



HAL
open science

Flaveur et obésité

Charlotte Sinding, Christopher Aveline, Marie-Claude Brindisi, Thierry
Thomas-Danguin

► **To cite this version:**

Charlotte Sinding, Christopher Aveline, Marie-Claude Brindisi, Thierry Thomas-Danguin. Flaveur et obésité. Cahiers de Nutrition et de Diététique, 2022, 57 (2), pp.128-138. 10.1016/j.cnd.2022.02.001 . hal-03711830

HAL Id: hal-03711830

<https://hal.inrae.fr/hal-03711830v1>

Submitted on 22 Jul 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Copyright

Flaveur et obésité

Flavor and obesity

Charlotte Sinding¹, Christopher Aveline¹, Marie-Claude Brindisi^{1,2}, Thierry Thomas-Danguin¹

1 Centre des Sciences du Goût et de l'Alimentation, AgroSup Dijon, CNRS, INRAE, Université Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France.

2 Département d'Endocrinologie-Diabetologie-Nutrition, Centre Hospitalier Universitaire de Dijon, 2 Bd Maréchal de Lattre of Tassigny, 21000 Dijon, France

Responsable de la correspondance :

Charlotte Sinding,

CSGA – INRAE, 17 rue Sully, 21000, Dijon,

+33 3 80 69 36 91

charlotte.sinding@inrae.fr

Introduction

La perception de la flaveur est décisive lors de nos choix alimentaires. Elle est notre représentation mentale de l'aliment provenant de nos sens chimiques (olfaction, gustation, trigéminal). Les composants de la flaveur forment une configuration au sein d'un aliment et sont captés par différents récepteurs appartenant à minima à deux de nos trois sens chimiques, l'olfaction et la gustation. Ces composants comprennent les molécules odorantes (ex : vanilline) et sapides (ex : saccharose). Les molécules sapides sont captées par des récepteurs spécifiques localisés principalement sur la langue ; tandis que les molécules odorantes remontent par le nasopharynx et sont captées par des récepteurs olfactifs dans le nez. Les molécules odorantes sont ensuite traitées par notre cerveau, dans le cortex olfactif, et donnent lieu à la perception d'un arôme ; tandis que les molécules sapides sont traitées par notre cortex gustatif et donnent lieu à la perception d'une saveur. Bien que la dégustation d'un aliment fournisse à minima deux perceptions différentes, arôme et saveur, nous avons généralement une perception unique de l'aliment que nous appelons la flaveur. La perception de la flaveur (ex : glace à la vanille) est la représentation mentale unifiée de l'aliment qui découle de l'intégration neuronale de l'arôme (ex : vanille) et de la saveur (ex : sucré) (Figure 1), qui peut être étendue aux perceptions trigéminales (ex : froid pour la glace). La perception d'une qualité unifiée, la flaveur, pour l'ensemble de l'aliment, est en fait priorisée par notre cerveau aux dépens des perceptions initiales de l'arôme et de la saveur. Il est ainsi difficile d'identifier l'odorat comme participant à la perception du « goût » de l'aliment. Par ailleurs, la sensation tactile liée au contact de l'aliment dans la bouche, localisant ainsi la source des perceptions dans la cavité orale, expliquerait notre difficulté à reconnaître l'odorat comme acteur majeur dans l'identification de l'aliment dégusté.

----- Figure 1

Figure 1 : schéma des systèmes olfactif (B) et gustatif (C) impliqués dans la perception de la flaveur (A). Certaines zones des systèmes olfactif et gustatif participent au traitement de la flaveur et répondent de façon supra-additive à un mélange congruent (familier et bien assortie) d'un arôme et d'une saveur. Les zones identifiées en rouge (A) sont des zones supérieures du traitement de l'information généralement activées en dernier. Elles récupèrent, intègrent, ou produisent de l'information endogène. Au contraire, les zones identifiées en bleu (A) sont les zones dites primaires des cortex gustatif et olfactif et traitent une information relativement fidèle à celle envoyée par les récepteurs. Figure adaptée d'après [1,2].

Comme toutes les représentations mentales, la construction de la représentation de l'aliment à partir de nos sens chimiques est individuelle. Elle dépend, principalement, des expériences alimentaires de chacun. Une personne qui dégustera plus souvent la vanille dans des aliments sucrés construira une association plus forte entre l'odeur de vanille et la saveur sucrée de l'aliment. Ainsi, il est possible que les personnes en situation d'obésité, de part une consommation plus importante de produits sucrés, salés et gras [3–5] puissent avoir des représentations mentales des aliments et des associations odeurs/saveurs différentes des personnes présentant un poids normal. Notons que ces mécanismes n'expliquent pas la prise de poids, mais seraient une conséquence d'un régime alimentaire plus riche en sucre et en graisse et donc d'une expérience plus importante avec la flaveur de ces aliments. La perception de la flaveur dépendrait donc de l'expérience personnelle de chacun et donc aussi des traditions culinaires propres à chaque culture. En effet, tandis qu'en France, la vanille est associée au sucré, au Vietnam c'est l'odeur de citron qui est plus particulièrement associée au sucré [6]. En effet, les vietnamiens consomment traditionnellement plus d'aliments sucrés avec un arôme de citron. Cette représentation de l'aliment, est mise en place grâce aux expériences alimentaires propres à chaque individu. Ainsi une étude a montré qu'une seule association entre un odorant non familier et du sucre suffisait à induire une intégration arôme-saveur, de sorte que l'arôme est ensuite perçu comme sucré [7]. Les causes et conséquences liées à un déséquilibre alimentaire sont nombreuses ; parmi elles, nous pouvons citer certains facteurs génétiques produisant des modifications physiologiques qui entraîneraient une consommation excessive de graisses et sucres. L'obésité est généralement accompagnée d'une inflammation chronique ayant un impact au niveau cérébral, mais aussi à un niveau périphérique notamment au niveau des récepteurs gustatifs. Une étude récente montre que les papilles gustatives fongiformes de personnes en situation d'obésité présentent une réduction significative de l'expression de gènes des récepteurs gustatifs (notamment de TAS1R2 : récepteur au sucre, TAS2R31 : récepteur à l'amer et TAS1R1 : récepteur à l'umami) [8]. Bien que les auteurs n'aient pas mesuré l'effet de cette réduction d'expression génique sur la fonction gustative, il est probable qu'elle donne lieu à une perception réduite du sucré, de l'amer et de l'umami. Cependant, les résultats des études sensorielles sont hétérogènes sur cette question, avec certaines études montrant une augmentation de la perception gustative [9], une diminution [10–14] ou une absence de lien entre obésité et perception gustative [15–20]. De même, des études ont été réalisées sur les effets de la chirurgie bariatrique sur la perception gustative [21,22] par des tests d'évaluation sensorielle ; mais là encore les résultats sont contradictoires [23]. Sur cette question des effets de la chirurgie bariatrique sur les fonctions perceptives, une méta-analyse récente a montré une amélioration significative de la fonction olfactive chez les personnes ayant bénéficié d'une chirurgie bariatrique du type « sleeve-gastrectomie » ce qui n'est pas le cas pour les chirurgies de type « Roux-en-Y gastric bypass » (RYGB) [24].

La perception de la flaveur a des indicateurs propres, tels que, la localisation de la perception de l'arôme en bouche, le renforcement de l'appréciation de l'aliment, le renforcement de l'intensité de l'arôme par

la saveur et le renforcement de l'intensité de la saveur par l'arôme. Suite à une expérience répétée d'un arôme et d'une saveur (formation de la flaveur), l'arôme acquiert une composante gustative et permet de renforcer la saveur de l'aliment [25]. L'étude des mécanismes cérébraux qui sous-tendent ce phénomène de renforcement de la saveur par l'arôme constitue un enjeu scientifique et sociétal puisqu'en plus de permettre la mise en évidence des mécanismes cérébraux liés à la flaveur, il constitue aussi un moyen de diminuer significativement les quantités de sucres, sels et potentiellement gras dans les aliments tout en conservant un plaisir sensoriel intact. Cependant, les mécanismes perceptifs et cognitifs à la base de ces processus sont encore méconnus.

Deux disciplines permettent d'étudier la perception de la flaveur, *l'évaluation sensorielle* et les *neurosciences*. L'évaluation sensorielle consiste à faire des mesures de la perception des dégustateurs par des questionnaires, des tâches de discrimination, de détection, de tri, de classement, etc... Nous avons, dans ce cas, accès uniquement aux processus conscients qui sont modulés par les attentes du participant et de l'expérimentateur, l'état émotionnel du participant, les expériences alimentaires préalables, etc. Etant donné que les processus perceptifs alimentaires sont majoritairement non-conscients, il est pertinent d'associer aux mesures sensorielles des mesures cérébrales étudiées en neurosciences. Il existe deux grands groupes de mesures cérébrales : 1) celles qui permettent de localiser les aires impliquées dans le traitement de la perception de la flaveur (méthodes spatiales : imagerie par résonance magnétique - IRM, imagerie par résonance magnétique fonctionnelle - IRMf, tomographie par émission de positons - TEP), et 2) celles qui permettent d'identifier le niveau d'activation de ces aires au cours du temps (méthodes temporelles : électroencéphalographie - EEG, magnétoencéphalographie - MEG, spectroscopie proche infrarouge - fNIRS). Ces deux groupes de techniques se distinguent par leurs résolutions spatiales et temporelles. Le premier groupe a une bonne résolution spatiale, de l'ordre du mm^3 , mais une mauvaise résolution temporelle, de l'ordre d'une dizaine de secondes, (IRMf). Le deuxième groupe a une bonne résolution temporelle, de l'ordre de la ms , mais une mauvaise résolution spatiale, de l'ordre du cm^3 (EEG).

