



Artículo de revisión

La ciencia detrás de las saciedades

The science behind satiety

Mónica Katz

Departamento de Posgrado, Universidad Favaloro, Argentina

Recibido: 15-6-2020**Aceptado:** 4-10-2020**Resumen**

Las finalidades del comportamiento alimentario son variadas. Más allá de que todas las funciones básicas requieren nutrientes y energía, comer está al servicio de muchas otras funciones: obtener placer, sociabilizar, regular las emociones, disminuir el nivel de estrés, construir identidad. El determinante primario de la ingesta es el entorno construido representado por un sistema social. Luego, otros subsistemas neurales (como el homeostático energético, el hedónico, el emocional y de regulación del estrés y el de funciones ejecutivas) juntos y redundantemente, organizan y determinan el comportamiento alimentario. Dado que vivimos en una cultura obesogénica en la que las barreras a la saciedad deterioran la auto-regulación de la ingesta calórica, la saciedad es el secreto más anhelado para alcanzar una vida y un peso corporal saludable. En este artículo analizaremos la evidencia científica detrás de las diferentes modalidades de saciedad humana (cognitiva, sensorial, hedónica, mecánica y neuroquímica) desde un modelo biopsicosocial.

Palabras clave: comportamiento alimentario, modelo biopsicosocial, saciedad, salud

Abstract

The purposes of eating behavior are varied. Beyond the fact that all basic human functions require nutrients and energy, eating has many other important roles: obtaining pleasure, socializing, regulating emotions, reducing stress levels, building identity. The primary determinant of food intake is the built environment represented by the social system that surrounds us. Also many other neural subsystems (such as energy homeostatic, hedonic, emotional and stress regulation, and executive functions) together and redundantly, organize and determine eating behavior in humans. Since we live in an obesogenic culture in which barriers to satiety impair self-regulation of caloric intake, satiety is the most relevant secret to achieve a healthy life and healthy body weight. In this article we will analyze the scientific evidence behind the different modalities of human satiety (cognitive, sensory, hedonic, mechanical and neurochemical) from a biopsychosocial approach.

Keywords: eating behavior, biopsychosocial model, health, satiety

Introducción

Las finalidades del acto de comer son variadas. Todas las funciones básicas requieren nutrientes y energía. Pero las personas somos, sin duda, máquinas termodinámicas y sobre todo, seres “deseantes” y predeciblemente irracionales. Desde ese lugar, comer es sin duda mucho más que incorporar nutrientes y energía. La realidad es que el comportamiento alimentario está al servicio de

muchas otras funciones humanas psicosociales: obtener placer, sociabilizar, regular las emociones, disminuir el nivel de estrés, construir identidad. Las señales que controlan la ingesta obedecen tanto a factores extrínsecos (del medio) como intrínsecos (emociones o sensaciones). Intentaré, desde un punto de vista puramente pedagógico, organizar un modelo explicativo de regulación del comportamiento alimentario.

El determinante primario de la ingesta es el sistema social. Luego, otros subsistemas neurales (como el homeostático energético, el hedónico, el emocional y de regulación del estrés y el que dirige las funciones ejecutivas) juntos y redundantemente, organizan y determinan el comportamiento alimentario. Vale la pena detenerse a describir las diferencias entre los sistemas simples y aquellos complejos. Los primeros son homogéneos, lineares, determinísticos, estáticos, independientes, no poseen *feedbacks*, carecen de autoorganización y conexiones entre los diferentes niveles. De manera casi opuesta, los sistemas complejos son heterogéneos, no lineares, estocásticos, dinámicos, independientes, poseen *feedbacks*, son autoorganizados y sinérgicos. Precisamente, el sistema que controla el comportamiento alimentario humano pertenece a este último grupo.

Regulación psiconeurohormonal del comportamiento alimentario

Uno de los principales determinantes de la conducta ingestiva humana es el sistema social. Su impacto resulta de observar cómo interviene la cultura en este proceso. Las investigaciones muestran que las personas tienden a emular el comportamiento de los otros. Es decir que aquello que los demás eligen, influye sobre las personas, aún sin tener conciencia de ello y, entonces, se prefiere lo que otros prefieren. La influencia social es central y aunque en ella reside la percepción personal de libertad, de independencia de opinión o de acción (dado que existe un importante costo a pagar por ir en contra del grupo al que se pertenece, a la tribu, o al que se desea pertenecer) pocos se atreven a desafiar las normas sociales de consumo (Asch, 1951; Sherif, 1935).

Los cuatro determinantes básicos del consumo de alimentos son: la conveniencia, el precio, el gusto y los conocimientos y las creencias que las personas poseen en relación con los alimentos y la nutrición. En principio, la “comida conveniente” es aquella que disminuye el esfuerzo mental y físico, así como también el tiempo requerido para preparar alimentos (Jabs y Devine, 2006). En relación con el precio, los consumidores pertenecientes a distintos quintiles de ingreso muestran diferentes comportamientos. En los hogares de niveles socioeconómicos medios y altos, el impacto del precio sobre la calidad nutricional de lo consumido, resulta menor que para los hogares más pobres. Esto es reflejo de la menor participación de los alimentos en los gastos totales. Sin embargo, en productos de alta gama, indulgentes (aquello que se considera “muy bueno” o posee un halo social glamoroso o aspiracional), pareciera no importar el precio. Por supuesto este fenómeno deteriora la seguridad alimentaria en los hogares más pobres que pueden llegar a asignar los escasos ingresos disponibles a alimentos de baja calidad nutricional, lo que incrementaría el riesgo de carencias nutricionales (Park et al., 1996). ¿Y qué decir del gusto? Es uno de los placeres más asequibles para el humano. Con el gusto se nace, pero también se va moldeando durante la vida. Y esta memoria sensorial dependerá de cuánto placer o aversión nos ha generado comer o beber un alimento. Los sentidos y el placer que ellos evocan son críticos

para la selección de comidas y, por supuesto, para nuestra nutrición. En el caso de los alimentos, lo que se percibe es el resultado de una percepción holística de todos los sentidos, sumados a la cultura, la educación, la religión, la economía y, fundamentalmente, nuestras propias experiencias anteriores con esa comida. Pareciera haber, como sostiene la antropóloga Patricia Aguirre, “comida de ricos y comida de pobres”. De hecho, las representaciones culturales sobre el cuerpo que debe ser “fuerte” y los alimentos, que se requieren “rendidores”, otorgan sentido al consumo, y las consecuencias que estas elecciones poseen respecto de la salud (Aguirre, 2004).

