forde CG, Cheng Y, Xu H, Martin N, de Graaf C. Slow food: Sustained impact of harder foods on the reduction in energy intake over the course of the day. *PLoS One*. 2014;9(4).
86. Mattes R. Fluid calories and energy balance: The good, the bad, and the uncertain. *Physiol Behav*. 2006;89(1):66–70.
87. Almiron-Roig E, Palla L, Guest K, Ricchiuti C, Vint N, Jebb SA, et al. Factors that determine energy compensation: A systematic review of preload studies. *Nutr Rev*. 2013;71(7):458–73.
88. Hogenkamp PS, Stafleu A, Mars M, Brunstrom JM, de Graaf C. Texture, not flavor, determines expected satiation of dairy products. *Appetite*. 2011;57(3):635–41.
89. Cassady BA, Considine RV, Mattes RD. Beverage consumption, appetite, and energy intake: What did you expect? *Am J Clin Nutr*. 2012;95(3):587–93.
90. McCrickerd K, Chambers L, Yeomans MR. Fluid or fuel? The context of consuming a beverage is important for satiety. *PLoS One*. 2014;9(6).
91. Spence C, Zampini M. Auditory contributions to multisensory product perception. *Acta Acust united with Acust*. 2006;92(6):1009–25.
92. Spence C. Auditory contributions to flavour perception and feeding behaviour. *Physiol Behav*. 2012;107(4):505–15.