Bien que peu d'études portent sur la perception de la flaveur chez les personnes en situation d'obésité, nous souhaitons faire ici un point sur les résultats parus. Nous avons privilégié les études qui portent sur le renforcement de la saveur par l'arôme, processus qui assure que les mécanismes intégratifs donnant lieu à la perception de la flaveur ont bien été engagés, et phénomène cérébral d'intérêt pour améliorer l'alimentation. Nous nous intéressons principalement aux données en IRMf et en EEG, seules techniques qui ont été employées pour étudier cette question, à ce jour. Ces données seront discutées pour établir si, comment et pourquoi, les mécanismes cérébraux de la flaveur sont modifiés chez les personnes en situation d'obésité.

1. Evaluation sensorielle de la perception de la saveur chez les personnes en situation d'obésité

De nombreuses études ont montré un renforcement de la saveur par l'arôme que ce soit pour les saveurs sucrées ou salées. Cependant, ces études ne considèrent pas les différentes catégories de poids dans les panels de participants (valeurs d'indices de masse corporelle (IMC) (kg/m^2): $18.5 \leq$ poids normal < 25 , $25 \leq$ surpoids < 30 , $30 \geq$ obésité). Le renforcement de la saveur sucrée a été montré avec différents odorants et dans différentes bases alimentaires: dans de l'eau par des arômes de fraise, vanille, lychee, caramel et figue [26–30] ; et dans des produits plus complexes : arôme de vanille dans une boisson chocolatée [31] et dans un nectar de pomme [32], arôme beurré dans des crèmes dessert [33], arôme fruité dans un jus multifruits [34]. De même, le renforcement de la saveur salée a été largement montré, avec des arômes de poisson fumé et de sauce soja dans de l'eau [35–37] et dans des modèles de fromages [38], un arôme de bouillon de bœuf dans un bouillon de petits pois [39], des arômes de sauce soja sur des cacahuètes grillées [40], etc. Dans ces études, les concentrations de sucre ou de sel ont pu être réduites jusqu'à 50 % dans des produits simples en étant compensées par des arômes non caloriques (effets mesurés sur l'intensité sucrée/salée). Cependant, nous ne connaissons pas encore l'efficacité de ce phénomène de compensation sur le long terme. En effet, il est possible que la perception gustative amenée par l'arôme ne se substitue pas aux effets dopaminergiques du système de la récompense, tels que déclenchés par la quantité effective de sucre/sel de l'aliment, ce qui pourrait atténuer les effets de renforcement avec le temps. De même, nous connaissons peu l'efficacité de ce phénomène en fonction de facteurs physiologiques, tels que l'âge ou le statut pondéral.

A notre connaissance, seulement deux groupes de recherches ont publié des données sur le renforcement de la saveur par l'odeur chez des personnes en situation d'obésité et de poids normal. Le groupe de Pagliarini a montré dans deux études différentes, un renforcement de l'intensité sucrée par un arôme beurré dans des crèmes desserts uniquement chez des personnes en situation d'obésité comparées à un groupe contrôle normopondéral [33,41]. Ainsi, il semblerait que les personnes en situation d'obésité sont plus sensibles au renforcement de la saveur sucrée par l'arôme. Une étude réalisée par un autre groupe de recherche, a confirmé ce résultat et a également testé le renforcement d'une perception salée par un arôme [42]. Ainsi, le renforcement de la saveur sucrée par un arôme de vanilline dans un jus de pomme a permis de réduire de 33% la concentration en sucre alors que 50% des participants percevaient le jus de fruit comme étant aussi sucré qu'avant réduction. En ce qui concerne le renforcement de la saveur salée par un arôme de bacon fumé dans de l'eau salée, les résultats ont montré un renforcement significatif dans les deux groupes, mais avec une intensité du renforcement plus importante chez les personnes en situation d'obésité. En effet, 33% des participants en situation d'obésité ne percevaient pas de différences d'intensité salée entre une solution réduite à 75% de sel et contenant l'arôme et une solution non réduite en sel. Ainsi, il semblerait que ces effets de renforcements soient plus prégnants

chez les personnes en situation d'obésité que ce soit pour la saveur sucrée ou la saveur salée. Néanmoins pour pouvoir conclure sur la généralité de ce phénomène à tous les arômes et saveurs, des études supplémentaires doivent être menées.

Pour comprendre pourquoi ce phénomène est plus prononcé chez les personnes en situation d'obésité, des chercheurs se sont intéressés au lien entre régime alimentaire et statut pondéral. Stevenson et al. [43] ont montré que les personnes qui ont un régime alimentaire gras-sucré de type « western-diet » (autoévaluation du régime par un questionnaire « Dietary Fat and Free Sugar-Short Questionnaire », DFS) présentent un renforcement de la saveur sucrée par l'arôme plus important que les personnes ayant une alimentation plus saine, lorsque la concentration d'arôme est faible. Ce résultat laisse penser que les personnes ayant un régime gras-sucré sont plus sensibles à l'arôme, mais les mesures des capacités olfactives des participants en situation d'obésité montrent que ce n'était pas le cas dans cette étude. Sur ce point les données de la littérature sont contradictoires et il n'est pas du tout clair que les personnes en situation d'obésité soient plus sensibles aux odeurs [24][24,44].

Des études ont également porté sur les comportements masticatoires et d'ingestion des personnes en situation d'obésité. L'hypothèse de travail est que si ces processus en bouche sont accélérés chez les personnes en situation d'obésité, le relargage d'odorants provenant des aliments serait plus faible et la perception de l'arôme serait amoindrie ; ce qui pourrait moduler la perception de la saveur et les apprentissages associés. Cependant, les résultats sont contradictoires sur ce point [45]. En effet, plusieurs études montrent qu'il n'y a pas de lien entre le statut pondéral et la vitesse de mastication ou d'ingestion et elles ne montrent pas non plus de comportements masticatoires particuliers chez les personnes en situation d'obésité [46–50]. Une seule étude, à notre connaissance, a montré une vitesse de mastication plus importante chez les personnes en situation d'obésité [51]. La suite de l'hypothèse serait qu'une ingestion accélérée induirait un relargage moins important des odorants alimentaires par la voie rétronasale. Une étude réalisée chez des personnes en surpoids et normopondérales ne montre pas de différences de relargage des odorants au cours de la mastication d'aliments semi-liquides et solides [52]. En résumé, très peu d'études valident ces hypothèses, à ce jour, et les liens entre « vitesse de mastication ou d'ingestion », « relargage d'odorants » et « obésité » restent encore à démontrer. Quant à l'origine des différences de renforcement de la saveur par l'arôme entre des personnes de poids normal et en situation d'obésité, la question reste en suspens. Cependant, des études sur les mécanismes cérébraux sous-jacents donnent des pistes pour mieux comprendre ce phénomène.

2. Evaluations des structures et mécanismes cérébraux liés à la perception de la flaveur chez des personnes en situation d'obésité

a. Réduction de matière grise et obésité

Plusieurs études ont mis en évidence des modifications anatomiques cérébrales chez les personnes en situation d'obésité comparées à des personnes normopondérales et plus précisément des liens entre IMC et densité de matière grise dans certaines régions cérébrales [53–60]. Ces études s'entendent sur le fait qu'il n'y a pas de différence de densité de matière grise sur l'ensemble du cerveau entre des personnes en situation d'obésité et de poids normal (lorsque les covariables de sexe, âge, comorbidités sont exclues du modèle). Cependant, toutes ces études ont montré des réductions de matières grises dans des régions spécifiques. Bien que les régions impliquées soient variables d'une étude à une autre, certaines apparaissent plus fréquemment. Ainsi, trois études [54,57,61] sur huit identifient les régions suivantes comme moins denses en matière grise : le *cortex préfrontal ventro-médian/dorso-latéral* (vmPFC/dlPFC), le *gyrus frontal inférieur* et le *gyrus post-central*. D'autres régions apparaissent dans deux études [54,60] sur huit : le *cortex orbitofrontal* (OFC), le *gyrus cingulaire antérieur*, le *putamen*, et le *cortex visuel*. Enfin des régions telles que le *noyau caudé* [54], l'*amygdale* [60], l'*operculum frontal* [55], l'*insula* [58], le *cervelet* [58] et des régions pariétales [60], apparaissent de façon sporadique dans l'une ou l'autre de ces études. Ces différences entre les études sont probablement liées à la variabilité dans les méthodes de mesures, dans la sélection des participants (comorbidités), et dans les différents types d'analyses statistiques utilisées. Cependant, il est à noter qu'un grand nombre de ces régions sont impliquées dans le traitement de la flaveur, bien que cela n'ait pas été directement vérifié dans ces études. La mesure de la densité de matière grise reflète la quantité de cellules présentes dans une région cérébrale, mais n'atteste pas de la fonctionnalité de cette région. Pour évaluer cette fonctionnalité, il est nécessaire d'utiliser la technique d'IRMf.

b. Fonctionnalité du réseau cérébral de la flaveur chez des personnes en situation d'obésité

i. Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf)

Il n'existe pas, à notre connaissance, d'études en IRMf sur la perception de la flaveur chez les personnes en situation d'obésité. Malgré tout, plusieurs études ont identifié les aires qui participent à l'intégration de l'arôme et de la saveur sous forme de flaveur, bien que les participants n'aient pas été catégorisés par groupes de poids (Figure 1A). Les aires retenues sont celles qui présentent un phénomène de supra-additivité, où l'activation cérébrale en réponse à la flaveur est plus importante que pour les perceptions de l'arôme et de la saveur séparés. A notre connaissance, six études montrent ces effets de supra-

additivité – flaveur vs arôme + saveur [62–67]. Cinq de ces études [63,64,66–68] montrent que l'*OFC* est plus activé pour la flaveur que pour les composants séparés. Quatre d'entre elles [62,64,66,67] montrent que le *cingulum antérieur*, l'*insula antérieur* et l'*operculum frontal* sont plus activés ; vient ensuite le *cortex temporal supérieur* pour trois d'entre elles [62,63,66], puis le *cortex supérieur frontal* [54,55,58], l'*insula centrale* [54,55,58] et l'*amygdale* pour deux d'entre elles [62,66]. Enfin, l'*insula postérieur* [62], le *vIPFC* [64], le *cortex entorhinal* [63], le *gyrus frontal inférieur* [62] et les *gyrus post* [63] et *pré-centraux* [66] sont plus activés dans une seule étude sur les six répertoriées. Il est à noter que la plupart de ces aires cérébrales sont des aires de traitement supérieur, c'est-à-dire des aires qui vont récupérer, intégrer, ou produire de l'information endogène (*cingulum antérieur*, *cortex temporal*, *frontal*, *insula centrale et postérieure*, *amygdale*). Inversement, certaines de ces régions sont des régions perceptives primaires tel que le cortex gustatif (*insula antérieur* et *operculum frontal*). Ainsi, il semble que le réseau cérébral de traitement de la flaveur implique de nombreuses aires cérébrales de niveaux hiérarchiques variés. Il est donc difficile de se représenter l'organisation de ce réseau uniquement à partir des données d'IRMf, mais la technique d'EEG est utile pour répondre à cette question (cf. chapitre 2.b.ii).