Por último, están la información y las creencias alimentarias. En principio, las fuentes primarias de información son los rotulados de los envases de los productos. Lamentablemente estos poseen un exceso de información compleja para el consumidor habitual, con FOP (*front of pack*) que no están consensuadas aun a nivel global. Esta situación desalienta la educación de la gente en el punto de compra. Luego están las guías alimentarias que desafortunadamente, los consumidores encuentran complejas de comprender y utilizar para tomar decisiones saludables. Por su lado, la publicidad no siempre es ética, sino que abundan los *claims* engañosos. Esto se da en un marco denominado como posmodernidad (Lyotard, 1979). Se trata de un clima de crítica al racionalismo, en el que hay tantas verdades como personas, en el que surgen meta-religiones: sistemas de creencias alternativos que generan, en muchos casos, fanatismo sectario (Steiner, 2020). El exceso de información tampoco ayuda en este sentido. Medios, redes que emiten datos contradictorios a los que está sometido el consumidor. Una demonización y entronización alternante de grupos completos de alimentos por parte de fanáticos que proliferan en el marco del clima posmoderno que enaltece los saberes ancestrales en detrimento de la evidencia científica. En este clima social, el consumidor ya no sabe a quién creerle; ¿al *influencer* con miles de seguidores que luego de superar una enfermedad comparte consejos pseudocientíficos e interviene en la gestión de la salud pública o al referente del saber científico con recorrido institucional, formación académica e investigaciones publicadas en revistas científicas con revisión por pares? Evidentemente debemos aceptar que siempre existirá una tensión entre el acto inexorable de comer y el malestar corporal ya sea por enfermedades reales, por mera obsesión estética disparada por la cultura, por necesidad profesional o exigencia deportiva.

El sistema homeostático energético es el más investigado y referido cuando se habla de comportamiento alimentario. Está a cargo de la regulación del balance energético y está mediado por señales nerviosas, hormonales, neuropéptidos, nutrientes, metabolitos, fármacos y toxinas generados a lo largo del tubo digestivo, por el órgano adiposo (leptina) y el páncreas (insulina, amilina), los cuales desde la periferia informan al sistema nervioso central sobre el estado nutricional. Las células entero-endócrinas intestinales liberan incretinas que ingresan a la circulación y además activan neuronas aferentes

extrínsecas predominantemente vagas que envían el mensaje al sistema nervioso central sobre el estado de repleción o depleción de nutrientes. De esta manera regulan mediante vías anabólicas o catabólicas el balance energético.

Otro sistema clave para referirse al comportamiento alimentario es el sistema hedónico o de recompensa. Toda vez que sea posible, las personas tienden a la búsqueda de placer. Es como una guía atávica que las hace desear lo que las hará disfrutar. Las personas estamos constantemente enfrentadas a demandas opuestas o contradictorias: ¿comer o no hacerlo? Precisamente, la función del sistema de recompensa es establecer prioridades y de esa manera dirigir la conducta. En general, todas las conductas beneficiosas relacionados con la supervivencia para una especie, adquiridas a través de siglos de evolución, son placenteras. En realidad, este complejo sistema actúa ante comportamientos motivados de dirección flexible y parece decir: ¡Ahora haz esto, pues obtendrás placer, luego, harás lo otro! Su objetivo central es promover actividades esenciales para la supervivencia. Claro que recompensas culturales, creadas por el hombre, como la cocaína, la nicotina, la marihuana, el juego, la tecnología, los autos lujosos o el dinero, utilizan el mismo sistema. De hecho, lo secuestran aun sin ser imprescindibles para la supervivencia, sino todo lo contrario.

La prominencia de un alimento se dispara en la corteza orbitofrontal que funciona como un centro de motivación que otorga saliencia al incentivo alimentario. Por el contrario, la corteza prefrontal es inhibitoria. Está involucrada en el proceso de pensar y evaluar el futuro, en hacer planes y tomar acción al respecto. El núcleo accumbens por su lado pone a la motivación en acción. El sistema de recompensa posee tres componentes: 1) Lo apetitivo o *liking*, que es la preferencia anticipatoria cuyos neuromoduladores centrales son los opioides que amplifican el placer por un alimento; 2) Lo consumatorio o *wanting*, que es el deseo determinante del esfuerzo que estamos dispuestos a realizar para consumir un alimento preferido. Su neurotransmisor esencial es la dopamina, que es básicamente el mensajero que predice placer. Se genera un pico de dopamina fásico que predice recompensa y motiva a realizar esfuerzo para obtenerla; 3) El aprendizaje mediante el cual se aprende por asociación y se almacena en la memoria el placer o la aversión de lo ingerido. Sin este componente sería imposible volver a consumir algo. De hecho, los humanos buscamos alimentos o bebidas evocando el placer de aquellos conocidos y consumidos en el pasado.

Simultáneamente a los anteriores, el complejo sistema que regula las emociones y el estrés impacta en el comportamiento mediante los componentes psicológicos y comportamentales que juegan un papel decisivo en la producción y mantenimiento de la ingesta no homeostática.

Vivimos en una cultura con niveles inéditos de estrés e incertidumbre y esto se asocia mayoritariamente con hiperfagia. Las emociones pueden actuar como disparadores de ingesta hedónica o emocional. El

fenotipo de “comedor emocional” presenta una elevada prevalencia entre las personas con sobrepeso y con trastornos alimentarios (Anger y Katz, 2015). Los individuos restrictivos, que limitan crónicamente su ingesta para perder peso presentan mayor susceptibilidad al descontrol frente a estrés (Brunstrom et al. 2004; Lowe et al., 2013; Nederkoorn et al., 2004).

Debemos describir al sistema de funciones ejecutivas y autorregulación. Para ello cabe recordar que la economía clásica concebía al humano como un ser racional que, una vez provisto de información suficiente, sería capaz de tomar decisiones coherentes con su bienestar. Desde esta perspectiva, el comportamiento alimentario humano deriva de decisiones conscientes, volitivas, y connota que los humanos tienen “libre albedrío” para decidir entre alternativas de acción independiente de las fuerzas biológicas y ambientales. Otra implicancia de esta definición es que las personas pueden ser consideradas los responsables de su comportamiento independientemente del su entorno. Sin embargo, existe suficiente evidencia contraria a esta visión del humano y del mercado de alimentos.

