



HAL
open science

Perception hédonique des odeurs chez l'Homme : caractérisation de la flexibilité.

Charlotte Bontempi

► **To cite this version:**

Charlotte Bontempi. Perception hédonique des odeurs chez l'Homme : caractérisation de la flexibilité.. Neurosciences [q-bio.NC]. Université Bourgogne Franche-Comté, 2023. Français. NNT : 2023UBFCE008 . tel-04224632

HAL Id: tel-04224632

<https://theses.hal.science/tel-04224632v1>

Submitted on 2 Oct 2023

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.

UBFC

UNIVERSITÉ
BOURGOGNE FRANCHE-COMTÉ



LINC
BESANÇON

THÈSE DE DOCTORAT DE L'ÉTABLISSEMENT UNIVERSITÉ BOURGOGNE FRANCHE-COMTÉ
PRÉPARÉE AU LABORATOIRE DE RECHERCHES INTÉGRATIVES EN NEUROSCIENCES &
PSYCHOLOGIE COGNITIVE - UR481

École doctorale n°554

Environnement-Santé

Doctorat de neurosciences

Par

Madame Charlotte BONTEMPI

PERCEPTION HÉDONIQUE DES ODEURS CHEZ L'HOMME : CARACTÉRISATION DE LA FLEXIBILITÉ

Thèse présentée et soutenue à Besançon le jeudi 6 juillet 2023

Composition du Jury :

Monsieur Brochard, Renaud	Professeur des Universités, Université de Bourgogne, UFR Sciences Humaines, Laboratoire CSGA	Président
Monsieur Bensafi, Moustafa	Docteur – HDR, Directeur de recherche CNRS, Université Claude Bernard Lyon 1, Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon	Rapporteur
Monsieur Michael, George	Professeur des Universités, Université Lumière Lyon 2, Laboratoire d'Étude des mécanismes cognitifs	Rapporteur
Madame Atanasova, Boriana	Professeure des Universités, INSERM - Université de Tours, U1253 Imagerie et Cerveau	Examinatrice
Monsieur Brochard, Renaud	Professeur des Universités, Université de Bourgogne, UFR Sciences Humaines, Laboratoire CSGA	Examinateur
Monsieur Brand, Gérard	Maître de conférences - HDR, Université de Franche-Comté, UFR Sciences et Techniques, Laboratoire CSGA	Directeur de thèse
Madame Jacquot, Laurence	Maîtresse de conférences, Université de Franche-Comté, UFR Sciences et Techniques, Laboratoire LINC	Codirectrice de thèse

Titre : Perception hédonique des odeurs chez l'Homme : caractérisation de la flexibilité

Mots clés : Odeurs, hédonicité, perception, flexibilité

Résumé :

En olfaction, l'évaluation hédonique constitue la première réponse apportée à toute stimulation olfactive. Il apparaît que cette perception est extrêmement variable et dépend de nombreux facteurs associés à la fois au stimulus (propriétés physico-chimiques, structure moléculaire...), aux caractéristiques individuelles (âge, état de satiété...) et au contexte expérimental (fréquence d'exposition, contexte sémantique...). Cette variabilité est difficile à étudier et reste peu documentée. Pourtant, elle s'avère primordiale dans la mesure où les odeurs jouent un rôle clé dans de nombreuses réponses comportementales fondamentales (e.g., prise alimentaire) et que certaines modifications peuvent servir d'indicateurs dans plusieurs types de pathologies (dépression, schizophrénie, maladies neurodégénératives...). Les travaux de cette thèse s'articulent autour des trois grands facteurs susmentionnés (stimulus, individu, contexte) et ont pour objectif de contribuer à la caractérisation de la flexibilité de la perception hédonique des odeurs chez l'Homme.

Un modèle de profil hédonique olfactif (PHO) a été élaboré avec 14 items relatifs aux activités de la vie quotidienne (alimentation, loisirs, santé, hygiène, transport) sans présentation de stimulus (**Étude 1**). Cet outil d'auto-évaluation a permis de déterminer différents profils hédoniques (« conservateur », « neutre », « libéral », « d'alliesthésie négative » et « d'alliesthésie positive »). L'**Étude 2** (évaluation hédonique et seuil de détection olfactif individuel) montre l'existence d'une relation entre la sensibilité olfactive individuelle et l'évaluation hédonique, cette relation étant elle-même dépendante de l'odorant utilisé. L'**Étude 3** réalisée entre régime alimentaire et perception hédonique olfactive montre que les végétariennes et les flexitariennes évaluent spécifiquement les odeurs de viande comme étant plus désagréables que les omnivores. L'**Étude 4** mesure l'impact de l'induction émotionnelle sur l'évaluation hédonique des odeurs et démontre qu'une induction positive (ici le gain d'un lot par tirage au sort) entraîne une évaluation plus importante du caractère intense des odeurs que lors d'une induction négative (ici la perte d'un lot par tirage au sort) et d'une situation témoin sans induction. Les travaux portant sur l'influence de la voie de stimulation sur l'évaluation hédonique des odeurs (**Étude 5**) révèlent que les réponses sensorielles (hédonicité, intensité et familiarité) aux odeurs alimentaires sont similaires en voies ortho- et rétronasale. En revanche, des différences dans les évaluations hédoniques et de familiarité sont mises en évidence en voie rétronasale lorsque les scores CPS (Chemosensory Pleasure Scale) sont pris en compte. Enfin, une revue de la littérature portant sur les différences hommes/femmes relatives à la perception hédonique des odeurs, montre que ces différences sont davantage marquées pour les odeurs corporelles par rapport aux odeurs non sociales, et ne sont presque jamais signalées dans les populations psychiatriques.

En prenant en considération les résultats des travaux de thèse et ceux de la littérature existante, il apparaît que les caractéristiques individuelles constituent probablement le facteur principal impliqué dans la flexibilité de la perception hédonique des odeurs. Les résultats sont également discutés au niveau fonctionnel et comportemental.

Title: Hedonic perception of odors in human: characterization of flexibility

Keywords: Odor, hedonicity, perception, flexibility

Abstract:

In olfaction, hedonic evaluation is the first response to any olfactory stimulation. It appears that this perception is highly variable and depends on several factors related to the stimulus (physico-chemical properties, molecular structure, etc.), individual characteristics (age, satiety state, etc.), and the experimental context (frequency of exposure, semantic context, etc.). This variability is difficult to study and remains poorly documented. However, it is essential as odors play a key role in many basic behavioral responses (e.g., food intake), and certain changes can serve as indicators in several pathologies (depression, schizophrenia, neurodegenerative diseases, etc.). The work presented in this thesis focuses on the three main factors mentioned above (stimulus, individual, context) and aims to contribute to the characterization of the flexibility of hedonic odor perception in humans.

An olfactory hedonic profile (OHP) model was developed using 14 items related to daily life activities (food, leisure, health, hygiene, transport) without stimulus presentation (**Study 1**). It allowed the determination of different hedonic profiles ("conservative", "neutral", "liberal", "negative alliesthesia", and "positive alliesthesia"). **Study 2** (hedonic evaluation and individual olfactory detection threshold) shows the existence of a relationship between individual olfactory sensitivity and hedonic evaluation, which is dependent on the odorant used. **Study 3**, conducted on the relationship between dietary habits and odor hedonic perception, shows that vegetarians and flexitarians specifically rate meat odors as more unpleasant than omnivores. **Study 4** measures the effect of emotional induction on the odor hedonic ratings and shows that a positive induction (here, winning a prize through a drawing) leads to higher ratings of odor intensity than a negative induction (here, losing a prize through a drawing) or a control situation without induction. The work on the influence of the stimulation pathway on the hedonic evaluation of odors (**Study 5**) reveals that sensory responses (hedonicity, intensity, and familiarity) to food odors are similar in the ortho- and retronasal pathways. However, differences in hedonic and familiarity ratings are highlighted in the retronasal pathway when Chemosensory Pleasure Scale (CPS) scores are considered. Finally, a review of the literature on sex differences in odor hedonic perception shows that these differences are more pronounced for body odors than for non-social odors and are rarely reported in psychiatric populations.

Considering the results of the thesis and the existing literature, it appears that individual characteristics are probably the main factor involved in the flexibility of hedonic odor perception. Results are also discussed at functional and behavioral levels.

REMERCIEMENTS

Cette thèse a été réalisée au Laboratoire de recherches Intégratives en Neurosciences et psychologie Cognitive de Besançon, et financée par le ministère de l'Enseignement Supérieur de la Recherche et de l'Innovation. Je remercie donc le Ministère pour m'avoir accordée ce financement ainsi que le laboratoire de Besançon et son directeur, le PU-PH Emmanuel Haffen, pour m'avoir accueillie.

Ensuite, je tiens à remercier le Dr Gérard Brand, mon directeur de thèse, ainsi que ma codirectrice de thèse, le Dr Laurence Jacquot, pour m'avoir proposée ce sujet de thèse et offert l'opportunité d'étayer mes connaissances dans le domaine des neurosciences, en particulier celui de l'olfaction. Je les remercie pour leur grande implication, leur encadrement, leur soutien, leur aide, leur bonne humeur, leur bienveillance, le temps passé pour la relecture de ce manuscrit et, pour leurs conseils de qualité apportés tout au long de ma thèse. Merci aussi à eux dans la rédaction, la soumission et la révision des publications scientifiques.

Je remercie le Dr Moustafa Bensafi et le Pr Georges Michael d'avoir acceptés d'être les rapporteurs de ce travail de thèse, ainsi que le Pr Boriana Atanasova et le Pr Renaud Brochard d'être membres du jury.

Je tiens également à remercier le Dr Pierre-Edouard Billot, ingénieur d'études au laboratoire, pour sa gaieté, son soutien et son aide dans l'élaboration et la réalisation de plusieurs protocoles au cours de ma thèse.