Nous pouvons déjà noter que parmi les aires cérébrales de traitement de la flaveur, certaines présentent des réductions de matières grises chez les personnes en situation d'obésité. Il en est ainsi pour l'*OFC*, le *cingulum antérieur*, l'*amygdale*, l'*insula antérieur* et l'*operculum frontal*. Le lien entre les modifications structurelles de ces aires et leur fonctionnalité dans le traitement de la flaveur chez les personnes en situation d'obésité n'a pas encore été fait, à notre connaissance. Cependant, nous pouvons proposer des explications quant aux causes de la réduction de la densité de matière grise. Cazettes et al. [60] ont montré que plus le volume de matière grise de l'*OFC* latéral chez les personnes en surpoids et en situation d'obésité était petit, plus la concentration en fibrinogènes sanguins était importante. Ces fibrinogènes sont des glycoprotéines marqueurs d'une neuroinflammation [69] et leur concentration plus importante est liée à l'excès de poids [70]. Ainsi, et bien que cela reste à vérifier, une inflammation au niveau de l'*OFC* pourrait être à l'origine d'une détérioration des tissus neuronaux.

Cette hypothèse n'est cependant pas appuyée par les résultats sensoriels préalablement détaillés chez les personnes en situation d'obésité. En effet, les quelques données perceptives à notre disposition, montrent que le renforcement de la saveur par l'arôme est plus fort chez les personnes en situation d'obésité que chez les personnes normopondérales, au moins pour les aliments testés. Ces résultats n'argumentent pas en faveur d'un dysfonctionnement du réseau de la flaveur, mais soutiennent plutôt l'hypothèse inverse. Ainsi, soit les modifications structurelles sont trop minimales pour impacter réellement la perception de la flaveur ; soit l'expérience des aliments gras-sucrés-aromatisés chez les personnes en situation d'obésité (cf. section 1) compense ces détériorations cérébrales. Enfin, une troisième explication repose sur l'implication des régions réduites en matière grise dans d'autres réseaux de traitement cérébral

(récompense, émotion, mémoire) qui pourraient déréguler un traitement optimisé de la flaveur. En effet, l'*OFC* est impliqué dans le réseau de la récompense [71], et permet la construction des représentations mentales des aliments. L'*amygdale* et le *gyrus cingulaire antérieur*, quant à eux, sont impliqués dans le réseau des alertes émotionnelles [71], et participent à la mise en mémoire et à la conscientisation des stimulations. Des modifications structurelles dans ces régions affecteraient le traitement de la flaveur, mais auraient aussi des implications directes dans la mémorisation et la récompense liées à la perception d'un aliment.

ii. Electroencéphalographie (EEG)

Au contraire de l'IRM, l'EEG permet d'étudier le déroulement temporel du traitement cérébral de l'information olfacto-gustative. Cette technique permet de comprendre la hiérarchisation des aires cérébrales identifiées en IRMf et/ou les étapes de traitements d'une stimulation donnée. En ce qui nous concerne, l'EEG permet de mesurer de façon précise l'intégration des informations olfactives et gustatives permettant la formation de la flaveur. Au moment de la stimulation par une boisson, les électrodes enregistrent les modifications du champ électromagnétique à la surface du crâne, qui constituent un potentiel évoqué relatif à un type de stimulation. Les moments où ce champ varie fortement (pics de potentiel) correspondent à la synchronisation d'un large groupe de neurones participants à une étape précise du traitement de l'information. Nous pouvons retrouver généralement 3 à 5 étapes dans le traitement de l'information en fonction de la tâche demandée au dégustateur (nomenclature usuelle de ces étapes P1, N1, P2, N2 et P3) (Figure 2). Ces pics sont catégorisés comme « précoce » (P1 et N1), « intermédiaire » (P2 et N2) et « tardif » (P3) et correspondent à des fonctions cérébrales précises : traitement perceptif (précoce) et cognitif (tardif), par exemple. La mesure de l'amplitude maximale et de la latence de ces différents pics permet de caractériser des modifications dans le traitement de l'information. Ainsi des modifications dans le traitement par aires primaires perceptives (cortex gustatif et olfactif primaires par exemple) sera mesurable sur les pics P1 et N1. Des modifications dans le traitement par des aires supérieures, intégratives et cognitives seront mesurables sur les pics P3. La succession et la caractérisation quantitative de ces pics fournit donc une information sur la dynamique de réponse des différentes aires cérébrales impliquées dans le traitement d'une stimulation spécifique.

-----Figure 2

Figure 2 : Potentiel évoqué relatif à une stimulation sensorielle. Le potentiel est constitué d'une succession de pics positifs (P1, P2 et P3) et négatifs (N1, N2 et N3) permettant de caractériser l'intensité (amplitude en μV) et la latence (en ms) d'activation des différentes aires cérébrales impliquées dans le traitement d'une stimulation sensorielle envoyée à $t = 0$ ms.

Des études en électrophysiologie chez le primate [64] ont permis d'établir un modèle théorique de hiérarchisation des zones cérébrales impliquées dans l'intégration olfacto-gustative sous forme de flaveur. Dans ce modèle (figure 3A), les aires primaires gustative (*insula antérieur, operculum frontal*) et olfactive (*cortex piriforme*) ne communiquent pas durant le traitement précoce de l'information. L'intégration des deux modalités sensorielles en une entité unique, la flaveur, s'effectue tardivement dans les aires cérébrales supérieures telles que *l'amygdale* et le *cortex orbitofrontal* [73–75]. Plus récemment, un nouveau modèle d'intégration des saveurs et des arômes a émergé [76]. Ce modèle prend en compte de récentes découvertes en électrophysiologie chez la souris qui montrent des échanges précoces d'informations entre les aires gustatives et olfactives primaires [77–79] (Figure 3B). Ces aires recevraient également des projections neuronales des aires d'intégration de la flaveur ce qui expliquerait le rétrocontrôle qui pourrait s'opérer sur les aires primaires lors du renforcement de la saveur par l'arôme. L'intégration, et donc la perception de la flaveur, pourrait ainsi avoir lieu dès les traitements précoces de l'information. Ces modèles théoriques ont été testés chez l'humain grâce à la technique EEG.

-----Figure 3

Figure 3 : Schémas théoriques des réseaux neuronaux permettant la perception d'une saveur (taste), et d'un arôme (smell) et leur convergence pour former la perception de la flaveur. A) Dans la théorie classique la convergence des informations primaires se fait dans les centres intégratifs supérieurs uniquement. B) Dans la théorie émergente, l'intégration saveur/arôme prendrait place dès les aires primaires puis recevrait des projections neuronales des centres intégratifs supérieurs. Les lignes bleues représentent les voies neuronales du traitement de l'information olfactive tandis que les lignes oranges représentent les voies neuronales du traitement de l'information gustative. Les traits pleins correspondent à des communications avérées tandis que les pointillés montrent des voies de communications potentielles. (Tiré de [76] avec la permission de Current Biology)

A notre connaissance deux études en électroencéphalographie portent sur le déroulement temporel de l'intégration du goût et des odeurs chez l'humain, et viennent tester les modèles théoriques. Welge-Lüssen et collaborateurs [80] se sont intéressés aux mécanismes cérébraux liés à la modulation de la perception d'un arôme par une saveur sucrée ou acide. Cette étude montre qu'en présence d'une saveur sucrée, le traitement cérébral précoce d'une odeur de vanille est plus rapide qu'en présence d'une saveur acide. En revanche, les étapes tardives ne semblent pas être modulées temporellement mais présentent une amplitude plus élevée en présence d'une stimulation olfactive congruente. Sinding et collaborateurs [39] se sont intéressés au renforcement du goût salé par un arôme de bouillon de bœuf, et ceci dans une soupe de petits pois. Cette étude montre que seul le traitement tardif est impliqué dans le renforcement de la saveur salée par l'arôme. En effet, ce traitement tardif est retardé pour la boisson contenant le sel

et l'odorant par rapport aux solutions contrôles où le sel et l'odorant sont séparés. Le délai des étapes tardives du traitement de la flaveur démontre qu'un plus grand nombre de synapses est impliqué dans le traitement du mélange par rapport à ses composants séparés. Une hypothèse serait que l'association entre l'arôme et la saveur se ferait principalement dans les régions intégratives supérieures (*OFC* par exemple), puis qu'un circuit de rétrocontrôle de type « *top-down* » augmenterait les activations dans le cortex gustatif primaire et permettrait ainsi une perception salée plus importante en présence de l'arôme (Figure 4). Les résultats divergents de ces deux études pourraient s'expliquer par des différences méthodologiques. Premièrement, Sinding et al. ont étudié le renforcement de la saveur par l'arôme alors que Welge-Lüssen et al. ont étudié le renforcement de l'arôme par la saveur. Il est vraisemblable que le renforcement de l'arôme par la saveur fasse intervenir des réseaux différents du renforcement de la saveur par l'arôme. Deuxièmement, dans l'étude de Sinding et al., les stimuli olfactifs et gustatifs étaient délivrés en mélange de façon synchrone au moment de l'enregistrement EEG, alors que dans l'étude de Welge-Lüssen et al., les participants recevaient une stimulation gustative constante tout au long de la séance (sachet contenant du sucre ou des composés acides placés sous la langue) puis une stimulation olfactive au moment de l'enregistrement EEG. La stimulation gustative précède donc la stimulation olfactive lors de l'enregistrement avec pour conséquence probable un effet d'amorçage qui se confond avec les mécanismes cérébraux liés au renforcement de l'arôme par la saveur.