Las personas tomamos decisiones en un entorno construido. Y en ese sentido, la agroindustria y el Gobierno como regulador del mismo, de algún modo condicionan las decisiones relacionadas con lo que se come o se bebe. No somos libres como creemos. Las funciones ejecutivas son el conjunto de actividades mentales que otorgan a una persona la capacidad de auto regular, de pensar antes de actuar, de inhibir comportamientos, de gestionar las emociones, el estado de ánimo y la motivación con el fin de lograr los objetivos, completar las tareas, mantener el control y dirigir el comportamiento hacia la meta propuesta (Baumeister y Heatherton, 1996; Hofmann et al., 2012). Mientras el sistema de recompensa permite establecer prioridades entre dos comportamientos, el de las funciones ejecutivas decide. El gran dilema se presenta si se debe decidir entre alternativas que compiten entre sí y para colmo si una de ellas genera un pequeño premio inmediato y simultáneamente, un importante premio diferido en el tiempo. Existe evidencia de que los humanos preferimos las recompensas inmediatas, aunque las diferidas posean mayor valor. Esto se debe a que nuestro cerebro realiza descuentos, es decir, subvalúa, las recompensas o castigos diferidos en el tiempo. Este fenómeno mental sería una adaptación evolutiva para afrontar la incertidumbre inherente a las recompensas que poseen una latencia.

Estos cinco subsistemas, integrados entre sí redundantemente e influenciados por los diferentes componentes sociales y medioambientales, todos juntos determinan, en última instancia, cómo, qué, con quién, dónde, cuándo y cuánto comemos los humanos.

Las saciedades

Una vez explicado el disparador de la ingesta, es decir, los diferentes tipos de consumo homeostático y no homeostático, debemos expresar que el gran secreto de una alimentación saludable es poder detener el consumo. Para ello comenzaremos a analizar los diferentes modos mediante los cuales el humano puede

obtener saciedad.

Comencemos por algunas definiciones. La saciación es el conjunto de procesos generados durante la ingesta que conduce a la finalización de esta por inhibición intraprandial. Por su lado, la saciedad es el estado final de satisfacción alimentaria que suprime la búsqueda de alimento y genera el periodo interprandial. La conocida ‘cascada de la saciedad’ ha sido propuesta hace más de 30 años y ha sido modificada teniendo en cuenta nuevos actores como la composición de macronutrientes, la densidad energética, la estructura física y las cualidades sensoriales de lo que consumimos (Blundell et al., 1987; Mela, 2006). A los fines pedagógicos analizaremos una clasificación personal que he venido utilizando tanto en la docencia como en diversas publicaciones de nuestro equipo.

Saciedad cognitiva

El que ha tenido la oportunidad de visitar Japón ha visto la particular manera de saludar de la mayoría de sus habitantes. Cuando estamos sentados en una plaza o en un bar y vemos pasar mujeres jóvenes por las calles de cualquier ciudad occidental, podemos notar que la mayoría tiende a vestir de manera similar. Por último, y lamentablemente, hemos dejado de sorprendernos frente a las porciones hipertrofiadas de comida que se ofrecen en el mercado actual. ¿Que poseen en común estos tres comportamientos? Se trata de normas sociales, esas reglas informales que rigen el comportamiento de los grupos humanos y las sociedades para motivar a las personas a actuar (Durkheim, 1982). No son universales, varían de acuerdo con el contexto sociocultural, económico y el tiempo al que pertenecen. El incumplimiento de las normas sociales no acarrea una sanción formal ni jurídica. Sin embargo, no seguir las puede conducir al rechazo, a no pertenecer al grupo o la tribu (Higgs, 2015; Wansink et al., 2010). Algunas son informales y provienen del consenso social (*bottom-up*), es decir, de lo que un determinado sector de la comunidad considera de buen gusto en un momento determinado. Otras provienen de leyes o regulaciones (*top-down*).

En el caso de los alimentos, la relevancia de las normas de consumo radica en que generan hábitos. Los humanos seguimos reglas sobre cómo comer que no dejan de ser convenciones sociales. Uno de los fenómenos más importantes en relación con la alimentación es el incremento de las porciones ofrecidas por el mercado, los restaurantes y también en los hogares. Esto implica que hemos aumentado el volumen calórico proveniente de alimentos y bebidas consumidos (Albar et al., 2014; Piernas y Popkin, 2011).

Las explicaciones de este proceso varían desde simples heurísticas, como la tendencia a terminar el plato, hasta procesos psicobiológicos más complejos, incluidas la susceptibilidad particular o determinados fenotipos de comportamiento alimentario a las señales de alimentos (Hetherington y Blundell-Birtill, 2018). Una posible interpretación es el deterioro de las normas sociales que regulan la alimentación, conocido como “gastro-anomía” (Fischler, 1979). Se observa una fragmentación de las prácticas alimentarias fruto

de un creciente proceso de individuación. Este dispara eventos alimentarios más cortos: más *snackeo* y picoteo entre comidas.

Muchos fenómenos facilitan el exceso calórico y la escasa saciedad. Existe una pobre percepción del volumen consumido, el precio de los alimentos guía la decisión y lamentablemente la política de precios es ventajosa siempre para el tamaño grande. Por otro lado, lo indulgente en nuestra cultura siempre es más conveniente y comer es un comportamiento automático en la mayoría de los casos en los que el consumo es más emocional y hedónico (Ordabayeva y Chandon, 2016). La variedad también posee impacto sobre el volumen consumido: a mayor oferta mayor consumo en todos los grupos de alimentos (McCrorry et al., 1999). Varias teorías y autores permiten explicar por qué los humanos tendemos a consumir todo lo que disponemos de alimentos. En principio la hipótesis del genotipo ahorrativo lo explica como un rasgo beneficioso de la especie que favorece la supervivencia (Neel, 1962).

Desde la escuela de psicología cognitiva, se justifica el proceso en el concepto de la memoria de trabajo, es decir el conjunto de procesos que permiten almacenar y manipular temporalmente la información para la realización de tareas (Tirapu Ustárroz y Grandi, 2016). La comida es una memoria sensorial y de corto plazo. De hecho, con la saciedad disfrutamos de un respiro temporal que nos permite olvidar la búsqueda de alimento y continuar con otros comportamientos motivados de dirección flexible. Dado que una de las características de la memoria de trabajo es que sus contenidos se actualizan permanentemente, la mente tiende a finalizar para poder mantener eficazmente la información. Por su lado la investigadora Bluma Zeigarnik desde la gestáltica ha planteado hace muchos años lo que se denomina el “Efecto Zeigarnik”. Se trata de la existencia de una memoria específica para tareas incompletas (Zeigarnik, 2007). Por lo tanto, ¿cómo olvidarse de un paquete grande de galletas con muchas aun en su interior?