J'adresse mes remerciements à l'équipe du laboratoire de neurosciences de Besançon, je pense notamment à Christophe Houdayer qui a toujours été présent pour m'apporter son aide lorsque j'en avais besoin ; et Corinne Noël, secrétaire du laboratoire, pour les commandes d'odeurs, et sa gentillesse. Merci aussi à Damien Mor et Anaïs Racca, avec qui j'ai pu collaborer lors de nombreux TP de neurosciences pour des L3 et des M1, pour les moments de partage et leur bonne humeur constante !

Merci aux doctorant.es du laboratoire, en particulier Charline Compagne et Stéphanie Dumontoy pour leur conseils, mais aussi leur bonne humeur, et leur amitié !

J'adresse un remerciement tout particulier à la secrétaire de l'école doctorale Environnement-Santé du site de Besançon, Mme Martine Gautheron, pour son aide et sa grande réactivité au quotidien tant au sujet de la soutenance que du déroulement général de cette thèse.

J'adresse mes remerciements aux différent.es stagiaires qui ont participé à mon projet de recherche, je pense notamment à Pauline Corbelin, étudiante en 2^{ème} année de master Physiologie, Neurosciences et Comportement lors de ma thèse.

Un grand merci à mes parents, Catherine et Laurent, mes beaux-parents, Fabienne et Joël, mon frère, Baptiste, ma cousine, Camille, mes grands-parents, et particulièrement Maryse et Guy, ainsi que mon oncle Cédric et ma tante Stéphanie, pour avoir toujours cru en moi, m'avoir soutenue tout au long de ma thèse et pour tous les moments partagés avec eux durant ces quatre années. Je remercie bien sûr mon compagnon Benoît qui m'a toujours soutenue, qui m'a écouté raconter mes grandes journées lors des manips et qui a été extrêmement patient avec moi.

Merci aussi à mes ami.es, je pense particulièrement à Jérôme, Geoffrey, Léa, Adrien et j'en oublie, pour leur amitié et les merveilleuses soirées en leur compagnie. Merci aussi à Anaïs, mon amie depuis toujours, pour m'avoir soutenue, ton amitié est précieuse ! Je remercie aussi ma maman pour la relecture de ce manuscrit et les corrections orthographiques et grammaticales.

Enfin, j'adresse toute ma gratitude à l'ensemble des étudiants volontaires de l'Université qui ont accepté de participer aux différentes études pendant ce doctorat.

TABLE DES MATIERES

LISTE DES FIGURES.....	1
LISTE DES TABLEAUX	4
LISTE DES ANNEXES	6
PARTIE 1. REVUE DE LITTÉRATURE	7
Chapitre 1 : Le système olfactif.....	7
I. Introduction	7
II. Système olfactif : structure et fonctionnement	7
1. Niveau périphérique	7
A. Molécules olfactives : stimuli de la perception olfactive	7
B. Système de réception du signal olfactif.....	9
C. Transduction du signal olfactif.....	13
2. Bulbe olfactif.....	15
3. Niveau central.....	17
A. Structure et fonction du cortex olfactif primaire	18
B. Structure et fonction du cortex olfactif secondaire.....	20
III. Système trigéminal : structure et fonctionnement	22
1. Anatomie du système trigéminal	22
A. Innervation périphérique	22
B. Projections centrales.....	23
2. Mécanismes de détection des sensations trigéminales	24
A. Transduction.....	24
B. Odorants et système trigéminal	25
IV. Système voméronasal : structure et fonctionnement.....	26
1. Anatomie	26
2. Récepteurs voméronasaux.....	27
3. Transduction du signal	27
4. Rôle chez l'Homme.....	28
Chapitre 2 : La perception olfactive humaine	29
I. Introduction	29
II. Perception olfactive	30
1. Aspects génétiques	30
2. Sensibilité.....	32
A. Évaluation.....	32
B. Variabilité.....	36

3.	Discrimination	46
A.	Évaluation.....	46
B.	Variabilité.....	47
4.	Identification	54
A.	Évaluation.....	55
B.	Variabilité.....	56
5.	Troubles de la perception olfactive	63
A.	Inflammation	65
B.	Traumatisme	66
C.	Dégénération et toxicité.....	67
D.	Pathologies métaboliques et endocriniennes	67
E.	Pathologies néoplasiques.....	68
F.	Pathologies congénitales et développementales	68
Chapitre 3 : Hédonicité olfactive.....		70
I.	Introduction	70
II.	Définitions.....	71
III.	Traitement cortical	72
1.	Rôle du bulbe olfactif	73
2.	Rôle du cortex olfactif primaire.....	74
A.	Cortex piriforme	74
B.	Amygdale	76
3.	Rôle du cortex olfactif secondaire	77
A.	Cortex orbito-frontal (COF)	77
B.	Insula	78
C.	Hypothalamus.....	79
4.	Rôle des autres structures cérébrales	80
IV.	Évaluation de l'hédonicité olfactive	81
1.	Mesures subjectives.....	81
A.	Échelles	81
B.	Questionnaires	86
2.	Mesures des réponses non verbales : cas des expressions faciales.....	88
3.	Mesures psychophysiologiques	91
A.	Réponse électrodermale.....	91
B.	Fréquence cardiaque.....	92
C.	Électroencéphalographie (EEG).....	93
D.	Imagerie.....	95
V.	Variabilité	97

1.	En fonction du stimulus.....	98
A.	Concentration / intensité.....	98
B.	Qualité.....	99
C.	Structure moléculaire et propriétés physico-chimiques.....	101
2.	En fonction de l'individu.....	102
A.	Sexe.....	102
B.	Âge.....	103
C.	État physiologique.....	104
3.	En fonction du contexte.....	115
A.	Voie de présentation et exposition.....	115
B.	Environnement expérimental.....	117
C.	Culture et origines.....	120
D.	Comportement de « sniffing ».....	122
VI.	Question du sexe dans l'hédonicité olfactive.....	122
1.	Différences hommes-femmes dans les populations saines : odeurs non-spécifiques.....	123
A.	Études psychométriques.....	123
B.	Études psychophysiologiques et d'imagerie.....	126
2.	Différences hommes-femmes dans les populations saines : odeurs corporelles.....	127
3.	Différences hommes-femmes dans les troubles psychiatriques.....	129
4.	Conclusion.....	130
	PROBLÉMATIQUE DE THÈSE.....	132
	PARTIE 2. TRAVAUX EXPERIMENTAUX.....	136
	Chapitre 4 : Travaux expérimentaux.....	136
I.	Étude 1 : Outil d'auto-évaluation de la perception hédonique des odeurs quotidiennes (Axe Individu « perceveur », Annexe 4, publiée dans Frontiers in Neurosciences section Perception Sciences).....	136
1.	Résumé.....	136
2.	Pré-expérience.....	137
3.	Matériel et méthodes.....	138
A.	Participants.....	138
B.	Profil hédonique.....	138
C.	Procédure.....	140
D.	Traitements statistiques.....	140
4.	Résultats.....	140
A.	Profil hédonique.....	140
B.	Corrélations.....	142
C.	Différences hommes-femmes.....	143

D. Profils individuels.....	147
5. Discussion	149
II. Étude 2 : Évaluation hédonique des odeurs et seuil de détection olfactif individuel (Axe Stimulus, Annexe 5, publiée dans Scientific Reports).....	152
1. Résumé	152
2. Matériel et méthodes	153
A. Participants	153
B. Stimuli	153
C. Seuil de détection	154
D. Évaluation hédonique	155
E. Procédure.....	155
F. Traitements statistiques	156
3. Résultats	157
A. Seuil de détection olfactif individuel.....	157
B. Évaluation hédonique au seuil de détection	158
C. Évaluation hédonique au-delà du seuil de détection individuel	161
D. Corrélations	163
E. Effet du sexe et de l'état de faim	165
4. Discussion	167
III. Étude 3 : Évaluation hédonique des odeurs et régime alimentaire : étude comparative entre végétariens, flexitariens et omnivores (Axe Individu « perceveur », Annexe 6, publiée dans Nutritional Neuroscience)	172
1. Résumé	172
2. Matériel et méthodes	173
A. Participants	173
B. Stimuli	174
C. Évaluation sensorielle.....	175
D. Procédure.....	175
E. Traitements statistiques	176
3. Résultats	176
A. Évaluation du caractère hédonique.....	177
B. Évaluation du caractère intense	179
C. Évaluation du caractère comestible	181
D. Corrélations	183
4. Discussion	184
IV. Étude 4 : Évaluation hédonique des odeurs et induction émotionnelle (Axe Individu « perceveur », en cours de rédaction pour soumission).....	189
1. Résumé	189

2.	Mise en contexte.....	189
3.	Matériel et méthodes	191
A.	Participants	191
B.	Stimuli	192
C.	Induction émotionnelle.....	193
D.	Évaluation sensorielle.....	194
E.	Procédure.....	194
F.	Traitements statistiques	195
4.	Résultats	195
A.	Évaluations sensorielles.....	195
B.	Corrélations	196
5.	Discussion	197
V.	Étude 5 : Évaluation hédonique des odeurs et voie de stimulation, ortho- et rétronasale (Axe Contexte, Annexe 10, publiée dans Flavor and Fragrance Journal)....	201
1.	Résumé	201
2.	Matériel et méthodes	202
A.	Participants	202
B.	Stimuli	202
C.	Technique de stimulation	203
D.	Évaluation sensorielle.....	204
E.	Procédure.....	204
F.	Traitements statistiques	205
3.	Résultats	206
A.	Analyse des évaluations sensorielles.....	206
B.	Analyse des évaluations sensorielles avec les scores obtenus à la Chemosensory Pleasure Scale (CPS).....	207
4.	Discussion	209
	PARTIE 3. DISCUSSION GENERALE.....	214
I.	Principaux résultats.....	214
II.	Caractérisation de la variabilité hédonique olfactive.....	216
III.	Hédonicité et comportement	219
IV.	Limites et perspectives.....	221
1.	Limites.....	221
2.	Perspectives	224
	BIBLIOGRAPHIE	227
	ANNEXES.....	287