Les résultats de l'étude de Sinding et al. [39] soutiennent la théorie du modèle classique dans lequel la perception de la flaveur se formerait dans les aires cérébrales supérieures impliquées dans les traitements cognitifs. Le délai observé dans les étapes tardives du traitement cérébral suppose l'implication d'un plus grand nombre de synapses qui pourrait s'expliquer par la contribution d'une boucle de rétrocontrôle positive depuis les aires intégratives supérieures vers les aires gustatives primaires (Figure 4). Cette dernière étape permettrait le renforcement de la perception gustative. Il semblerait que les aires intégratives supérieures envoient des informations de type « *top-down* » visant à réguler les informations sensorielles montantes (aires primaires olfactives et gustatives). Ceci expliquerait la présence d'aires gustatives primaires observée dans les études en IRMf [64,74,81]. Ainsi, les aires supérieures pourraient activer les zones primaires gustatives préalablement mémorisées lors de l'intégration de la flaveur et produire ainsi une perception endogène sucrée/salée. En revanche, aucune étude utilisant de l'EEG n'a été faite chez les personnes en situation d'obésité. Au vu des premiers résultats sensoriels et en lien avec les études de réduction de densité de matière grise chez cette population, il serait intéressant d'étudier si ces modifications cérébrales entraîneraient une modification du déroulement temporel du traitement de la flaveur chez les personnes en situation d'obésité.

-----Figure 4

Figure 4 : Schéma théorique de l'intégration de l'arôme et de la saveur sous forme de flaveur et du mécanisme de rétrocontrôle positif permettant le renforcement de la saveur sucrée par l'odeur. basé sur les résultats d'études en électroencéphalographie [39] et en IRMf [64,74,81].

Conclusion

Bien que la flaveur (représentation mentale de l'aliment) soit décisive dans les processus de choix alimentaires, nous constatons un manque d'études sur la question. Nous connaissons le réseau cérébral de la flaveur. Nous savons qu'il y a des modifications structurelles de ce réseau chez les personnes en situation d'obésité. Il semble que le renforcement de la saveur par l'arôme (impliquant le réseau de la flaveur) est plus fort chez les personnes en situation d'obésité, au moins pour certains aliments. Cependant, nous n'avons pas encore de résultats nous permettant de faire le lien entre l'ensemble de ces données. Des recherches plus avancées sur la question permettraient de mieux comprendre les mécanismes impliqués et d'identifier des mécanismes leviers liés à la représentation mentale de l'aliment pour améliorer l'alimentation des personnes en situation d'obésité. Par ailleurs, ces études sur le renforcement de la saveur par l'odeur pourraient permettre d'adapter les aliments pour la/les populations en situation d'obésité, en formulant des aliments pauvres en sel/sucre, tout en maintenant un plaisir sensoriel intact.

Résumé

Bien que la dégustation d'un aliment fournisse deux perceptions différentes, arôme et saveur, nous interprétons ces informations comme une perception unique que nous appelons la flaveur. Cette flaveur est notre représentation mentale de l'aliment et nous permet d'identifier ce que nous mangeons, d'en déduire les qualités nutritionnelles et de prendre du plaisir en mangeant. La flaveur est aussi décisive dans les choix alimentaires. La construction de la flaveur de l'aliment est individuelle et dépendrait en partie de notre histoire et de notre culture alimentaire. Qu'en est-il des personnes en situation d'obésité, est-ce que leurs représentations mentales des aliments sont différentes et est-ce que les processus cérébraux sous-jacents sont modifiés ? Pour répondre à ces questions, nous présentons dans trois chapitres les résultats d'études en évaluation sensorielle, en imagerie cérébrale et en électroencéphalographie. Puis nous concluons sur les perspectives d'études sur la question et des fronts de science qui en découlent.

Mots clés : cerveau, goût, odeur, perception, aliment

Abstract

Although tasting a food provides two different perceptions, aroma and taste, we interpret this information as a single perception that we call flavor. The flavor is our unified mental representation of food and allows us to identify what we eat, to deduce nutritional qualities from it, and to take pleasure in eating. The flavor is also decisive in food choices. The construction of the flavor of the food is individual and would depend in part on our history and our food culture. So, what about people with obesity, are their mental representations of food and their underlying brain processes different from normal weight people? To answer these questions, we present in three chapters the results of studies in sensory evaluation, brain imaging, and electroencephalography. Then we conclude with the prospects for studies on the question and the scientific challenges that result from it.

Keywords: brain, taste, smell, perception, food

Points essentiels

- L'étude cérébrale de la flaveur est liée à la représentation mentale des aliments
- L'obésité résulte en un renforcement plus fort de la saveur par l'arôme
- Les patients obèses ont une réduction de matière grise dans des aires de la flaveur
- L'intégration arôme/saveur a lieu dans des zones cérébrales de traitement supérieur

Déclaration d'intérêts

Aucun des auteurs n'a de conflits d'intérêts à déclarer en lien avec cette revue générale de la littérature.

Références

- [1] Martin JH. Neuroanatomy Text and Atlas de Martin, John H. Fourth Edition. Mcgraw-Hill Education Ltd; 2000.
- [2] Barrett KE, Barman SM, Boitano S, Brooks HL. Ganong's review of medical physiology. McGraw-Hill Education; 2015.
- [3] Davis JN, Hodges VA, Gillham MB. Normal-weight adults consume more fiber and fruit than their age- and height-matched overweight/obese counterparts. *Journal of the American Dietetic Association* 2006;106:833–40. <https://doi.org/10.1016/J.JADA.2006.03.013>.
- [4] Lin BH, Huang CL, French SA. Factors associated with women's and children's body mass indices by income status. *International Journal of Obesity* 2004 28:4 2004;28:536–42. <https://doi.org/10.1038/sj.ijo.0802604>.

- [5] Miller WC, Lindeman AK, Wallace J, Niederpruem M. Diet composition, energy intake, and exercise in relation to body fat in men and women. *The American Journal of Clinical Nutrition* 1990;52:426–30. <https://doi.org/10.1093/AJCN/52.3.426>.
- [6] Nguyen DH. Contribution l'étude des interactions entre les entres sensorielles : Effets d'une odeur sur la perception d'une saveur. Ph.D. thesis of the University of Burgundy, 2000.
- [7] Prescott J, Johnstone V, Francis J. Odor-taste interactions: effects of attentional strategies during exposure. *Chemical Senses* 2004;29:331–40. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjh036>.
- [8] Archer N, Shaw J, Cochet-Broch M, Bunch R, Poelman A, Barendse W, et al. Obesity is associated with altered gene expression in human tastebuds. *International Journal of Obesity* 2019;43:1475–84. <https://doi.org/10.1038/s41366-018-0303-y>.
- [9] Hardikar S, Höchenberger R, Villringer A, Ohla K. Higher sensitivity to sweet and salty taste in obese compared to lean individuals. *Appetite* 2017;111:158–65. <https://doi.org/10.1016/j.appet.2016.12.017>.
- [10] Bartoshuk LM, Duffy VB, Hayes JE, Moskowitz HR, Snyder DJ. Psychophysics of sweet and fat perception in obesity: Problems, solutions and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 2006;361. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1853>.
- [11] Ettinger L, Duizer L, Caldwell T. Body fat, sweetness sensitivity, and preference: Determining the relationship. *Canadian Journal of Dietetic Practice and Research* 2012;73. <https://doi.org/10.3148/73.1.2012.45>.
- [12] Pepino MY, Finkbeiner S, Beauchamp GK, Mennella JA. Obese women have lower monosodium glutamate taste sensitivity and prefer higher concentrations than do normal-weight women. *Obesity* 2010;18. <https://doi.org/10.1038/oby.2009.493>.
- [13] Stewart JE, Feinle-Bisset C, Golding M, Delahunty C, Clifton PM, Keast RSJ. Oral sensitivity to fatty acids, food consumption and BMI in human subjects. *British Journal of Nutrition* 2010;104:145–52. <https://doi.org/10.1017/S0007114510000267>.
- [14] Stewart JE, Seimon R V., Otto B, Keast RSJ, Clifton PM, Feinle-Bisset C. Marked differences in gustatory and gastrointestinal sensitivity to oleic acid between lean and obese men. *American Journal of Clinical Nutrition* 2011;93:703–11. <https://doi.org/10.3945/ajcn.110.007583>.
- [15] Frijters JE, Rasmussen-Conrad EL. Sensory discrimination, intensity perception, and affective judgment of sucrose-sweetness in the overweight. *The Journal of General Psychology* 1982;107. <https://doi.org/10.1080/00221309.1982.9709931>.
- [16] Enns MP, Van Itallie TB, Grinker JA. Contributions of age, sex and degree of fatness on preferences and magnitude estimations for sucrose in humans. *Physiology and Behavior* 1979;22. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(79\)90346-9](https://doi.org/10.1016/0031-9384(79)90346-9).
- [17] Thompson DA, Moskowitz HR, Campbell RG. Taste and olfaction in human obesity. *Physiology and Behavior* 1977;19. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(77\)90348-1](https://doi.org/10.1016/0031-9384(77)90348-1).
- [18] Drewnowski A, Kurth CL, Rahaim JE. Taste preferences in human obesity: Environmental and familial factors. *American Journal of Clinical Nutrition* 1991;54. <https://doi.org/10.1093/ajcn/54.4.635>.