Paul Rozin ha planteado el constructo llamado “Sesgo de unidad” o “*Unit bias*”. En él se plantea que los humanos vemos los alimentos como unidades de consumo. Existe la tendencia a comer una unidad de comida, independientemente de sus calorías. Según este planteo, las personas consideran que la porción que reciben, la disponible, es la apropiada y entonces pasa a ser la guía de comportamiento a seguir de cuánto comer más allá de la saciedad homeostática (Geier et al., 2006). Es posible utilizar esta estrategia para disminuir el volumen de consumo. Para ello la porción de comida debería ser lo suficientemente grande como para que el sesgo de unidad funcione (Hansen et al., 2016a,b; Mack et al., 2019; Wansink, 2007).

Otro elemento que aporta a la llamada saciedad cognitiva es el balance certeza/incertidumbre. En la actualidad se propone un modelo de mente predictiva. Durante muchos años los científicos han planteado que las neuronas permanecían inactivas y se activaban cuando eran estimuladas. Sin embargo, el modelo actual de nuestra mente ha cambiado y eso representa uno de los grandes avances de la neurociencia. Se

plantea que el cerebro sería una máquina predictiva orientada a reducir la incertidumbre. Según este modelo neural, nuestra mente prepara constantemente predicciones basadas en experiencias pasadas. Estas predicciones pueden relacionarse con un sonido, un sabor, una emoción, un movimiento complejo o una actividad intelectual. La nueva evidencia sugiere que los pensamientos, sentimientos, percepciones, recuerdos, toma de decisiones, categorización, imaginación y muchos otros fenómenos mentales son predicciones listas para ser utilizadas al momento necesario. De hecho, esto es absolutamente lógico pues un cerebro puramente reactivo no sería lo suficientemente rápido para analizar la enorme información que nos rodea y dirigir comportamientos en los instantáneos periodos de tiempo en los que suceden. Teniendo en cuenta este modelo de mente, nuestro consumo de alimentos depende de nuestras anteriores experiencias con calidades y porciones de alimentos. Pero ¿qué sucedería si no me permiten consumir lo que prefiero hasta que alcance el peso ideal? ¿Cómo manejo mi deseo?

Disponemos de evidencia que señala que, si existe certeza de poder consumir algo, la respuesta de dopamina es relativamente baja. Mientras que, al establecer prohibición o incertidumbre, la respuesta dopaminérgica incrementa exponencialmente. Y, dado que este neurotransmisor es una señal predictora de recompensa que dirige el aspecto consumo y genera motivación para realizar un trabajo, las curvas de dopamina reflejan la confianza del individuo de que un comportamiento conducirá a los resultados deseados. Sin embargo, cuando reina la incertidumbre, la mente parece dirigirse a consumir de más con el fin de compensar de alguna manera la expectativa de privación calórico o hedónica (Sapolsky, 2017).

Es por eso que dentro de los procesos cognitivos que regulan la saciedad, un importante determinante es el nivel de restricción dietaria. Existe evidencia de que una alta restricción conduce a una serie de efectos adversos físicos y psicológicos, entre los cuales encontramos: una baja saciedad mediada por desinhibición alimentaria y una tendencia a perder el control e ingerir cantidades excesivas de comida, en respuesta a una variedad de señales y circunstancias (Brunstrom et al., 2004; Nijs et al., 2010).

Saciedad sensorial

La conducta alimentaria es la principal vía de ingreso de calorías y los sentidos son quizás uno de los principales mecanismos que la regulan través de la palatabilidad, las cualidades organolépticas y el valor hedónico del alimento. La percepción gustativa está basada en grupos químicos que se unen a receptores cuyos genes se han decodificado para el dulce, el amargo, el salado, el umami, el ácido y la grasa. Últimamente hasta se han propuesto receptores específicos para los amiláceos o el agua.

La capacidad de percibir compuestos amargos y productos químicos relacionados es un rasgo humano bien conocido. Para su evaluación se utiliza el 6-n-propiltiouracilo (PROP). Aproximadamente el 30% de la población es ciega al gusto de este

compuesto amargo. Las diferencias individuales en la percepción de compuestos fenólicos amargos, presentes especialmente en verduras y frutas pueden tener implicancia para la salud. Se ha planteado la hipótesis de que los gustadores (*tasters*), aquellos humanos que perciben el 6N-PROP, son más sensibles no solo al gusto amargo sino además a otros: al dulzor, a la acidez, a la pungencia de chilli, a la astringencia del alcohol y a las grasas. Además, se ha hallado fuerte relación entre diferentes fenotipos de percepción al 6 N PROP y las preferencias gustativas. De manera que los *tasters* al poseer una mayor percepción de las diferentes modalidades de gustos, poseen preferencias más bajas por algunos alimentos que los *non tasters*. Es decir, que una sensibilidad gustativa más baja por ejemplo, a las grasas, se asocia con una preferencia más alta a las mismas y a una menor saciedad al momento de consumirlas (Gilbertson et al. 1998; Robino et al., 2014).

Sin embargo, los vínculos entre percepción gustativa, preferencias alimentarias y selección de alimentos son más complejos, pues el comportamiento ingestivo humano está influenciado por numerosos factores además de los sensoriales, como las actitudes y las creencias en salud, los rasgos de personalidad y las normas culturales (Tepper, 1998). Un fenómeno muy importante relacionado con la percepción que impacta en el volumen consumido es la saciedad específica sensorial. Se trata de la disminución del placer subjetivo y el consumo relacionado con la apariencia, el color, el olor, el gusto, el sabor, la temperatura y la textura del alimento, en relación con otros que no han sido consumidos aún. Si bien su duración es corta (una hora) impacta en la preferencia y el deseo de consumo, por tanto, en la saciedad (Hetherington y Rolls, 1996; Wilkinson y Brunstrom, 2016).

En relación con el otro sentido químico, el olfato, los humanos somos capaces de reconocer alrededor 10,000 olores diferentes y se han hallado más de 900 genes que codifican los receptores olfatorios. Las moléculas odoríficas se unen a múltiples receptores, generando señales sensoriales complejas. Además, el olfato está ligado al sistema endócrino que regula balance energético. Varias hormonas impactan en la olfacción: la ghrelina, las orexinas, el neuropéptido, la insulina a nivel central, la leptina y la colecistoquinina, entre otras. De hecho, la disrupción de la señalización hormonal sobre el olfato puede afectar el balance energético (Palouzier-Paulignan et al., 2012).