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Représentation schématique du code combinatoire des récepteurs olfactifs.....	9
Figure 2 : Coupe sagittale schématique de la cavité nasale humaine (A) et coupe frontale schématique des sinus humains (B).	10
Figure 3 : Voies ortho et rétronasale.	10
Figure 4 : Schéma histologique d'une coupe de la muqueuse olfactive.	11
Figure 5 : Mécanisme de transduction olfactive.	14
Figure 6 : Structure schématique d'un récepteur olfactif.	14
Figure 7 : Localisation et structure interne du bulbe olfactif.	15
Figure 8 : Organisation cytoarchitecturale du bulbe olfactif.....	16
Figure 9 : Représentation schématique des principales aires cérébrales du traitement du signal olfactif.	17
Figure 10 : Localisation des principales structures des voies olfactives centrales.....	18
Figure 11 : Structure des noyaux amygdaliens.	19
Figure 12 : Localisation cérébrale du cortex insulaire.	21
Figure 13 : Principales branches et collatérales du nerf trijumeau.	23
Figure 14 : Les différents types de récepteurs dans la chimio-sensibilité trigéminal.....	25
Figure 15 : Structure schématique du système voméronasal.	27
Figure 16 : Pourcentage de réponses correctes obtenues dans différents groupes d'âge lors de la détermination du seuil de détection à l'aide de la méthode du Sniffin'Stick Detection Threshold Test.....	38
Figure 17 : Structure chimique des énantiomères de la D (+) et L (-) carvone et du D (+) et L (-) limonène.	48
Figure 18 : University of Pennsylvania Smell Identification Test.	56
Figure 19 : Score d'identification obtenus pour le University of Pennsylvania Smell Identification Test (UPSIT) en fonction de l'âge et du genre dans un large panel d'individus.	58
Figure 20 : Influence des indices sémantiques sur le choix du label attendu, en pourcentage, lors de trois tests au difficulté différente.	62
Figure 21 : Exemple d'échelle de Likert utilisée en recherche.	82
Figure 22 : Exemple d'échelle visuelle analogique utilisée en recherche.....	83
Figure 23 : Exemple de l'échelle d'évaluation graphique.....	84
Figure 24 : The Self-Assessment Manikin (SAM).....	85
Figure 25 : The Affective Slider.	85
Figure 26 : Schéma d'une réponse électrodermale.	92
Figure 27 : Relation entre l'hédonicité, l'intensité et la concentration des odorants.	99
Figure 28 : Exemples d'images IAPS pour l'induction d'un état d'anxiété chez le sujet dans l'étude de Krusemark et al., (2013).	110
Figure 29 : Stimuli visuels présentés en amont d'une stimulation olfactive au PEA ou au 1-butanol.....	118
Figure 30 : Échelle avec une ligne en pointillée utilisée pour l'estimation hédonique.....	137
Figure 31 : Profil hédonique des odeurs.....	139
Figure 32 : Moyenne (et écart-type standard) de l'évaluation hédonique des 14 items pour l'ensemble de la population.....	141

Figure 33 : Moyenne (et écart-type standard) de l'évaluation hédonique des 14 items pour la population masculine.....	144
Figure 34 : Moyenne (et écart-type standard) de l'évaluation hédonique des 14 items pour la population féminine.....	145
Figure 35 : Exemples des cinq profils individuels : notes hédoniques pour l'ensemble des items. A : profil libéral ; B : profil conservateur ; C : profil neutre ; D : profil alliesthésie positive ; E : profil alliesthésie négative.	148
Figure 36 : Exemple d'une session expérimentale.....	154
Figure 37 : Boîtes à moustache des seuils de détection pour les odeurs de pomme, jasmin, durian et triméthylamine.	157
Figure 38 : Scores hédoniques au seuil de détection pour les odeurs agréables : nombre de participants pour chaque fourchette de score.	158
Figure 39 : Scores hédoniques au seuil de détection pour les odeurs désagréables : nombre de participants pour chaque fourchette de score.	159
Figure 40 : Moyenne de l'évaluation hédonique au seuil de détection entre les odeurs de pomme et de jasmin, entre la triméthylamine et le durian, et entre les groupes d'odeurs (plaisantes avec pomme + jasmin et, déplaisantes avec durian + triméthylamine).....	160
Figure 41 : Évaluations hédoniques au-delà du seuil de détection : moyenne des évaluations hédoniques en fonction des niveaux de concentrations. A : pomme, B : jasmin ; C : durian ; D : triméthylamine.	162
Figure 42 : Évaluations hédoniques au-delà du seuil de détection : moyenne des évaluations hédoniques en fonction du seuil de détection individuel. A : pomme, B : jasmin ; C : durian ; D : triméthylamine.	163
Figure 43 : Différences hommes-femmes : moyenne des seuils de détection olfactifs des quatre odeurs utilisées.	165
Figure 44 : Différences hommes-femmes : moyenne de l'évaluation hédonique des quatre odeurs au seuil de détection (A) et à la solution pure (B).	166
Figure 45 : Moyenne de l'état de faim pour l'ensemble des participants lors des différentes sessions odorantes.	166
Figure 46 : Moyenne et SEM de l'évaluation hédonique des odeurs de viande (A), des odeurs de légumes (B), des autres odeurs alimentaires (C) et des odeurs non alimentaires (D) en fonction des trois régimes alimentaires.	177
Figure 47 : Moyenne et SEM de l'évaluation hédonique des odeurs de viande (A), des odeurs de légume (B), des autres odeurs alimentaires (C) et des odeurs non alimentaires (D), indépendamment du régime alimentaire.	178
Figure 48 : Moyenne et SEM de l'évaluation de l'intensité des odeurs de viande (A), des odeurs de légume (B), des autres odeurs alimentaires (C) et des odeurs non alimentaires (D), en fonction des trois régimes alimentaires.	179
Figure 49 : Moyenne et SEM de l'évaluation de l'intensité des odeurs de viande (A), des odeurs de légume (B), des autres odeurs alimentaires (C) et des odeurs non alimentaires (D), indépendamment du régime alimentaire.	180
Figure 50 : Moyenne et SEM de l'évaluation de la comestibilité des odeurs de viande (A), des odeurs de légume (B), des autres odeurs alimentaires (C) et des odeurs non alimentaires (D), en fonction des trois régimes alimentaires.	181

Figure 51 : Moyenne et SEM de l'évaluation de la comestibilité des odeurs de viande (A), des odeurs de légume (B), des autres odeurs alimentaires (C) et des odeurs non alimentaires (D), indépendamment du régime alimentaire.	182
Figure 52 : Panier garni utilisé lors des tirages au sort.	193
Figure 53 : Moyenne et SEM de l'évaluation de l'intensité des odeurs en fonction de la condition expérimentale.	196
Figure 54 : Dispositif expérimental utilisé pour la stimulation en voie rétronasale.	204
Figure 55 : Moyenne des évaluations sensorielles olfactives pour les groupes CPS+ et CPS- après stimulation orthonasale et rétronasale.....	209

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Exemple d'un calcul de seuil de détection olfactif à partir de la méthode des Sniffin' Sticks.....	34
Tableau 2 : Exemple de détermination du seuil de détection avec le CCCRC test composé de 11 paires de flacons.....	35
Tableau 3 : Terminologie clinique des principaux troubles olfactifs.....	64
Tableau 4 : Étiologie des dysfonctionnements olfactifs.....	65
Tableau 5 : Exemple de questionnaires utilisés chez l'adulte pour mesurer le plaisir.....	86
Tableau 6 : Liste des différents questionnaires utilisés pour évaluer les réponses affectives aux odeurs.....	88
Tableau 7 : Statistiques descriptives des différents scores pour l'ensemble de la population.....	142
Tableau 8 : Corrélations de rang de Spearman entre la note hédonique moyenne obtenue pour chaque item et 1) le score total en valeur absolue (ST), 2) le score total des notes hédoniques positives (T+) et 3) le score total des notes hédoniques négatives (T-).....	143
Tableau 9 : Statistiques descriptives des différents scores.....	145
Tableau 10 : Comparaison par test t de Student pour échantillons indépendants entre les hommes et les femmes pour le score total (ST), le score total des notes hédoniques positives (T+), le score total des notes hédoniques négatives (T-) et la différence entre (T+) et (T-).....	146
Tableau 11 : Comparaison par test t de Student pour échantillons indépendants entre les hommes et les femmes pour chaque item.....	147
Tableau 12 : Nombre moyen de concentrations présentées.....	155
Tableau 13 : Corrélations de rang de Spearman entre les seuils de détection olfactif individuel obtenus pour chaque odeur.....	158
Tableau 14 : Corrélations de rang de Spearman entre l'évaluation hédonique obtenue au seuil de détection olfactif individuel pour chaque odeur.....	160
Tableau 15 : Corrélations de rang de Spearman entre les évaluations hédoniques et les niveaux de concentrations et entre l'évaluation hédonique et les concentrations présentées au-delà du seuil en pas de 3 pour chaque odeur.....	164
Tableau 16 : Transformation Z de Fisher de chaque coefficient de corrélation et comparaisons des Z.....	165
Tableau 17 : Corrélations de rang de Spearman entre le niveau de faim et le seuil de détection, l'évaluation hédonique des odeurs au seuil de détection / à la solution pure pour chaque session d'odeurs.....	167
Tableau 18 : : Liste des odeurs utilisées.....	175
Tableau 19 : Interaction entre le régime alimentaire et les différentes catégories d'odeurs pour l'évaluation hédonique.....	178
Tableau 20 : Interaction entre le régime alimentaire et les différentes catégories d'odeurs pour l'évaluation de l'intensité.....	180
Tableau 21 : Interaction entre le régime alimentaire et les différentes catégories d'odeurs pour l'évaluation de la comestibilité.....	182
Tableau 22 : Corrélations de rang de Spearman pour Hédonicité / Intensité, Hédonicité / Comestibilité et Intensité / Comestibilité pour chaque régime alimentaire et chaque catégorie d'odeurs (viande, légumes, autres alimentaires et non alimentaires).....	183
Tableau 23 : Liste des odeurs utilisées.....	193