- [19] Rodin J, Moskowitz HR, Bray GA. Relationship between obesity, weight loss, and taste responsiveness. *Physiology and Behavior* 1976;17. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(76\)90157-8](https://doi.org/10.1016/0031-9384(76)90157-8).
- [20] Tucker RM, Kaiser KA, Parman MA, George BJ, Allison DB, Mattes RD. Comparisons of fatty acid taste detection thresholds in people who are lean vs. overweight or obese: A systematic review and meta-analysis. *PLoS ONE* 2017;12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169583>.
- [21] Pepino MY, Bradley D, Eagon JC, Sullivan S, Abumrad NA, Klein S. Changes in taste perception and eating behavior after bariatric surgery-induced weight loss in women. *Obesity* 2014;22. <https://doi.org/10.1002/oby.20649>.
- [22] Shoar S, Naderan M, Shoar N, Modukuru VR, Mahmoodzadeh H. Alteration Pattern of Taste Perception After Bariatric Surgery: a Systematic Review of Four Taste Domains. *Obesity Surgery* 2019;29. <https://doi.org/10.1007/s11695-019-03730-w>.
- [23] Mathes CM, Spector AC. Food selection and taste changes in humans after Roux-en-Y gastric bypass surgery: A direct-measures approach. *Physiology and Behavior* 2012;107. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2012.02.013>.
- [24] Peng M, Coutts D, Wang T, Cakmak YO. Systematic review of olfactory shifts related to obesity. *OBESITY REVIEWS* 2019;20:325–38. <https://doi.org/10.1111/obr.12800>.
- [25] Thomas-Danguin T, Sinding C, Tournier C, Saint-Eve A. Multimodal interactions. In: Etiévant P, Guichard E, Salles C, Voilley A, editors. *Flavor From Food to Behaviors, Wellbeing and Health*, Woodhead Publishing Series in Food Science, Technology and Nutrition; 2016, p. 430. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-100295-7.00006-2>.
- [26] Schifferstein HNJ, Verlegh PWJ. The role of congruency and pleasantness in odor-induced taste enhancement. *Acta Psychologica* 1996;94:87–105. [https://doi.org/10.1016/0001-6918\(95\)00040-2](https://doi.org/10.1016/0001-6918(95)00040-2).
- [27] Bertelsen AS, Mielby LA, Alexi N, Byrne DV, Kidmose U. Individual differences in sweetness ratings and cross-modal aroma-taste interactions. *Foods* 2020;9. <https://doi.org/10.3390/foods9020146>.
- [28] Clark CC, Lawless HT. Limiting response alternatives in time-intensity scaling: an examination of the halo-dumping effect. *Chemical Senses* 1994;19:583–94. <https://doi.org/10.1093/chemse/19.6.583>.
- [29] Stevenson RJ, Prescott J, Boakes RA. The acquisition of taste properties by odors. *Learning and Motivation* 1995;26:433–55. [https://doi.org/10.1016/S0023-9690\(05\)80006-2](https://doi.org/10.1016/S0023-9690(05)80006-2).
- [30] Yeomans MR, Boakes S. That smells filling: Effects of pairings of odours with sweetness and thickness on odour perception and expected satiety. *Food Quality and Preference* 2016;54:128–36. <https://doi.org/10.1016/j.foodqual.2016.07.010>.
- [31] Labbe D, Damevin L, Vaccher C, Morgenegg C, Martin N. Modulation of perceived taste by olfaction in familiar and unfamiliar beverages. *Food Quality and Preference* 2006;17:582–9. <https://doi.org/10.1016/J.FOODQUAL.2006.04.006>.
- [32] Bertelsen AS, Mielby LA, Byrne DV, Kidmose U. Ternary cross-modal interactions between sweetness, aroma, and viscosity in different beverage matrices. *Foods* 2020;9. <https://doi.org/10.3390/foods9040395>.

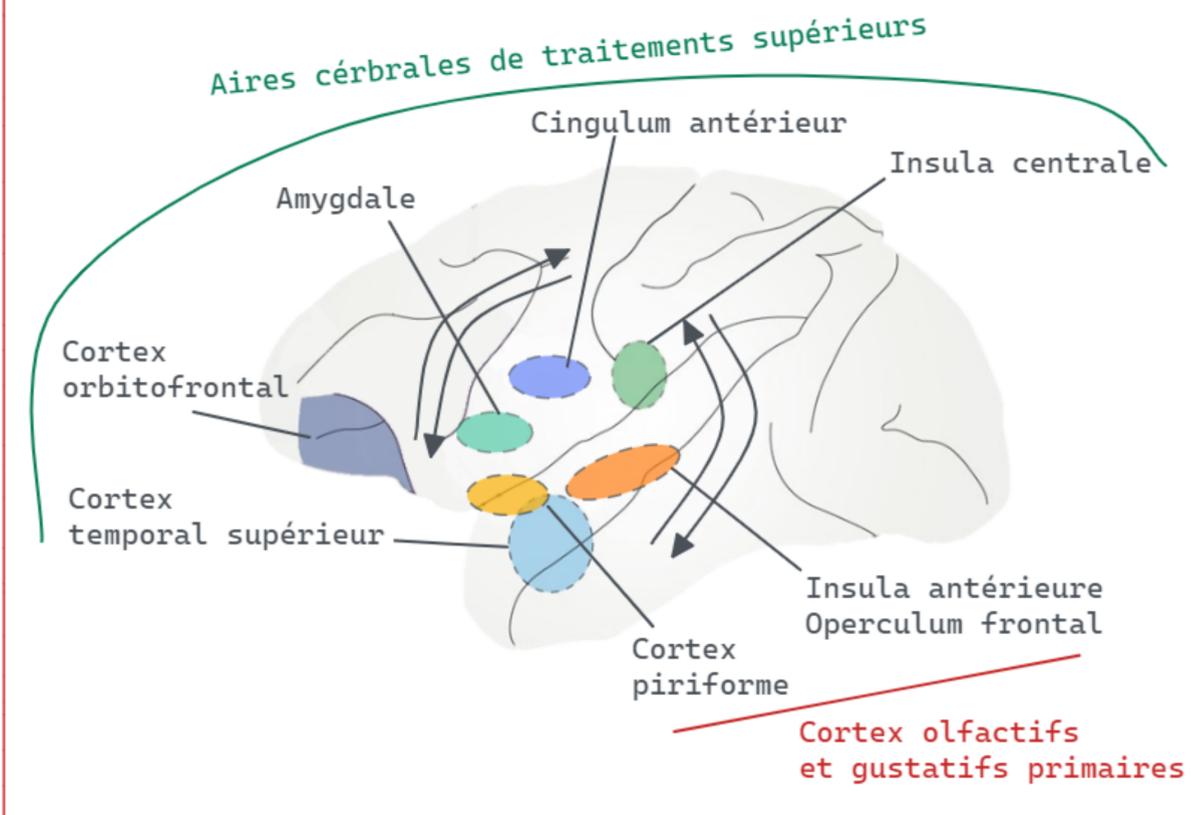
- [33] Proserpio C, Laureati M, Invitti C, Pasqualinotto L, Bergamaschi V, Pagliarini E. Cross-modal interactions for custard desserts differ in obese and normal weight Italian women. *Appetite* 2016;100:203–9. <https://doi.org/10.1016/J.APPET.2016.02.033>.
- [34] Barba C, Beno N, Guichard E, Thomas-Danguin T. Selecting odorant compounds to enhance sweet flavor perception by gas chromatography/olfactometry-associated taste (GC/O-AT). *Food Chemistry* 2018;257:172–81. <https://doi.org/10.1016/J.FOODCHEM.2018.02.152>.
- [35] Djordjevic J, Zatorre RJ, Jones-Gotman M. Odor-induced changes in taste perception. *Experimental Brain Research* 2004;159:405–8. <https://doi.org/10.1007/s00221-004-2103-y>.
- [36] Nasri N, Septier C, Beno N, Salles C, Thomas-Danguin T. Enhancing salty taste through odour–taste–taste interactions: Influence of odour intensity and salty tastants’ nature. *Food Quality and Preference* 2013;28:134–40. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.foodqual.2012.07.004>.
- [37] Lawrence G, Salles C, Septier C, Busch J, Thomas-Danguin T. Odour-taste interactions: A way to enhance saltiness in low-salt content solutions. *Food Quality and Preference* 2009;20:241–8. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/j.foodqual.2008.10.004>.
- [38] Syarifuddin A, Septier C, Salles C, Thomas-Danguin T. Reducing salt and fat while maintaining taste: An approach on a model food system. *Food Quality and Preference* 2016;48:59–69. <https://doi.org/10.1016/j.foodqual.2015.08.009>.
- [39] Sinding C, Thibault H, Thomas-danguin T. Odor-Induced Saltiness Enhancement : Insights Into The Brain Chronometry Of Flavor Perception. *Neuroscience* 2021;452:126–37. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2020.10.029>.
- [40] Chokumnoyporn N, Sriwattana S, Prinyawiwatkul W. Saltiness enhancement of oil roasted peanuts induced by foam-mat salt and soy sauce odour. *International Journal of Food Science and Technology* 2016;51:978–85. <https://doi.org/10.1111/IJFS.13048>.
- [41] Proserpio C, Laureati M, Invitti C, Cattaneo C, Pagliarini E. BMI and gender related differences in cross-modal interaction and liking of sensory stimuli. *Food Quality and Preference* 2017;56:49–54. <https://doi.org/10.1016/J.FOODQUAL.2016.09.011>.
- [42] Aveline C, Leroy C, Thomas-danguin T, Sinding C. Odour-Induced Taste Enhancement in normal-weight and obese people. In: Guichard E, Le Quéré JL, editors. *Proceedings of the 16th Weurman Flavour Research Symposium, 2021*. <https://doi.org/10.5281/zenodo.5518084>.
- [43] Stevenson RJ, Boakes RA, Oaten MJ, Yeomans MR, Mahmut M, Francis HM. Chemosensory abilities in consumers of a western-style diet. *Chemical Senses* 2016;41:505–13. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjw053>.
- [44] Mas M, Chabanet C, Sinding C, Thomas-Danguin T, Brindisi MC, Chambaron S. Olfactory Capabilities Towards Food and Non-food Odours in Men and Women of Various Weight Statuses. *Chemosensory Perception* 2021. <https://doi.org/10.1007/s12078-021-09294-3>.
- [45] Pereira LJ, van der Bilt A. The influence of oral processing, food perception and social aspects on food consumption: a review. *Journal of Oral Rehabilitation* 2016;43:630–48. <https://doi.org/10.1111/joor.12395>.