Los estímulos olfatorios oronasales juegan un papel importante en la percepción del sabor. Pareciera que la exposición a olores de alimentos aumenta el apetito por aquellos congruentes, tanto en términos de sabor como de densidad energética y dirige a las personas a consumir (Zoon et al., 2016). Sin embargo, a mayor olfacción retronasal se observa un incremento de la saciedad. Esta modalidad olfatoria posee efectos que duran hasta casi una hora. Parecería que una vez que se experimenta un olor en un contexto relacionado con los alimentos, ese aroma adquiere la capacidad de modificar los componentes del comportamiento alimentario y la saciedad (Ruijschop et al., 2008;

Yeomans, 2006; Zoon et al., 2014). Aunque la duración de la liberación de aroma retronasal parece ser específica del sujeto, es posible modular las propiedades de los alimentos para conducir a una mayor calidad y/o cantidad de estimulación del aroma retronasal. Esto a su vez provocaría una mayor sensación de saciedad y, en última instancia, puede contribuir a una disminución en la ingesta de alimentos (Benelam, 2009; Ruijschop et al., 2009).

La expectativa de saciedad también está estrechamente relacionada con los cambios estructurales que tienen lugar en la boca. La exposición oral es influenciada por características de un alimento como la viscosidad, la densidad, el tamaño del bocado, el tiempo de procesamiento oral y la frecuencia de masticación. De hecho, la estructura física y la textura del alimento modifican la saciación percibida (Campbell et al., 2017). El llamado “contraste dinámico” o “efecto helado” es el contraste sensorial momento a momento derivado de las propiedades cambiantes de los alimentos procesados en la boca. La textura, por ejemplo, durante la masticación de un alimento crujiente cambia notablemente generando una dinámica al contraste sensorial. Todo esto contribuye significativamente en la palatabilidad de los alimentos y en la saciación (Hyde y Witherly, 1993).

Saciedad hedónica

El sistema hedónico o de recompensa es el encargado de establecer prioridades relacionadas con el placer de comer o beber. Se relaciona con comportamientos motivados de dirección flexible y con recompensas relacionadas con la supervivencia: alimentos, bebida, sexo, protección, como ya hemos analizado. Sin embargo, todos estos placeres utilizan las mismas vías de recompensa. El sistema hedónico posee dos componentes principales. Por un lado, está la preferencia anticipatoria o *liking*, cuyos neurotransmisores centrales son los opioides. Por el otro, la motivación consumatoria o *wanting*, a cargo de la dopamina. Existe una disociación *liking/wanting*. Es decir, una persona puede preferir y no consumir o viceversa, consumir algo aun sin siquiera preferirlo (Castro y Berridge, 2014; Peciña y Berridge, 2005).

Ahora, como alguna vez expresó Cicerón: “El mejor condimento es el hambre”. De hecho, existe evidencia de que la restricción o privación hedónica dispara el descontrol y la desinhibición, de tal forma que estímulos alimentarios neutros pueden volverse salientes por reforzamiento positivo, negativo y por privación, generando una hiperingesta condicionada. Existe evidencia de que la restricción dietética conduce a trastornos emocionales y cognitivos, así como a problemas con el control de la alimentación. Por esa razón utilizar abordajes no restrictivos o flexibles no solo puede mejorar la autoestima, la depresión, sino la patología alimentaria, todos factores de riesgo para el incremento del peso (Le Barzic, 2001). Claro que, de manera opuesta, es posible reaprender a comer y a manejar nuestro nivel de placer. Una dieta con restricción flexible se asocia con menor hiperfagia, menor masa corporal y menores niveles de depresión y ansiedad (Morin et al., 2018; Smith et al., 1999).

Saciedad mecánica

Desde el primer bocado hasta la formación del bolo alimentario y su deglución, los alimentos experimentan una variedad de cambios físicos y bioquímicos durante un periodo variable de tiempo. Las transformaciones estructurales que requieren más tiempo se asocian con un aumento de la saciación y la saciedad (Hogenkamp y Schiöth, 2013; Wang y Chen, 2017). Ya en estómago, la motilidad gástrica es controlada por un complejo set de señales neurales y hormonales. Si bien el estómago posee tres regiones anatómicas (fondo, cuerpo y antro), podemos visibilizar dos zonas funcionales: la bomba gástrica que genera contracciones tónicas y un reservorio gástrico que presenta contracciones fásicas. De hecho, la capacitancia de un individuo delgado es, con el estómago vacío, de aproximadamente 50 ml pero puede incrementar hasta 4,000 ml.

La velocidad del vaciamiento gástrico difiere en sólidos y líquidos. Al deglutir se forma un globo blando que evita elevar la presión intraluminal. Los líquidos poseen un vaciamiento exponencial: a mayor volumen el vaciado es más rápido. Los sólidos presentan un proceso muy diferente y más lento, lo cual impacta sobre la saciedad, entre otras causas, pues el contenido debe ser procesado a un tamaño < 1-2 mm. La distensión estimula el vaciado y en general los sólidos permanecen de 20 a 30 minutos como mínimo. Manipular la capacitancia y el vaciamiento gástricos puede ser una estrategia para incrementar la saciedad. Existe evidencia de que consumir 500 ml de agua previo a las comidas principales combinado con un programa de tratamiento para obesidad, logra una pérdida adicional de 2 kg en 12 semanas por disminución de ingesta calórica (Dennis et al., 2010).

En numerosas publicaciones se ha planteado que el consumo de calorías en forma líquida sería una importante causa de incremento de peso, particularmente las bebidas que contienen azúcares agregados que han sido objeto de un escrutinio particular (El Khoury et al., 2015). Según algunos autores, los líquidos no activarían los mecanismos de saciedad como los sólidos. Por ello, la compensación de la energía consumida como bebida (la disminución de consumo calórico posterior) puede ser imprecisa e incompleta. Sin embargo, la evidencia de que los líquidos tienen menos impacto en la saciedad que los alimentos sólidos sigue sin ser concluyente. En estudios de laboratorio, el grado de compensación de energía después de una precarga estuvo influenciado por las características del sujeto, el volumen consumido, el intervalo de tiempo entre la precarga y la siguiente comida, la textura (Almiron-Roig et al., 2003; Ranawana y Henry, 2010).

Un elemento interesante es que el consumo de sopa induce una mayor saciación en comparación con una comida sólida. Esto pareciera deberse a una combinación de vaciamiento gástrico más lento, mayor distensión gástrica del fondo y, por otro lado, rápido acceso de nutrientes que generaría una mayor respuesta glucémica (Clegg et al., 2013).