Tableau 24 : Corrélations de rang de Spearman entre Intensité/Hédonicité, Familiarité/Hédonicité et Intensité/Familiarité pour les trois conditions expérimentales.....	197
Tableau 25 : Liste et provenance des différentes odeurs.....	203
Tableau 26 : Moyenne et erreur standard de la moyenne (ESM) pour les dix odeurs alimentaires après stimulation orthonasale et rétronasale et résultats statistiques obtenus lors des ANOVAs à mesure répétées.	206
Tableau 27 : Corrélations de rang de Spearman pour Intensité/Hédonicité, Familiarité/Hédonicité et Intensité /Familiarité pour les voies de stimulation ortho-and rétronasales.....	207

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Geneva Emotion and Odor Scale.....	287
Annexe 2 : Chemosensory Pleasure Scale	288
Annexe 3 : Bontempi C, Jacquot L et Brand G. 2021. Sex differences in odor hedonic perception: an overview, <i>Frontiers in Neuroscience</i> , vol. 15.....	289
Annexe 4 : Bontempi C, Jacquot L et Brand G. 2023. Odor Hedonic Profile (OHP): a self-rating tool of everyday odors, <i>Frontiers in Neurosciences</i> , vol. 17.	301
Annexe 5 : Bontempi C, Jacquot L et Brand G. 2022. A study on the relationship between odor hedonic ratings and individual odor detection threshold, <i>Scientific Reports</i> , vol.12. ...	314
Annexe 6 : Bontempi C, Jacquot L et Brand G. 2022. Diet and odor hedonic ratings: comparative study between vegetarians, flexitarians, and omnivores. <i>Nutritional Neuroscience</i>	326
Annexe 7 : Évaluation hédonique et induction émotionnelle : résultats des tests post-hocs de Scheffé pour l'évaluation hédonique avec le facteur Odeur.	339
Annexe 8 : Évaluation hédonique et induction émotionnelle : résultats des tests post-hocs de Scheffé pour l'évaluation de l'intensité avec le facteur Odeur.	340
Annexe 9 : Évaluation hédonique et induction émotionnelle : résultats des tests post-hocs de Scheffé pour l'évaluation de la familiarité avec le facteur Odeur.	341
Annexe 10 : Bontempi C, Corbelin P, Brand G et Jacquot L. 2023. Ortho- and Retronasal stimulations with specific food odours: Hedonic and familiarity ratings are related to chemosensory pleasure scale (CPS) scores. <i>Flavour and Fragrance Journal</i> , vol 38(4), p. 243-252.....	342

PARTIE 1. REVUE DE LITTÉRATURE

Chapitre 1 : Le système olfactif

« L'odorat, le mystérieux aide-mémoire,
venait de faire revivre en lui tout un monde. »

Victor Hugo, *Les misérables*, 1862.

I. Introduction

L'olfaction est un sens chimique puisque le système olfactif est stimulé par l'intermédiaire de molécules. Apparu très tôt au cours de l'évolution, cette modalité sensorielle est relativement conservée chez la majorité des espèces animales (Brand, 2023). En effet, l'odorat est un sens primordial à la survie puisqu'il permet d'interagir avec l'environnement et d'apporter des réponses comportementales adaptées. Dans le règne animal, l'olfaction joue un rôle prépondérant dans de nombreux comportements tels que la recherche de nourriture, la détection de prédateurs, la reconnaissance des congénères, la reproduction...

La fixation d'une molécule odorante sur un récepteur olfactif déclenche un potentiel d'action et une remontée de l'information au niveau du système nerveux central, ce qui engendre des réponses comportementales. Ce schéma de base est similaire à toutes les espèces animales quel que soit le degré de proximité phylogénétique, tandis que la structure et le fonctionnement se distinguent en fonction de l'importance relative de l'olfaction dans la relation entre l'animal et son environnement.

Ce chapitre présente dans un premier temps la structure ainsi que le fonctionnement périphérique et central du système olfactif humain (stimuli, système de réception, transduction du signal, voies olfactives centrales) et le rôle des différentes structures cérébrales olfactives. Les dernières parties sont consacrées à l'implication du système trigéminal et du système voméronasal dans l'olfaction.

II. Système olfactif : structure et fonctionnement

1. Niveau périphérique

A. Molécules olfactives : stimuli de la perception olfactive

Propriétés

Des milliers de molécules participent au processus de perception olfactive. Chez l'Homme, la perception d'une odeur peut provenir de stimulations d'une seule, de dizaines voire de centaines

de molécules différentes.¹ Les molécules odorantes ont pour la plupart une chaîne carbonée de 5 à 12 atomes de carbone bien qu'il existe de nombreuses fonctionnalités différentes (esters, alcools, cétones, aldéhydes, amines, éthers...). Pour qu'une molécule soit odorante, elle doit posséder des propriétés physico-chimiques particulières. Ainsi, elle doit être volatile, c'est-à-dire posséder un poids moléculaire adéquat, généralement compris entre 26 et 400 Dalton (Da) (Mori & Yoshihara, 1995). Plus ce poids est important, moins la molécule est volatile et plus il lui est difficile d'atteindre la muqueuse olfactive. Cependant, plus la molécule est de petite taille, moins elle possède de sites de liaison intermoléculaires pour se fixer aux récepteurs olfactifs. À l'inverse, plus la molécule est de grande taille, plus elle possède de sites de liaisons. De plus, les molécules doivent être solubles dans l'eau, avoir une faible polarité, un caractère lipophile important et une concentration minimale (Cf. Chapitre 2 : La perception olfactive humaine) (Brand, 2001). Pour permettre la perception olfactive, les molécules odorantes doivent pouvoir se lier aux récepteurs olfactifs présents au sein de l'épithélium. Généralement, les molécules établissent des liaisons de Van Der Waals bien que les plus électronégatives établissent des liaisons hydrogènes (Roland & Rémi, 2012). En raison de la difficulté d'accès des récepteurs, il est impératif que les molécules olfactives aient un degré élevé de souplesse. Ainsi, les molécules dont l'architecture moléculaire permet une souplesse importante ont plus de facilité à s'adapter aux différents sites de liaisons (Brand, 2001).

Systeme de reconnaissance

La perception olfactive résulte d'un système de reconnaissance combinatoire (Figure 1), c'est-à-dire qu'une molécule odorante peut se lier à plusieurs récepteurs olfactifs et, que plusieurs récepteurs olfactifs peuvent lier une même molécule (Malnic et al., 1999). Ainsi, il est possible de générer un nombre considérable de combinaisons qui engendreront des réponses olfactives différentes.²

¹ C'est le cas par exemple pour l'odeur de banane : environ 300 molécules différentes sont nécessaires pour donner l'odeur caractéristique de banane, alors qu'une seule molécule, l'acétate d'isoamyle, est suffisante pour évoquer cette même odeur.

² C'est le cas des molécules L et D-carvone où la première rappelle l'odeur de menthe alors que la deuxième est associée à l'odeur d'aneth ou de cumin.

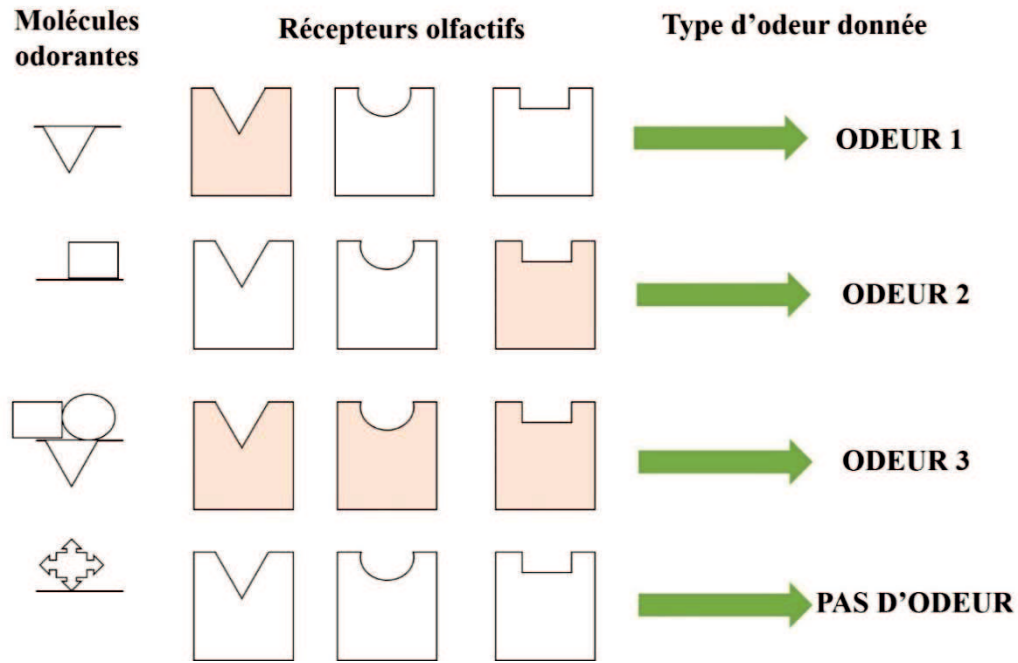


Figure 1 : Représentation schématique du code combinatoire des récepteurs olfactifs.
Adapté de Malnic et al., 1999.