- [46] Frecka JM, Hollis JH, Mattes RD. Effects of appetite, BMI, food form and flavor on mastication: Almonds as a test food. *European Journal of Clinical Nutrition* 2008;62. <https://doi.org/10.1038/sj.ejcn.1602838>.
- [47] Spiegel TA, Stellar E. Effects of variety on food intake of underweight, normal-weight and overweight women. *Appetite* 1990;15. [https://doi.org/10.1016/0195-6663\(90\)90099-T](https://doi.org/10.1016/0195-6663(90)90099-T).
- [48] Spiegel TA. Rate of intake, bites, and chews - The interpretation of lean-obese differences. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 2000;24. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(99\)00076-7](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(99)00076-7).
- [49] White AK, Venn B, Lu LW, Rush E, Gallo LM, Yong JLC, et al. A comparison of chewing rate between overweight and normal BMI individuals. *Physiology & Behavior* 2015;145:8–13. <https://doi.org/10.1016/J.PHYSBEH.2015.03.028>.
- [50] Isabel CAC, Moysés MR, van der Bilt A, Gameiro GH, Ribeiro JCR, Pereira LJ. The relationship between masticatory and swallowing behaviors and body weight. *Physiology & Behavior* 2015;151:314–9. <https://doi.org/10.1016/J.PHYSBEH.2015.08.006>.
- [51] Bellisle F, le Magnen J. The structure of meals in humans: Eating and drinking patterns in lean and obese subjects. *Physiology & Behavior* 1981;27:649–58. [https://doi.org/10.1016/0031-9384\(81\)90237-7](https://doi.org/10.1016/0031-9384(81)90237-7).
- [52] Ruijschop RMAJ, Burgering MJM, Jacobs MA, Boelrijk AEM. Retro-nasal aroma release depends on both subject and product differences: A link to food intake regulation? *Chemical Senses* 2009;34. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjp011>.
- [53] Medic N, Ziauddeen H, Ersche KD, Farooqi IS, Bullmore ET, Nathan PJ, et al. Increased body mass index is associated with specific regional alterations in brain structure. *International Journal of Obesity* 2016;40:1177–82. <https://doi.org/10.1038/ijo.2016.42>.
- [54] Opel N, Redlich R, Grotegerd D, Dohm K, Heindel W, Kugel H, et al. Obesity and major depression: Body-mass index (BMI) is associated with a severe course of disease and specific neurostructural alterations. *Psychoneuroendocrinology* 2015;51:219–26. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2014.10.001>.
- [55] Pannacciulli N, Del Parigi A, Chen K, Le DSNT, Reiman EM, Tataranni PA. Brain abnormalities in human obesity: A voxel-based morphometric study. *NeuroImage* 2006;31:1419–25. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2006.01.047>.
- [56] Karlsson HK, Tuulari JJ, Hirvonen J, Lepomäki V, Parkkola R, Hiltunen J, et al. Obesity is associated with white matter atrophy: A combined diffusion tensor imaging and voxel-based morphometric study. *Obesity* 2013;21:2530–7. <https://doi.org/10.1002/oby.20386>.
- [57] Brooks SJ, Benedict C, Burgos J, Kempton MJ, Kullberg J, Nordenskjöld R, et al. Late-life obesity is associated with smaller global and regional gray matter volumes: a voxel-based morphometric study 2013;37:230–6.
- [58] Jauch-Chara K, Binkofski F, Loebig M, Reetz K, Jahn G, Melchert UH, et al. Blunted brain energy consumption relates to insula atrophy and impaired glucose tolerance in obesity. *Diabetes* 2015;64:2082–91. <https://doi.org/10.2337/db14-0421>.

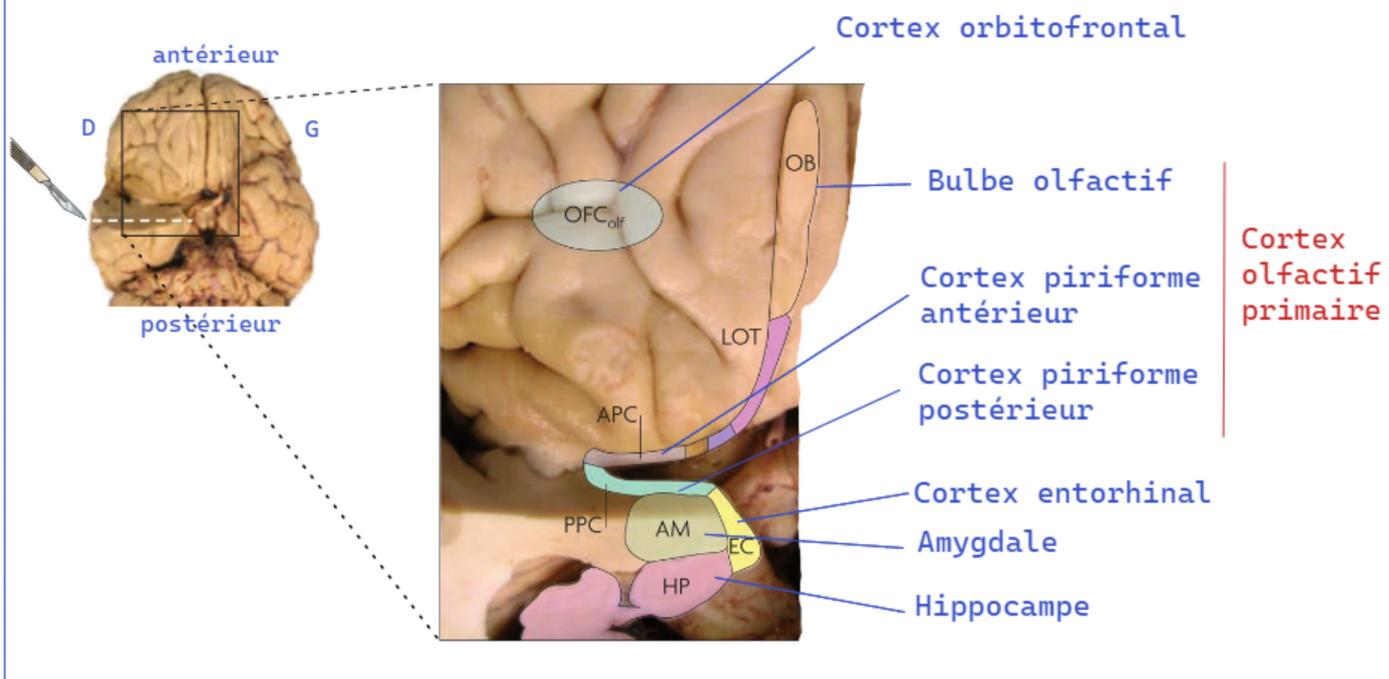
- [59] Mole TB, Mak E, Chien Y, Voon V. Dissociated Accumbens and Hippocampal Structural Abnormalities across Obesity and Alcohol Dependence. *International Journal of Neuropsychopharmacology* 2016;19:pyw039. <https://doi.org/10.1093/ijnp/pyw039>.
- [60] Cazettes F, Cohen JI, Yau PL, Talbot H, Convit A. Obesity-mediated inflammation may damage the brain circuit that regulates food intake. *Brain Research* 2011;1373:101–9. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2010.12.008>.
- [61] Medic N, Ziauddeen H, Ersche KD, Farooqi IS, Bullmore ET, Nathan PJ, et al. Increased body mass index is associated with specific regional alterations in brain structure. *International Journal of Obesity* 2016;40:1177–82. <https://doi.org/10.1038/ijo.2016.42>.
- [62] Seo H-S, Iannilli E, Hummel C, Okazaki Y, Buschhüter D, Gerber J, et al. A salty-congruent odor enhances saltiness: functional magnetic resonance imaging study. *Human Brain Mapping* 2013;34:62–76. <https://doi.org/10.1002/hbm.21414>.
- [63] Seubert J, Ohla K, Yokomukai Y, Kellermann T, Lundström JN. Superadditive opercular activation to food flavor is mediated by enhanced temporal and limbic coupling. *Human Brain Mapping* 2015;36:1662–76. <https://doi.org/10.1002/hbm.22728>.
- [64] Small DM, Voss J, Mak YE, Simmons KB, Parrish T, Gitelman D. Experience-Dependent Neural Integration of Taste and Smell in the Human Brain. *Journal of Neurophysiology* 2004;92:1892–903. <https://doi.org/10.1152/jn.00050.2004>.
- [65] de Araujo IET, Rolls ET, Kringelbach ML, McGlone F, Phillips N. Taste-olfactory convergence, and the representation of the pleasantness of flavour, in the human brain. *European Journal of Neuroscience* 2003;18:2059–68. <https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.2003.02915.x>.
- [66] Eldeghaidy S, Marciani L, Pfeiffer JC, Hort J, Head K, Taylor AJ, et al. Use of an Immediate Swallow Protocol to Assess Taste and Aroma Integration in fMRI Studies. *Chemosensory Perception* 2011;4:163–74. <https://doi.org/10.1007/s12078-011-9094-4>.
- [67] McCabe C, Rolls ET. Umami: a delicious flavor formed by convergence of taste and olfactory pathways in the human brain. *The European Journal of Neuroscience* 2007;25:1855–64. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2007.05445.x>.
- [68] De Araujo IET, Rolls ET, Kringelbach ML, McGlone F, Phillips N. Taste-olfactory convergence, and the representation of the pleasantness of flavour, in the human brain. *European Journal of Neuroscience* 2003;18:2059–68. <https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.2003.02915.x>.
- [69] Ryu JK, Davalos D, Akassoglou K. Fibrinogen signal transduction in the nervous system. *Journal of Thrombosis and Haemostasis* 2009;7:151–4. <https://doi.org/10.1111/j.1538-7836.2009.03438.x>.
- [70] Duncan BB, Schmidt MI, Chambless LE, Folsom AR, Carpenter M, Heiss G. Fibrinogen, other putative markers of inflammation, and weight gain in middle-aged adults - The ARIC study. *Obesity Research* 2000;8:279–86. <https://doi.org/10.1038/oby.2000.33>.
- [71] Gupta A, Mayer EA, Sanmiguel CP, Van Horn JD, Woodworth D, Ellingson BM, et al. Patterns of brain structural connectivity differentiate normal weight from overweight subjects. *NeuroImage: Clinical* 2015;7:506–17. <https://doi.org/10.1016/j.nicl.2015.01.005>.