Saciedad neuroquímica

Además de digerir y asimilar nutrientes, el sistema gastrointestinal está activado, como ya hemos expresado, por los nutrientes y genera señales que llegan al cerebro, precisamente al núcleo arcuato del hipotálamo. Todas ellas reflejan las reservas de energía, el estado nutricional y coordinan la ingesta y el gasto de energía. Mientras la ghrelina es orexígena, el resto es anorexígeno. Particularmente colecistoquinina (CCK), amilina e insulina (a nivel central) son señales de saciación, GLP 1, oxyntomodulina y PYY (incretina intestinal) son biomarcadores de saciedad (Badman y Flier, 2005). La conexión intestino cerebro es fundamental y compleja. Existen receptores gustativos extraorales para modalidades dulce, amargo, etc. en células intestinales. A su vez, el aumento de PYY en saliva, altera la preferencia de alimentos y facilita la saciedad (Acosta et al., 2011).

La presencia de un nutriente o un químico amargo en la luz intestinal puede afectar significativamente la ingesta calórica por la liberación de colecistoquinina que genera saciación. El receptor involucrado con la percepción de amargos en intestino es el T2R. Esta unión libera CCK que a su vez actúa sobre los receptores CCK2 R de los enterocitos. Por otro lado, la CCK se une al receptor CCK1 R y genera una señal de saciedad en cerebro por vía vagal (Andreozzi et al., 2015).

Por su parte la microbiota, a partir de los nutrientes que metaboliza, libera compuestos bioactivos denominados posbióticos. Entre ellos se encuentran los ácidos grasos de cadena corta que estimulan la secreción de incretinas que son saciogenas (Christiansen et al., 2018; Tolhurst et al., 2012). Aunque los mecanismos involucrados en las interacciones microbiota-huésped todavía no se han dilucidado totalmente, el microbioma posee un importante efecto sobre la saciedad y la saciación (Cani, 2015; Silva et al., 2020).

Conclusiones

Si bien los genes intervienen, la pandemia de obesidad posee rutas a nivel ecológico. Vivimos en una cultura obesogénica en la que las barreras a la saciedad deterioran el control de la ingesta calórica. Es por eso que la saciedad es el secreto detrás de un peso y una vida saludables. En este documento hemos planteado aspectos que regulan la saciedad: cognitivos, sensoriales, mecánicos, hedónicos y neuroquímicos. Por diferentes razones, muchas personas han perdido la habilidad de auto regular la saciedad. Dado lo complejo y multideterminado del comportamiento alimentario humano, se le debe deconstruir en sus diferentes aspectos fenomenológicos. Solo conociendo cada uno de ellos, se podrán desarrollar estrategias comportamentales personalizadas de intervención para la prevención o el tratamiento de la obesidad tanto clínicas como sanitarias.

Otro gran desafío es la innovación en el mercado alimentario a través del desarrollo de productos con capacidad saciante. Para ello será necesario identificar ingredientes funcionales con efecto sobre saciación, saciedad o ambos. En los últimos años además han

aparecido en el mercado fármacos con efecto sobre saciedad como los análogos GLP-1, o combinaciones de fármacos, naltrexona bupropion o topiramato fentermina (Cosentino et al., 2013; Greenway y Bray, 2010; van Bloemendaal et al., 2014).

Existen aún *gaps* de información y, en ese sentido, potenciales diversas líneas de investigación pendientes. ¡Si pudiéramos utilizar la saciedad para ayudar a la gente a controlar su ingesta calórica, se obtendrían enormes repercusiones a nivel sanitario pues en última instancia...comer o no comer...esa es la cuestión!

Referencias

- Acosta, A., Hurtado, M. D., Gorbatyuk, O., La Sala, M., Duncan, D., Aslanidi, G., Campbell-Thompson, M., Zhang, L., Herzog, H., Voutetakis, A., Baum, B. J., y Zolotukhin, S. (2011). Salivary PYY: a putative bypass to satiety. *PLoS ONE*, 6(10), e26137. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026137>
- Aguirre, P. (2004). *Ricos flacos y gordos pobres: la alimentación en crisis*. Editorial Capital Intelectual.
- Albar, S. A., Alwan, N. A., Evans, C. E., y Cade, J. E. (2014). Is there an association between food portion size and BMI among British adolescents? *British Journal of Nutrition*, 112(5), 841-851. <https://doi.org/10.1017/S0007114514001548>
- Almiron-Roig, E., Chen, Y., y Drewnowski, A. (2003). Liquid calories and the failure of satiety: how good is the evidence? *Obesity Reviews*, 4(4), 201-212. <https://doi.org/10.1046/j.1467-789x.2003.00112.x>
- Andreozzi, P., Sarnelli, G., Pesce, M., Zito, F. P., D'Alessandro, A., Verlezza, V., Palumbo, I., Turco, F., Esposito, K., y Cuomo, R. (2015). The bitter taste receptor agonist quinine reduces calorie intake and increases the postprandial release of cholecystokinin in healthy subjects. *Journal of Neurogastroenterology and Motility*, 21(4), 511. <https://doi.org/10.5056/jnm15028>
- Anger, V., y Katz, M. (2015). Relación entre IMC, emociones percibidas, estilo de ingesta y preferencias gustativas en una población de adultos. *Actualización en Nutrición*, 16(1), 31-36.
- Asch, S. (1951). Effects of group pressure upon the modification and distortion of judgment. En H. Guetzkow (Ed.), *Groups, leadership and men* (pp. 177-190). Carnegie Press.
- Badman, M. K., y Flier, J. S. (2005). The gut and energy balance: visceral allies in the obesity wars. *Science*, 307(5717), 1909-1914. <https://doi.org/10.1126/science.1109951>
- Baumeister, R. F., y Heatherton, T. F. (1996). Self-regulation failure: An overview. *Psychological Inquiry*, 7(1), 1-15. https://doi.org/10.1207/s15327965pli0701_1
- Benelam, B. (2009). Satiating, satiety and their effects on eating behaviour. *Nutrition Bulletin*, 34(2), 126-173. <https://doi.org/10.1111/j.1467-3010.2009.01753.x>
- Blundell, J. E., Rogers, P. J., y Hill, A. J. (1987). Evaluating the satiating power of foods: implications for acceptance and consumption. En J. Solms, D. A. Booth, R. M. Pangbourne, y O. Raunhardt (Eds.), *Food acceptance and nutrition* (pp. 205-219). Academic Press.
- Brunstrom, J. M., Yates, H. M., y Witcomb, G. L. (2004). Dietary restraint and heightened reactivity to food. *Physiology & Behavior*, 81(1), 85-90. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2004.01.001>
- Campbell, C. L., Wagoner, T. B., y Foegeding, E. A. (2017). Designing foods for satiety: The roles of food structure and