B. Système de réception du signal olfactif

La cavité nasale

Chez la plupart des mammifères, le système olfactif commence au niveau des cavités nasales. Chez l'Homme, elles sont au nombre de deux et sont composées chacune de trois cornets (inférieur, moyen et supérieur) et de cartilage. C'est entre ces structures internes que se trouvent les fosses nasales par lesquelles l'air pénètre dans le système respiratoire. Les cavités nasales communiquent également avec les sinus (maxillaire, frontal, ethmoïde et sphénoïde) et les voies respiratoires. Ensemble, elles forment une enceinte fermée au sein de laquelle l'air extérieur circule et remonte jusqu'au sommet des fosses nasales dans la partie éthmoïdale (Figure 2). Cette voie est appelée voie orthonasale.

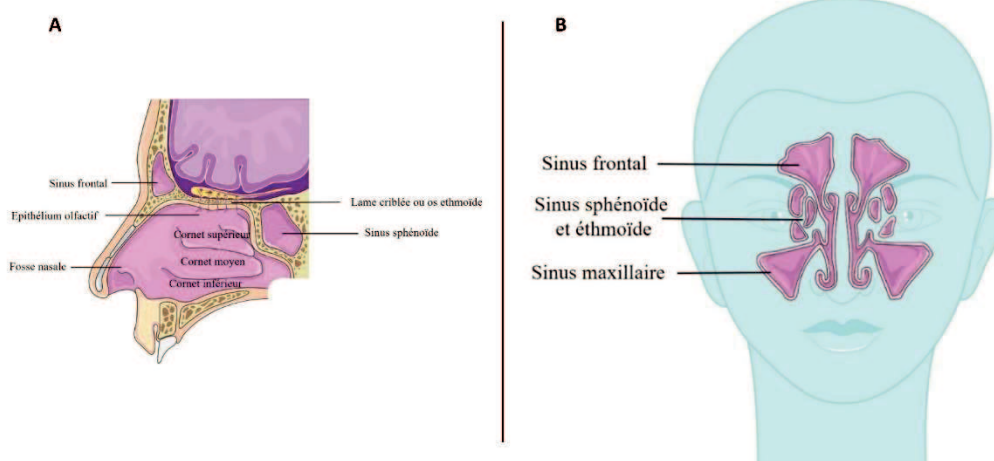


Figure 2 : Coupe sagittale schématique de la cavité nasale humaine (A) et coupe frontale schématique des sinus humains (B).

© Servier Medical Arts.

Toutefois, les molécules odorantes peuvent être acheminées vers l'épithélium olfactif par une autre voie, la voie rétronasale (Figure 3). Lors de la consommation de nourriture ou de boisson, processus important permettant l'acheminement des molécules odorantes, les molécules olfactives passent par le carrefour rhino-pharyngé puis remontent par l'arrière gorge jusqu'à l'épithélium olfactif.

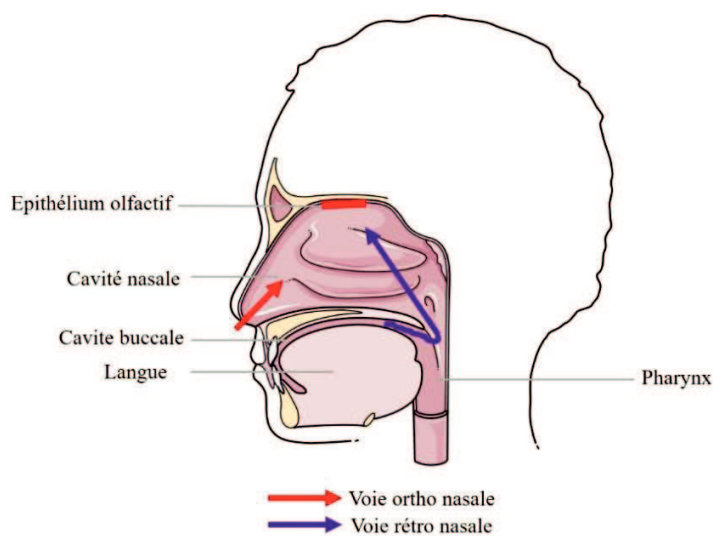


Figure 3 : Voies ortho et rétronasale.

© Servier Medical Arts.

L'épithélium olfactif

L'épithélium olfactif, ou neuroépithélium olfactif, est situé dans la partie haute de la cavité nasale. Cet épithélium est principalement composé des corps cellulaires des neurones olfactifs, de cellules souches, de cellules de soutien, de cellules glandulaires ainsi que de mucus au niveau de la lumière nasale (Figure 4).

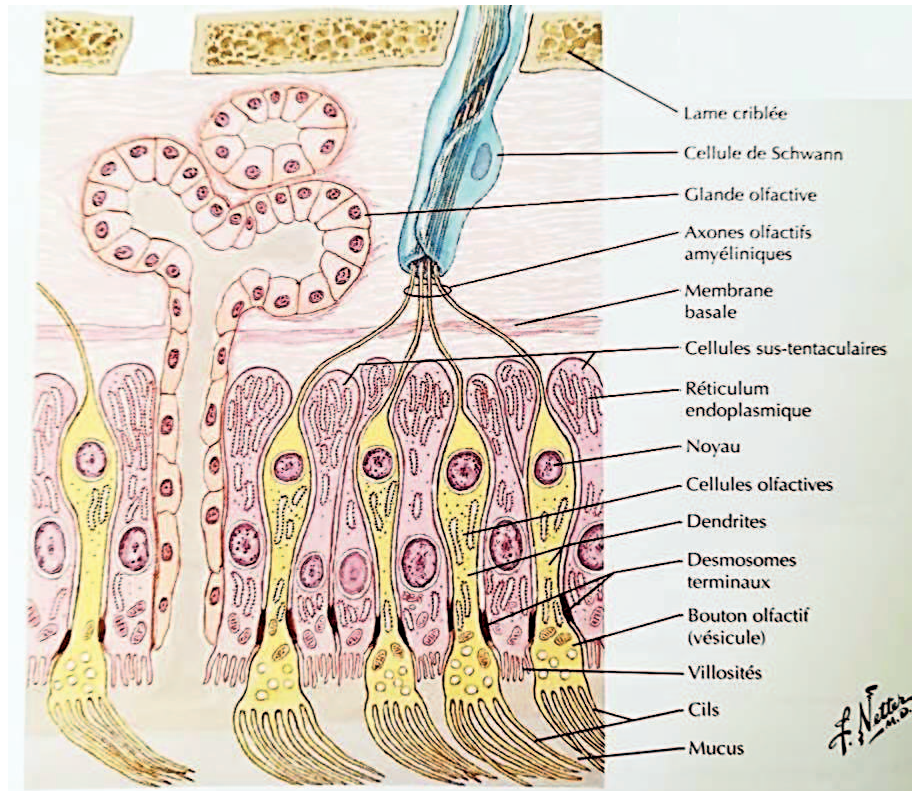


Figure 4 : Schéma histologique d'une coupe de la muqueuse olfactive.
Adapté de Felten et Shetty, 2010.

Les neurorécepteurs olfactifs

Chez l'Homme, 840 gènes sont destinés à coder les différents récepteurs olfactifs. Pourtant, seulement 398 gènes sont réellement actifs, les autres étant des pseudogènes (Niimura et al., 2018).

Les neurorécepteurs olfactifs sont des neurones bipolaires : ils possèdent une partie qui se prolonge en axone dans la partie basale de l'épithélium en direction du bulbe olfactif, et l'autre qui se prolonge en dendrites et se termine par une protubérance, ou bouton olfactif, d'où émergent des cils dans la partie apicale de l'épithélium (Figure 4). Les neurones olfactifs expriment des millions de récepteurs au sein de l'épithélium, mais chaque neurone n'exprime qu'un seul type de récepteur sur les cils de ses dendrites (Hayden & Teeling, 2014).

Les récepteurs olfactifs sont situés au niveau des cils des neurones bipolaires. La liaison d'une molécule olfactive à un récepteur induit une cascade de réactions enzymatiques conduisant à la formation d'un potentiel d'action dépolarisant lent. Celui-ci se propage ainsi le long de l'axone du neurone permettant la transduction du signal chimique en signal électrique (Cf. Transduction du signal olfactif). Les axones amyéliniques, et entourés de cellules de Schwann, des neurones bipolaires se regroupent ensuite en faisceaux dans la partie basale de l'épithélium avant de traverser la lame criblée (Figure 4). Ces faisceaux constituent alors le nerf olfactif (premier nerf crânien) qui projette au niveau du bulbe olfactif. Les neurones olfactifs sont les seules cellules du système nerveux central à être en contact direct et constant avec l'environnement extérieur.

Les cellules de soutien / cellules souches / cellules glandulaires

Les cellules de soutien ou sustentaculaires présentes dans la muqueuse olfactive contribuent à garder une structure épithéliale fixe et à réguler l'environnement des neurones olfactifs. Elles sont capables d'éliminer, à l'aide d'enzymes, des molécules toxiques pour l'organisme comme les xénobiotiques par exemple (Sammata & McClintock, 2010).

Les cellules souches ou cellules basales quant à elles, permettent après différenciation un renouvellement des neurones olfactifs grâce au processus de neurogenèse : lorsqu'un neurone olfactif meurt, une cellule souche étend son axone en direction de la lame criblée vers le bulbe olfactif et ses dendrites dans la muqueuse olfactive (Leung et al., 2007; Salazar et al., 2019).

Les cellules glandulaires, ou également nommées glandes de Bowman, sont à l'origine de la sécrétion du mucus au niveau de la face apicale de l'épithélium. Ce mucus y est conduit par l'intermédiaire de canaux de sécrétions traversant la muqueuse olfactive (Ennis et al., 2015).