- [72] Rolls ET. The Rules of Formation of the Olfactory Representations Found in the Orbitofrontal Cortex Olfactory Areas in Primates. *Chemical Senses* 2001;26:595–604. <https://doi.org/10.1093/CHEMSE/26.5.595>.
- [73] Verhagen J V. The neurocognitive bases of human multimodal food perception: consciousness. *Brain Research Reviews* 2007;53:271–86. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2006.09.002>.
- [74] Verhagen J V., Engelen L. The neurocognitive bases of human multimodal food perception: sensory integration. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 2006;30:613–50. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2005.11.003>.
- [75] Small DM, Prescott J. Odor/taste integration and the perception of flavor. *Experimental Brain Research* 2005;166:345–57. <https://doi.org/10.1007/s00221-005-2376-9>.
- [76] Small DM, Veldhuizen MG, Green B. Sensory neuroscience: Taste responses in primary olfactory cortex. *Current Biology* 2013;23:R157–9. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.12.036>.
- [77] Maier JX, Wachowiak M, Katz DB. Chemosensory convergence on primary olfactory cortex. *Journal of Neuroscience* 2012;32:17037–47. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3540-12.2012>.
- [78] Maier JX. Single-neuron responses to intraoral delivery of odor solutions in primary olfactory and gustatory cortex. *Journal of Neurophysiology* 2017;117:1293–304. <https://doi.org/10.1152/jn.00802.2016>.
- [79] Blankenship ML, Grigorova M, Katz DB, Maier JX. Retronasal Odor Perception Requires Taste Cortex, but Orthonasal Does Not. *CURRENT BIOLOGY* 2019;29:62+. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.11.011>.
- [80] Welge-Lüssen A, Drago J, Wolfensberger M, Hummel T. Gustatory stimulation influences the processing of intranasal stimuli. *Brain Research* 2005;1038:69–75. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2005.01.011>.
- [81] Prescott J. Multimodal chemosensory interactions and perception of flavor. In: Murray M, Wallace M, editors. *The Neural Bases of Multisensory Processes*, Boca Raton (FL): CRC Press/Taylor & Francis; 2012.