- oral processing in satiation and satiety. *Food Structure*, 13, 1-12. <https://doi.org/10.1016/j.foostr.2016.08.002>
- Cani, P. D. (2015). Gut microbiota and incretins. *Endocrine Abstracts*, 37, S8.1. <https://doi.org/10.1530/endoabs.37.S8.1>
- Castro, D. C., y Berridge, K. C. (2014). Opioid hedonic hotspot in nucleus accumbens shell: mu, delta, and kappa maps for enhancement of sweetness “liking” and “wanting”. *Journal of Neuroscience*, 34(12), 4239-4250. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4458-13.2014>
- Christiansen, C. B., Gabe, M. B. N., Svendsen, B., Dragsted, L. O., Rosenkilde, M. M., y Holst, J. J. (2018). The impact of short-chain fatty acids on GLP-1 and PYY secretion from the isolated perfused rat colon. *American Journal of Physiology-Gastrointestinal and Liver Physiology*, 315(1), G53-G65. <https://doi.org/10.1152/ajpgi.00346.2017>
- Clegg, M. E., Ranawana, V., Shafat, A., y Henry, C. J. (2013). Soups increase satiety through delayed gastric emptying yet increased glycaemic response. *European Journal of Clinical Nutrition*, 67(1), 8-11. <https://doi.org/10.1038/ejcn.2012.152>
- Cosentino, G., Conrad, A. O., y Uwaifo, G. I. (2013). Phentermine and topiramate for the management of obesity: a review. *Drug Design, Development and Therapy*, 7, 267-278. <https://doi.org/10.2147/DDDT.S31443>
- Dennis, E. A., Dengo, A. L., Comber, D. L., Flack, K. D., Savla, J., Davy, K. P., y Davy, B. M. (2010). Water consumption increases weight loss during a hypocaloric diet intervention in middle-aged and older adults. *Obesity*, 18(2), 300-307. <https://doi.org/10.1038/oby.2009.235>
- Durkheim, E. (1895). *Les règles de la méthode sociologique*. [Traducción al inglés: *The rules of sociological method*, trad. W. D. Hall, The Free Press, 1982].
- El Khoury, D., Panahi, S., Luhovyy, B. L., Goff, H. D., y Anderson, G. H. (2015). Interaction of mealtime ad libitum beverage and food intake with meal advancement in healthy young men and women. *Physiology & Behavior*, 143, 39-44. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2015.02.023>
- Fischler, C. (1979). Gastro-nomie et gastro-anomie. *Communications*, 31(1), 189-210.
- Geier, A. B., Rozin, P., y Doros, G. (2006). Unit bias: A new heuristic that helps explain the effect of portion size on food intake. *Psychological Science*, 17(6), 521-525. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2006.01738.x>
- Gilbertson, T. A., Liu, L., York, D. A., y Bray, G. A. (1998). Dietary fat preferences are inversely correlated with peripheral gustatory fatty acid sensitivity. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 855(1), 165-168. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1998.tb10560.x>
- Greenway, F. L., y Bray, G. A. (2010). Combination drugs for treating obesity. *Current Diabetes Reports*, 10(2), 108-115. <https://doi.org/10.1007/s11892-010-0096-4>
- Hansen, P. G., Skov, L. R., y Skov, K. L. (2016a). Making healthy choices easier: regulation versus nudging. *Annual Review of Public Health*, 37, 237-251. <https://doi.org/10.1146/annurev-publhealth-032315-021537>
- Hansen, P. G., Skov, L. R., Jespersen, A. M., Skov, K. L., y Schmidt, K. (2016b). Apples versus brownies: A field experiment in rearranging conference snacking buffets to reduce short-term energy intake. *Journal of Foodservice Business Research*, 19(1), 122-130. <https://doi.org/10.1080/15378020.2016.1129227>
- Hetherington, M. M., y Blundell-Birtill, P. (2018). The portion size effect and overconsumption—towards downsizing solutions for children and adolescents. *Nutrition Bulletin*, 43(1), 61-68. <https://doi.org/10.1111/nbu.12307>
- Hetherington, M. M., y Rolls, B. J. (1996). Sensory-specific satiety: Theoretical frameworks and central characteristics. En E. D. Capaldi (Ed.), *Why we eat what we eat: The psychology of eating* (pp. 267-290). American Psychological Association.
- Higgs, S. (2015). Social norms and their influence on eating behaviours. *Appetite*, 86, 38-44. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2014.10.021>
- Hofmann, W., Schmeichel, B. J., y Baddeley, A. D. (2012). Executive functions and self-regulation. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(3), 174-180. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.01.006>
- Hogenkamp, P. S., y Schiöth, H. B. (2013). Effect of oral processing behaviour on food intake and satiety. *Trends in Food Science & Technology*, 34(1), 67-75. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2013.08.010>
- Hyde, R. J., y Witherly, S. A. (1993). Dynamic contrast: a sensory contribution to palatability. *Appetite*, 21(1), 1-16. <https://doi.org/10.1006/appe.1993.1032>
- Jabs, J., y Devine, C. M. (2006). Time scarcity and food choices: an overview. *Appetite*, 47(2), 196-204. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2006.02.014>
- Le Barzic, M. (2001). The syndrome of cognitive restraint: from the nutritional standard to eating disorders. *Diabetes & Metabolism*, 27(4), 512-516.
- Lowe, M. R., Doshi, S. D., Katterman, S. N., y Feig, E. H. (2013). Dieting and restrained eating as prospective predictors of weight gain. *Frontiers in Psychology*, 4, 577. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2013.00577>
- Lytard, J. F. (1979). *La condition postmoderne: rapport sur le savoir*. Editions de Minuit. [Traducción al castellano: *La condición postmoderna. Informe sobre el saber*, trad. M. Antolín Rato, Ediciones Cátedra, 1987].
- Mack, I., Sauer, H., Weimer, K., Dammann, D., Zipfel, S., Enck, P., y Teufel, M. (2019). Perceptions of tableware size in households of children and adolescents with obesity. *Eating and Weight Disorders*, 24(3), 585-594. <https://doi.org/10.1007/s40519-018-0537-7>
- McCrary, M. A., Fuss, P. J., McCallum, J. E., Yao, M., Vinken, A. G., Hays, N. P., y Roberts, S. B. (1999). Dietary variety within food groups: association with energy intake and body fatness in men and women. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 69(3), 440-447. <https://doi.org/10.1093/ajcn/69.3.440>
- Mela, D. J. (2006). Eating for pleasure or just wanting to eat? Reconsidering sensory hedonic responses as a driver of obesity. *Appetite*, 47(1), 10-17. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2006.02.006>
- Morin, I., Bégin, C., Maltais-Giguere, J., Bédard, A., Tchernof, A., y Lemieux, S. (2018). Impact of experimentally induced cognitive dietary restraint on eating behavior traits, appetite sensations, and markers of stress during energy restriction in overweight/obese women. *Journal of Obesity*, 2018, 4259389. <https://doi.org/10.1155/2018/4259389>
- Nederkoorn, C., Van Eijs, Y., y Jansen, A. (2004). Restrained eaters act on impulse. *Personality and Individual Differences*, 37(8), 1651-1658. <https://doi.org/10.1016/j.paid.2004.02.020>
- Neel, J. V. (1962). Diabetes mellitus: a “thrifty” genotype rendered detrimental by “progress”? *American Journal of Human Genetics*, 14(4), 353.
- Nijs, I. M., Muris, P., Euser, A. S., y Franken, I. H. (2010).