Le mucus

Le mucus est composé en grande partie d'eau mais aussi de protéines, d'enzymes, d'anticorps, et de mucopolysaccharides. Sa présence au niveau des récepteurs olfactifs est essentielle pour la liaison des molécules odorantes. En effet, lors de l'arrivée des molécules olfactives, le mucus capte, concentre et élimine certaines molécules odorantes. De plus, il contient des protéines OBP (*Odorants Binding Proteins*) nécessaires à la liaison d'une molécule à son récepteur (Pevsner et al., 1986, 1988). Celles-ci se lient aux molécules en suspension dans le mucus et permettent leur acheminement jusqu'aux récepteurs olfactifs. Récemment, il a été montré que chez les Vertébrés, ces protéines pourraient jouer un rôle antimicrobien en lien avec l'immunité innée (Bianchi et al., 2019). Ceci pourrait expliquer en partie le rôle protecteur du mucus pour

l'organisme vis-à-vis de molécules ou substances dangereuses et/ou toxiques (microorganismes, polluants, allergènes, produits toxiques...).

Le microbiote olfactif

L'Homme est colonisé par des millions de microorganismes présents à la fois à la surface et à l'intérieur de son corps. Cette flore microbienne constitue ce qui est communément appelé le microbiote. Bien qu'une grande partie du microbiote humain soit principalement retrouvé au niveau de l'intestin, il est également présent dans d'autres parties de l'organisme comme les alvéoles pulmonaires ainsi qu'au contact de toutes les muqueuses. Actuellement, en comparaison à celles du microbiote intestinal, très peu d'études s'intéressent au microbiote olfactif. Ce n'est qu'à la fin des années 2010 que des travaux ont cherché à savoir si la qualité du microbiote induisait un changement significatif au sein de l'épithélium (François et al., 2016). Les résultats obtenus chez la souris montrent que l'absence de microbiote olfactif n'affecte pas la structure générale de l'épithélium, mais que le renouvellement cellulaire est ralenti et que les cils des neurones olfactifs sont plus minces. Chez l'Homme, l'existence d'une relation entre la présence de bactéries produisant de l'acide butyrique et une altération de la fonction olfactive est discutée. Autrement dit, la fonction olfactive pourrait être altérée lorsque des bactéries produisant de l'acide butyrique sont présentes dans le microbiote olfactif (Koskinen et al., 2018). Ces mêmes auteurs montrent également que les participants ayant une sensibilité olfactive amoindrie (hyposmiques) ont une diversité microbienne plus importante que les participants normosmiques (i.e., sensibilité olfactive normale). Le microbiote olfactif semble donc jouer un rôle non négligeable dans la perception olfactive et le renouvellement de l'épithélium.

C. Transduction du signal olfactif

Le mécanisme de transduction olfactive s'effectue dans la membrane cellulaire des cils des neurones olfactifs (Figure 5). Il débute par la liaison d'une molécule odorante à un récepteur olfactif dans le milieu extracellulaire (mucus épithélial) (1). Ces récepteurs sont des récepteurs à 7 domaines transmembranaires (Figure 6) couplés à une protéine G spécifique aux neurones olfactifs appelée G_{olf} en raison de la sous-unité α (du même nom) spécifique à ces récepteurs. La fixation d'une molécule odorante à son récepteur induit l'activation de la sous-unité G_{olf} (2) qui elle-même provoque l'activation d'une adénylate cyclase ce qui permet la transformation de l'ATP (Adénosine TriPhosphate) intracellulaire en AMPc (Adénosine MonoPhosphate cyclique) (3). Cette succession de réactions enzymatiques induit une augmentation progressive

de la concentration en AMPc dans le milieu intracellulaire du neurone et active un canal ionique AMPc dépendant (4) permettant l'entrée de Na^+ (ion sodium) et de Ca^{2+} (ion calcium) dans le neurone. L'entrée massive de Ca^{2+} dans le milieu intracellulaire active un second canal ionique Ca^{2+} dépendant (5) permettant le passage d'ions chlorure (Cl^-) dans la lumière épithéliale du cil. Cela conduit ainsi à la dépolarisation du neurone olfactif et à la formation d'un potentiel d'action. Cette dépolarisation est conduite passivement le long du neurone, de sa dendrite en passant par son corps cellulaire puis son axone, jusqu'à atteindre le bulbe olfactif (Menini, 1999).

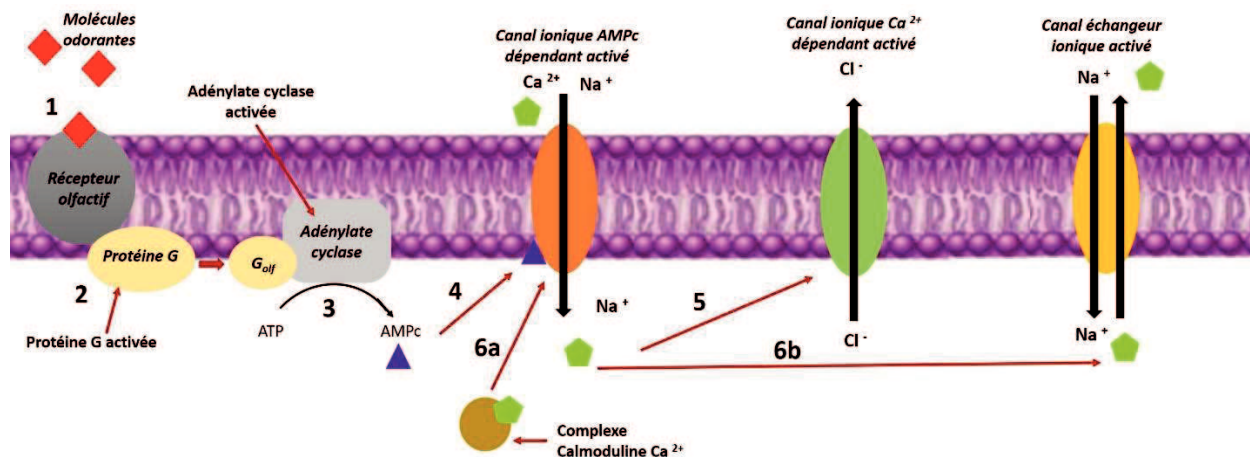


Figure 5 : Mécanisme de transduction olfactive.
Adapté de Menini, 1999.

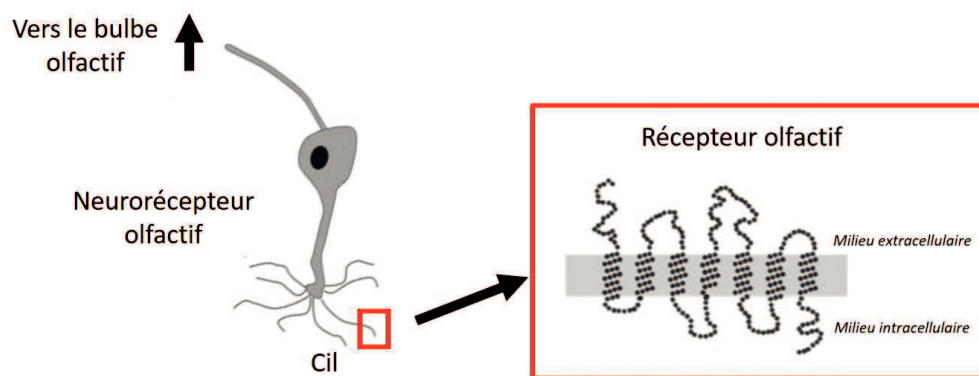


Figure 6 : Structure schématique d'un récepteur olfactif.
Adapté de Glezer & Malnic, 2019.

Comme la plupart des neurones sensoriels, les neurones olfactifs sont capables d'adaptation, caractérisée par une diminution des potentiels d'action (Figure 5). En effet, lorsque le neurone olfactif est stimulé de manière continue, le Ca^{2+} se lie à la calmoduline (protéine ubiquitaire). Ce complexe nouvellement formé se lie alors à l'adénylate cyclase, diminuant ainsi la

sensibilité de l'AMPC pour le canal ionique AMPc dépendant (6a). Dans le même temps, une partie du Ca^{2+} est expulsée de la cellule (6b) par l'activation d'un canal échangeur ionique $\text{Ca}^{2+} / \text{Na}^+$ (Menini, 1999). La dépolarisation neuronale étant plus lente, le nombre de potentiel d'action diminue et le phénomène d'adaptation apparaît.

2. Bulbe olfactif

Le bulbe olfactif (BO) est la première structure cérébrale à recevoir l'influx nerveux généré par le nerf olfactif, c'est-à-dire l'ensemble des faisceaux d'axones provenant des neurones olfactifs. C'est une structure paire, à organisation corticale (paléocortex), ce qui signifie que plusieurs couches cellulaires se superposent. La structure repose directement sur la lame criblée et est située au niveau de la face ventrale de chacun des lobes frontaux. Le bulbe olfactif fait partie des structures ancestrales, notamment du télencéphale (Figure 7). Chez l'Homme, le bulbe olfactif présente une forme ovoïde et un volume d'environ 58 mm^3 (Buschhüter et al., 2008).³

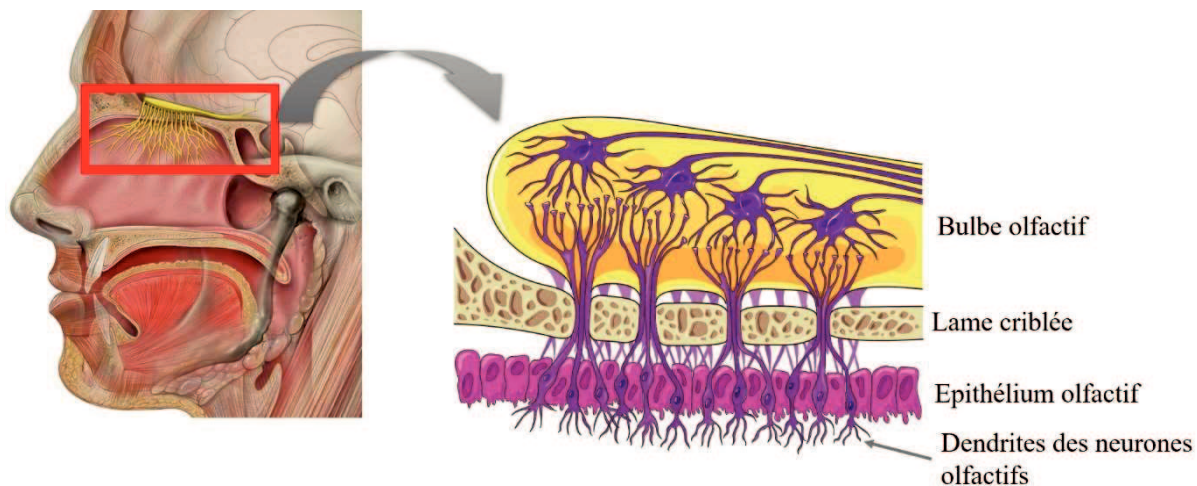


Figure 7 : Localisation et structure interne du bulbe olfactif.