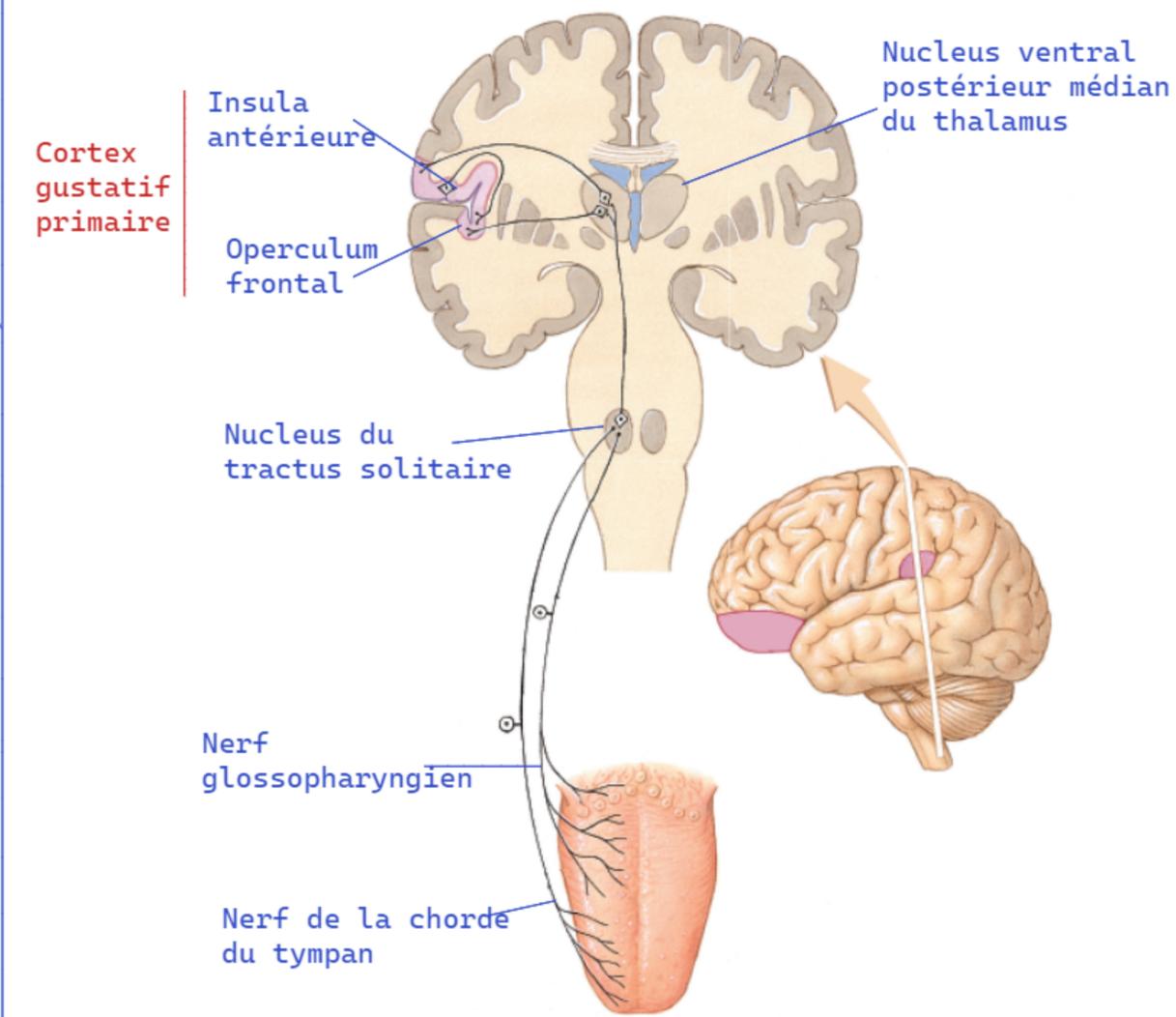
A) Système de la flaveur



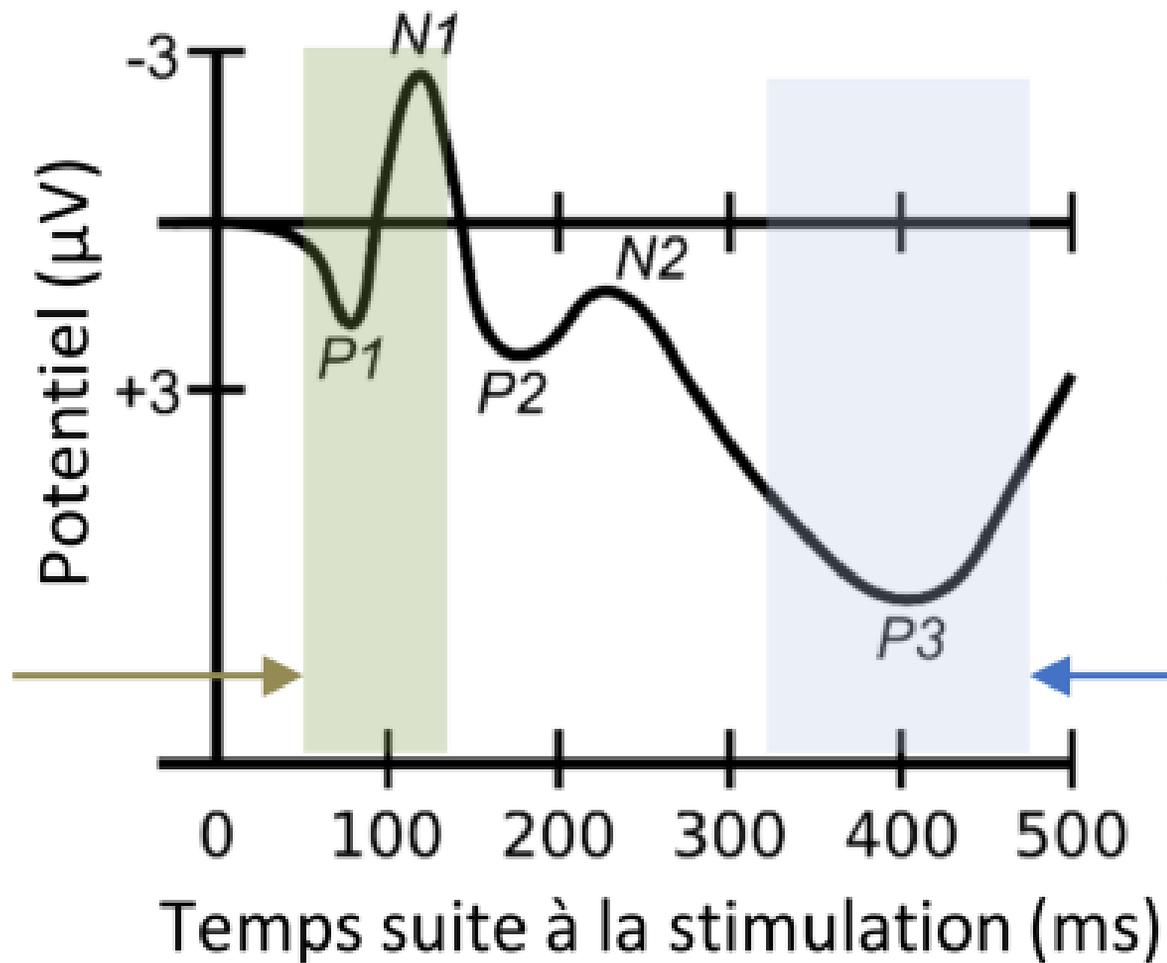
B) Système olfactif



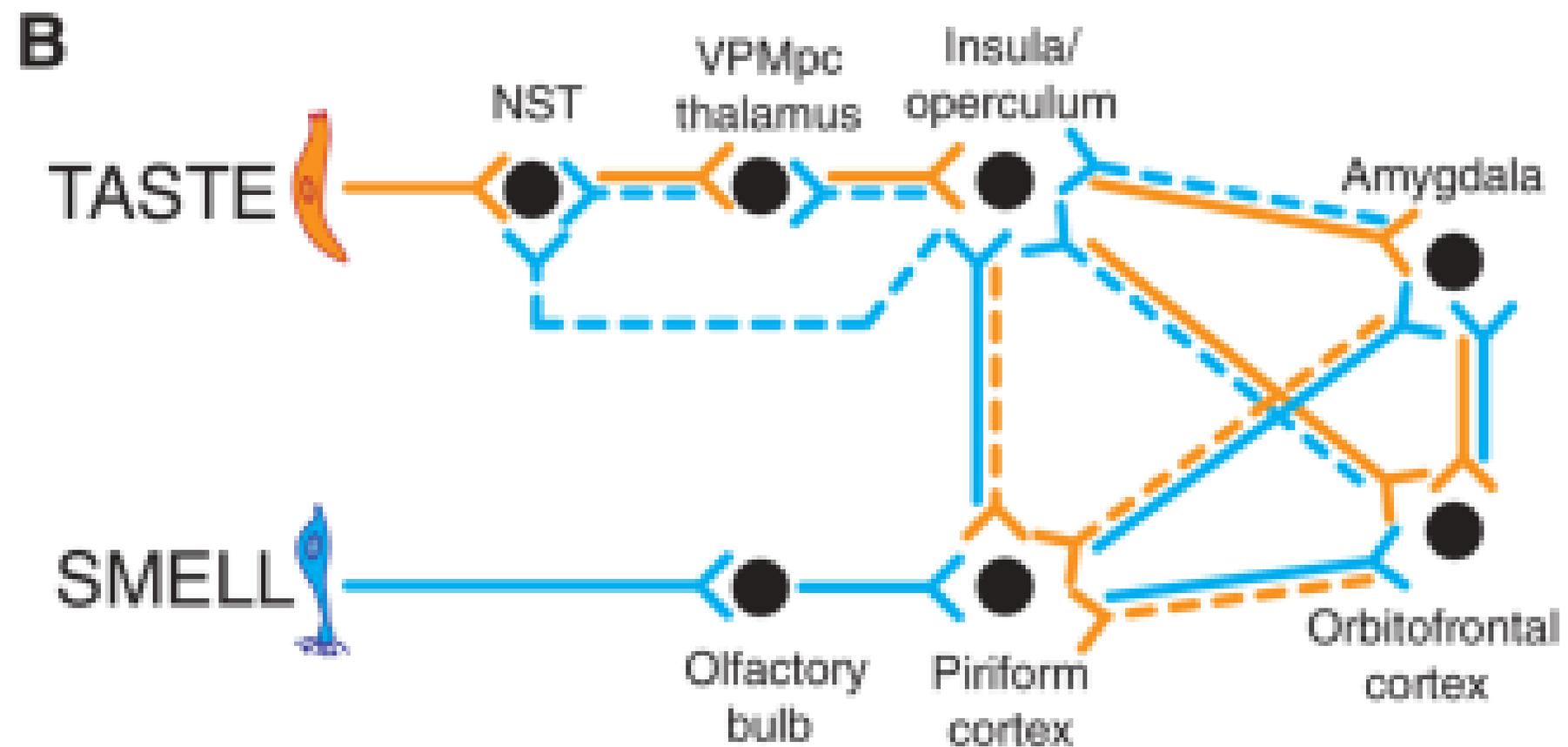
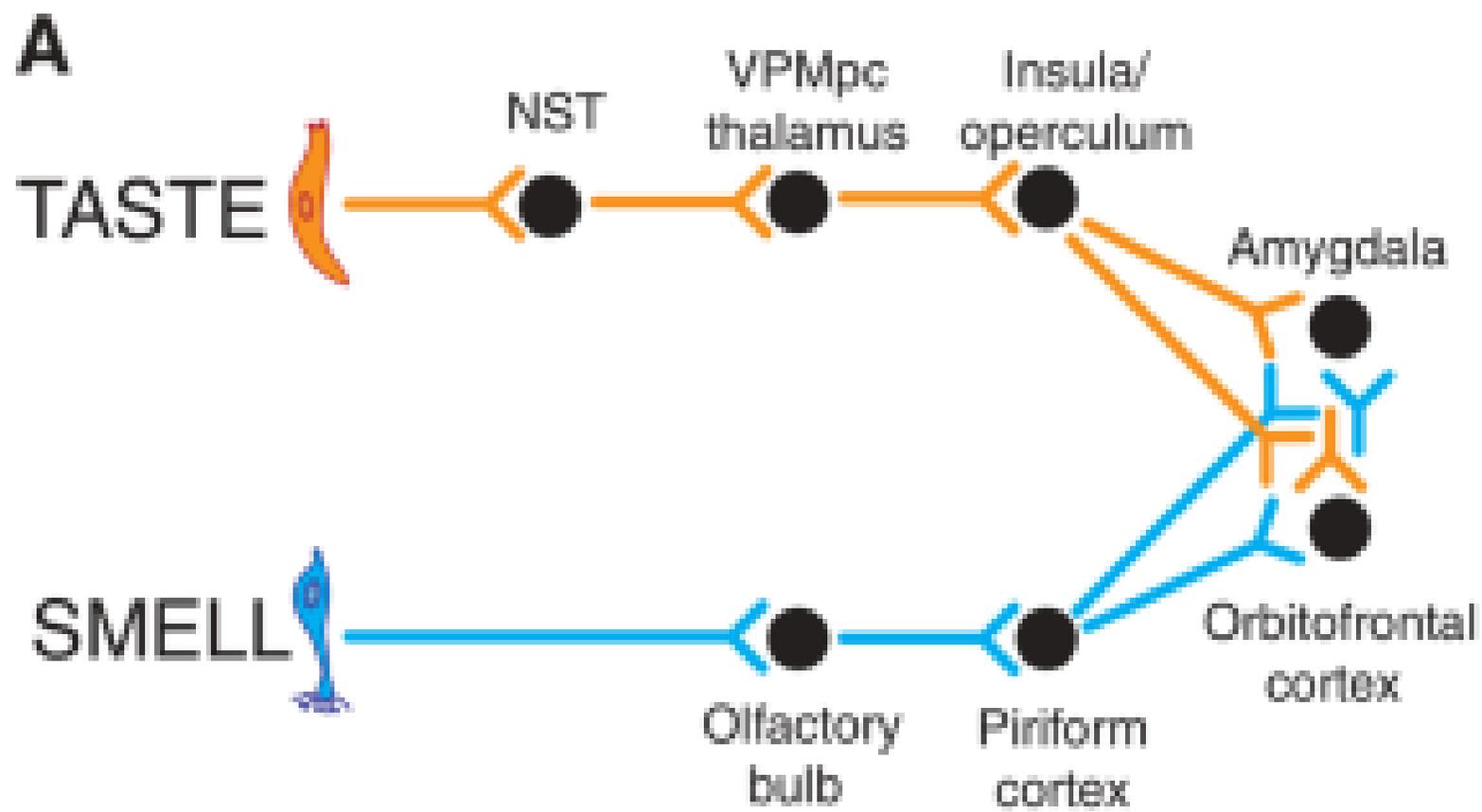
C) Système gustatif



Traitement
précoce
dans les
aires
sensorielles
primaires



Traitement
tardif dans les
aires cognitives
et intégratives



Cerveau