- Differences in attention to food and food intake between overweight/obese and normal-weight females under conditions of hunger and satiety. *Appetite*, 54(2), 243-254. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2009.11.004>.
- Ordabayeva, N., y Chandon, P. (2016). In the eye of the beholder: Visual biases in package and portion size perceptions. *Appetite*, 103, 450-457. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2015.10.014>
- Palouzier-Paulignan, B., Lacroix, M. C., Aimé, P., Baly, C., Caillol, M., Congar, P., Julliard, A. K., Tucker, K., y Fadool, D. A. (2012). Olfaction under metabolic influences. *Chemical Senses*, 37(9), 769-797. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjs059>
- Park, J. L., Holcomb, R. B., Raper, K. C., y Capps Jr, O. (1996). A demand systems analysis of food commodities by US households segmented by income. *American Journal of Agricultural Economics*, 78(2), 290-300. <http://dx.doi.org/10.2307/1243703>
- Peciña, S., y Berridge, K. C. (2005). Hedonic hot spot in nucleus accumbens shell: where do μ -opioids cause increased hedonic impact of sweetness? *Journal of Neuroscience*, 25(50), 11777-11786. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2329-05.2005>
- Piernas, C., y Popkin, B. M. (2011). Food portion patterns and trends among US children and the relationship to total eating occasion size, 1977–2006. *The Journal of Nutrition*, 141(6), 1159-1164. <https://doi.org/10.3945/jn.111.138727>
- Ranawana, D. V., y Henry, C. J. K. (2010). Are caloric beverages compensated for in the short-term by young adults? An investigation with particular focus on gender differences. *Appetite*, 55(1), 137-146. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2010.05.046>
- Robino, A., Mezzavilla, M., Pirastu, N., Dognini, M., Tepper, B. J., y Gasparini, P. (2014). A population-based approach to study the impact of PROP perception on food liking in populations along the Silk Road. *PLOS ONE*, 9(3), e91716. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091716>
- Ruijschop, R. M., Boelrijk, A. E., de Ru, J. A., de Graaf, C., y Westerterp-Plantenga, M. S. (2008). Effects of retro-nasal aroma release on satiation. *British Journal of Nutrition*, 99(5), 1140-1148. <https://doi.org/10.1017/S0007114507837482>
- Sapolsky, R. M. (2017). *Behave: The biology of humans at our best and worst*. Penguin Books.
- Sherif, M. (1935). A study of some factors in social perception. *Archives of Psychology*, 27(187), 1-60.
- Silva, Y. P., Bernardi, A., y Frozza, R. L. (2020). The role of short-chain fatty acids from gut microbiota in gut-brain communication. *Frontiers in Endocrinology*, 11, 25. <https://doi.org/10.3389/fendo.2020.00025>
- Smith, C. F., Williamson, D. A., Bray, G. A., y Ryan, D. H. (1999). Flexible vs. rigid dieting strategies: Relationship with adverse behavioral outcomes. *Appetite*, 32(3), 295-305. <https://doi.org/10.1006/appe.1998.0204>
- Steiner, G. (2020). *Nostalgia del absoluto* (14ª ed.). Ediciones Siruela.
- Tepper, B. J. (1998). 6-n-Propylthiouracil: a genetic marker for taste, with implications for food preference and dietary habits. *The American Journal of Human Genetics*, 63(5), 1271-1276. <https://doi.org/10.1086/302124>
- Tolhurst, G., Heffron, H., Lam, Y. S., Parker, H. E., Habib, A. M., Diakogiannaki, E., Cameron, J., Grosse, J., Reimann, F., y Gribble, F. M. (2012). Short-chain fatty acids stimulate glucagon-like peptide-1 secretion via the G-protein-coupled receptor FFAR2. *Diabetes*, 61(2), 364-371. <https://doi.org/10.2337/db11-1019>
- Ustároz, T., y Grandi, F. (2016). Sobre la memoria de trabajo y la memoria declarativa: propuesta de una clarificación conceptual. *Cuadernos de Neuropsicología/Panamerican Journal of Neuropsychology*, 10(3), 13-31. <https://doi.org/10.7714/CNPS/10.3.201>
- van Bloemendaal, L., IJzerman, R. G., Jennifer, S., Barkhof, F., Konrad, R. J., Drent, M. L., Veltman, D. J., y Diamant, M. (2014). GLP-1 receptor activation modulates appetite-and reward-related brain areas in humans. *Diabetes*, 63(12), 4186-4196. <https://doi.org/10.2337/db14-0849>
- Wang, X., y Chen, J. (2017). Food oral processing: Recent developments and challenges. *Current Opinion in Colloid & Interface Science*, 28, 22-30. <https://doi.org/10.1016/j.cocis.2017.01.001>
- Wansink, B., Payne, C. R., y Shimizu, M. (2010). “Is this a meal or snack?” *Situational cues that drive perceptions*. *Appetite*, 54(1), 214-216. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2009.09.016>
- Wansink, B., y Van Ittersum, K. (2007). Portion size me: downsizing our consumption norms. *Journal of the American Dietetic Association*, 107(7), 1103-1106. <https://doi.org/10.1016/j.jada.2007.05.019>
- Wilkinson, L. L., y Brunstrom, J. M. (2016). Sensory specific satiety: More than ‘just’ habituation? *Appetite*, 103, 221-228. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2016.04.019>
- Zeigarnik, A. V. (2007). Bluma Zeigarnik - A memoir. *Gestalt Theory*, 29(3), 256-268.
- Zoon, H. F., De Graaf, C., y Boesveldt, S. (2016). Food odours direct specific appetite. *Foods*, 5(1), 12. <https://doi.org/10.3390/foods5010012>