© Servier Medical Arts

Le bulbe olfactif est composé de six couches cellulaires superposées (I à VI) (Shepherd, 1972). La couche I, la plus externe, est composée des axones des neurones olfactifs provenant de l'épithélium (Shepherd, 1972). La couche II est la couche de glomérules constituée de cellules péri-glomérulaires et de glomérules, sphère formée par des cellules gliales au sein de laquelle les axones des neurorécepteurs olfactifs et les dendrites des cellules mitrales et huppées font synapses. Ces glomérules sont des unités fonctionnelles qui traitent spécifiquement

³D'ailleurs, le volume du bulbe olfactif est intimement corrélé à la fonction olfactive (Buschhüter et al., 2008). Il a ainsi été mis en évidence que le volume du bulbe olfactif augmente avec le taux de récupération des capacités olfactives chez des patients anosmiques à la suite de traumatismes ou de traitements (Kim et al., 2017).

l'information olfactive. La couche III, ou couche plexiforme externe, contient les dendrites des cellules mitrales et huppées mais également les corps cellulaires des cellules huppées, tandis que la couche suivante (couche IV) contient les corps cellulaires des cellules mitrales. Les axones de ces cellules sont retrouvés dans la couche V (couche plexiforme interne). Pour simplifier la structure du bulbe olfactif, les couches III à V sont parfois regroupées ensemble. La couche VI est quant à elle composée de cellules granulaires, cellules les plus nombreuses du bulbe olfactif (Figure 8) (Smith & Bhatnagar, 2019).

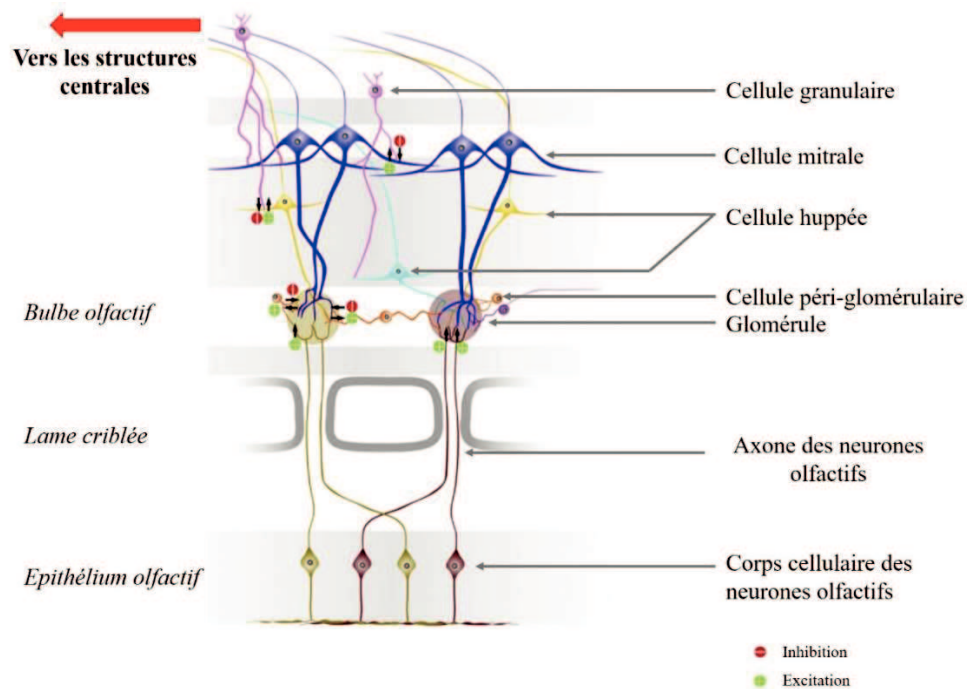


Figure 8 : Organisation cytoarchitecturale du bulbe olfactif.
Adapté de Imamura et Rodriguez-Gil, 2011.

Les cellules péri-glomérulaires et granulaires sont des interneurons qui permettent notamment de réguler l'activité des autres types cellulaires, à savoir les cellules mitrales et huppées. Les cellules péri-glomérulaires assurent la connexion des glomérules entre eux tandis que les cellules granulaires modulent l'excitabilité des cellules huppées et mitrales. Ces dernières sont à l'origine de la naissance des projections du faisceau olfactif. Les cellules mitrales et huppées constituent la population cellulaire la plus importante projetant dans les aires corticales et sous corticales (Imamura & Rodriguez-Gil, 2011; Smith & Bhatnagar, 2019; Imamura et al., 2020). Lorsque l'information nerveuse, *via* les axones des neurones olfactifs, arrive au niveau des glomérules, elle passe par une synapse excitatrice entre l'axone du neurone olfactif et les dendrites principales des cellules mitrales et huppées, provoquant l'activation du glomérule

correspondant. De même, l'information est transmise de l'axone du neurone olfactif à une dendrite de cellules péri-glomérulaires par une synapse excitatrice. L'activation de ces cellules péri-glomérulaires induit une inhibition de l'activité des glomérules voisins. L'information olfactive est alors acheminée le long des dendrites des cellules mitrales et huppées jusqu'à atteindre le corps cellulaire puis l'axone (Figure 8). Par la suite, les axones des cellules mitrales et huppées projettent dans différentes aires corticales et sous corticales, généralement appelées le cortex olfactif primaire, *via* le tractus olfactif (Imamura et Rodriguez-Gil, 2011).

3. Niveau central

Dans le bulbe olfactif, l'information est transmise à des neurones relais, *via* des glomérules bulbaires. Elle est alors véhiculée dans différentes parties du cortex cérébral par l'intermédiaire des cellules mitrales et huppées. Les premières aires corticales à recevoir l'influx nerveux en provenance du bulbe appartiennent au cortex olfactif primaire (amygdale, cortex piriforme, cortex entorhinal et tubercule olfactif). Celui-ci est interconnecté avec le cortex olfactif secondaire composé de plusieurs structures (hypothalamus, cortex orbito-frontal, hippocampe...) recevant des projections issues du cortex olfactive primaire (Figure 9).

De manière générale, les différentes aires olfactives cérébrales peuvent être divisées selon deux types (Soudry et al., 2011) :

- les structures limbiques (e.g., amygdale...), responsable de la composante affective des odeurs.
- les structures néocorticales (e.g., cortex orbito-frontal...), permettant la perception consciente de l'odeur.

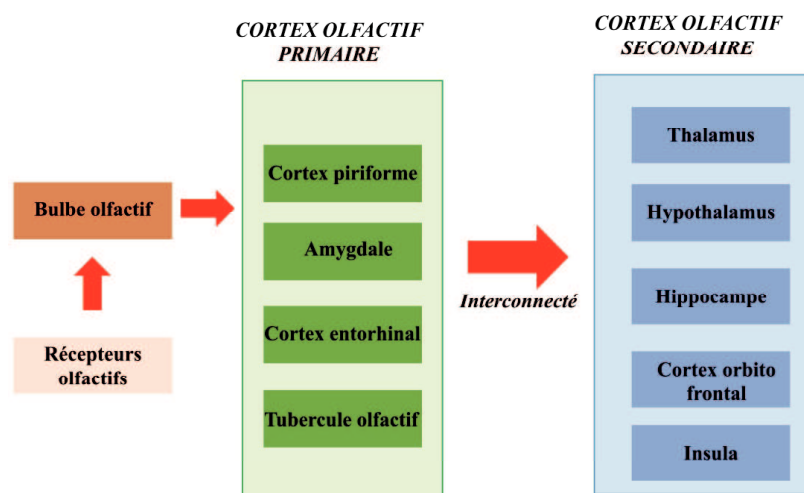


Figure 9 : Représentation schématique des principales aires cérébrales du traitement du signal olfactif.

Adapté de Brand, 1999.

A. Structure et fonction du cortex olfactif primaire

Le cortex olfactif primaire regroupe les différentes aires corticales et sous-corticales au sein desquelles projettent directement les axones des cellules mitrales et huppées en provenance du bulbe olfactif.

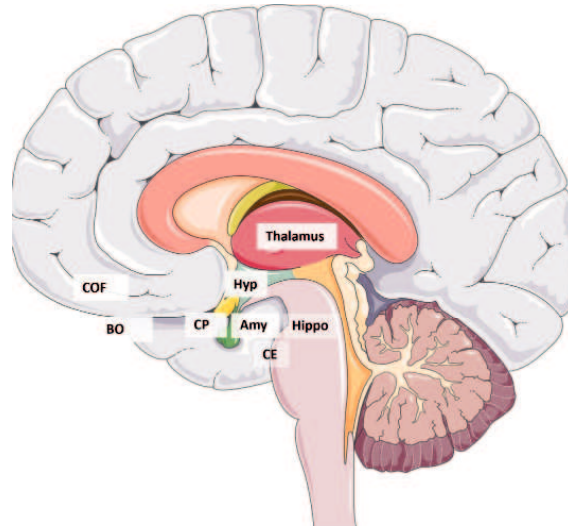


Figure 10 : Localisation des principales structures des voies olfactives centrales.

Adapté de Mantel et al., 2019.

Abréviations – COF : cortex orbito-frontal, BO : bulbe olfactif, CP : cortex piriforme, Amy : amygdale, CE : cortex entorhinal, Hippo : hippocampe, Hyp : hypothalamus

Cortex piriforme

Le cortex piriforme (Figure 10) est certainement l'aire olfactive la plus importante chez les mammifères. En forme de « poire », il reçoit directement les afférences du tractus olfactif et est situé dans le lobe temporal ventro-médian près du chiasma optique. Les axones des cellules pyramidales de ce cortex projettent ensuite dans de nombreux noyaux thalamiques et hypothalamiques, dans l'hippocampe et dans les noyaux amygdaliens (amygdale). Plusieurs neurones du cortex piriforme innervent également une partie du cortex orbito-frontal. Par ailleurs, le cortex piriforme est composé de nombreux interneurons susceptibles d'envoyer des feedbacks inhibiteurs au niveau du bulbe olfactif constituant alors un système de régulation et de modulation des informations olfactives (Milot, 2018). Le cortex piriforme participe à l'apprentissage olfactif ainsi qu'au stockage d'informations essentielles pour obtenir un « portrait-robot » des odeurs.⁴

⁴ Par exemple, les différentes molécules odorantes étant à l'origine de l'odeur de café sont regroupées sous l'étiquette sémantique « café » et non pas sous celles de « méthylpropanal », « 3-méthylbutanal » etc...(Salesse, 2015)

Cortex entorhinal

Cette structure, située dans le lobe temporal médian (Figure 10), reçoit des efférences de l'amygdale et joue un rôle prépondérant dans l'encodage du souvenir olfactif. En effet, le cortex entorhinal projette directement les informations olfactives dans l'hippocampe, siège de la mémoire, et fait partie du gyrus para hippocampique (Soudry et al., 2011). Par ailleurs, ce cortex reçoit des projections directes du bulbe olfactif puisqu'il fait partie du cortex olfactif primaire.

Tubercule olfactif

Le tubercule olfactif est très peu développé chez l'Homme et plutôt mal connu. Quelques études suggèrent une implication dans le codage de la valeur de récompense de l'odeur (Howard et al., 2016) ou encore dans l'attention olfactive (Zelano et al., 2005). D'après des études réalisées chez l'animal, il serait impliqué dans l'apprentissage des préférences olfactives, dans le processus de discrimination des odeurs et dans l'intégration multisensorielle (Wesson & Wilson, 2011).

Amygdale

Cette structure limbique en forme d'amande est constituée d'un ensemble de noyaux situés dans la partie médiale du lobe temporal antérieur (Figure 10 et Figure 11). L'amygdale est reliée directement au bulbe olfactif et reçoit donc des afférences directes de cette structure par l'intermédiaire d'une seule synapse ce qui explique la saillance émotionnelle propre aux odeurs. L'amygdale est impliquée dans les interprétations des informations émotionnelles sensorielles externes et internes, et est responsable des comportements et des réponses émotionnelles qui en découlent. Elle joue donc un rôle important dans le système olfactif en encodant les caractéristiques perceptives émotionnelles des odeurs (Soudry et al., 2011).

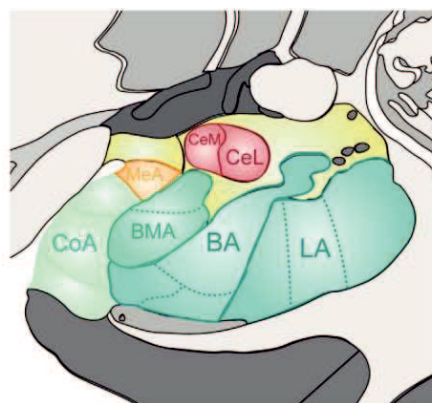


Figure 11 : Structure des noyaux amygdaliens.

Issue de Beyeler & Dabrowska, 2020.

Légende : CoA : noyau cortical, BMA : noyau baso-médian, BA : noyau basal, LA : noyau latéral, MeA : amygdale médiane, CeM : noyau centro-médian, CeL : noyau centro-latéral.

B. Structure et fonction du cortex olfactif secondaire

Thalamus

Situé dans le diencephale, le thalamus (Figure 10) est un relais majeur des informations sensorielles, motrices et végétatives. Le thalamus est composé de plusieurs noyaux thalamiques qu'il est possible de différencier dans deux catégories. La première catégorie correspond aux noyaux thalamiques sensoriels qui traitent les informations en provenance de la périphérie, tandis que la seconde catégorie, les relais thalamiques d'ordre supérieur, comme le noyau dorsomédian (NDM), traitent les informations reçues d'autres aires corticales (Courtiol et al., 2015). Tous les sens disposent d'un relais thalamique pour le traitement des informations sensorielles avant de rejoindre le cortex cérébral (Felten & Shetty, 2011) sauf l'olfaction (Lane et al., 2020), qui en réalité n'en dispose qu'une fois l'information sensorielle traitée par le cortex olfactif primaire. Comme expliqué précédemment (Cf. Bulbe olfactif) les neurones olfactifs projettent directement au niveau du bulbe olfactif qui à son tour projette vers le cortex olfactif primaire comprenant le cortex piriforme, le tubercule olfactif, l'amygdale et le cortex entorhinal. De ce fait dans l'olfaction, le thalamus et en particulier le noyau dorso-médian, reçoit des afférences du cortex olfactif primaire qu'il transmet par la suite au cortex olfactif secondaire notamment vers le cortex orbito-frontal. Le thalamus serait activé lorsque le sujet est attentif aux odeurs (Plailly et al., 2008; Sorokowska et al., 2016).

Hypothalamus

L'hypothalamus fait partie du système limbique et est situé dans le diencephale ventral (Figure 10). Il est constitué de nombreux noyaux et de faisceaux. De manière générale, l'hypothalamus est impliqué dans la régulation des fonctions viscérales, autonomes et neuroendocriniennes. Au niveau olfactif, l'hypothalamus reçoit des projections du cortex olfactif primaire en provenance de l'amygdale et du cortex piriforme. C'est à partir de l'hypothalamus que le signal olfactif est ensuite transmis à l'aire tegmentale ventrale impliquée dans le système de récompense.

Insula

L'insula, ou cortex insulaire, est une structure située au sein du système limbique. Elle est composée de deux parties : une antérieure et une postérieure séparée par le sillon insulaire central. L'insula devient visible lorsque les lobes temporal et pariétal sont écartés (Figure 12). Du fait de sa localisation, le rôle de l'insula dans l'olfaction est resté très longtemps sans réponse. Aujourd'hui, son implication dans l'identification des odeurs (Qureshy et al., 2000),

le codage de la qualité olfactive en particulier pour les odeurs alimentaires (Veldhuizen et al., 2010) et la valence hédonique semblent acquises (Royet et al., 2003; Sorokowska et al., 2016).

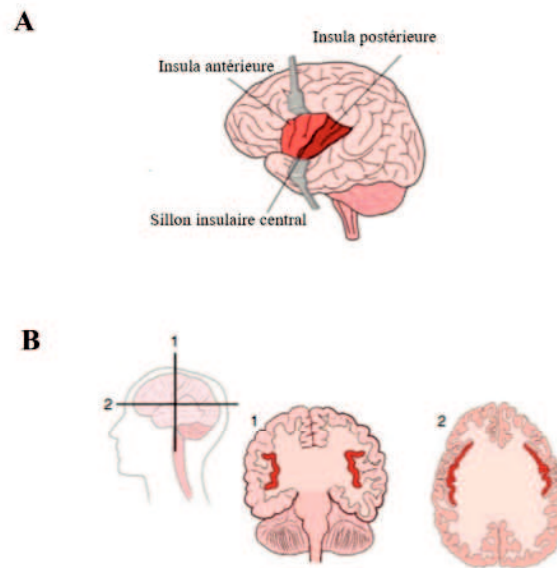


Figure 12 : Localisation cérébrale du cortex insulaire.
Adapté de Gogolla, 2017.

Légende : A : Composition et localisation du cortex insulaire ; B : coupes coronale (1) et horizontale (2) du cerveau humain révélant la position du cortex insulaire (en rouge).

Hippocampe

Cette structure corticale paire, autrement nommée formation hippocampique, est localisée dans la partie médiale du lobe temporal antérieur (Figure 10). Elle joue un rôle capital dans les systèmes de mémoire à court et long terme, et donc dans la mémorisation et le rappel de souvenirs, grâce à la création de connexions neuronales entre les différents réseaux de neurones activés à la suite de différentes stimulations. L'hippocampe est une structure cérébrale fortement interconnectée avec le cortex olfactif primaire. En effet, celui-ci possède une connectivité fonctionnelle beaucoup plus importante avec l'hippocampe que les autres modalités sensorielles (Zhou et al., 2021). C'est par l'intermédiaire de cette structure qu'une odeur pourra être reconnue par la suite.

Cortex orbito-frontal (COF)

Ce cortex se situe dans l'aire ventrale du lobe frontal au-dessus des cavités orbitaires (Figure 10). Dans l'olfaction, le COF joue un rôle important dans la discrimination sensorielle, l'identification et la mémoire olfactive (Soudry et al., 2011; Patin & Pause, 2015). Le cortex orbito-frontal reçoit directement la majorité des projections du cortex piriforme mais également indirectement *via* le noyau médiodorsal du thalamus, ce qui en fait le principal centre de

traitement olfactif. Ainsi, c'est au niveau de ce cortex que sont codées les principales caractéristiques conscientes du percept olfactif (Li et al., 2010).

D'autres structures cérébrales non citées dans cette partie, comme le cortex cingulaire par exemple, et certains systèmes comme le système trigéminal ou voméronasal, jouent également un rôle dans la perception olfactive. C'est grâce à l'interaction de l'ensemble des structures cérébrales centrales et périphériques que l'odeur possède les caractéristiques qui lui sont conférées c'est-à-dire sensorielles, émotionnelles, mnésiques...

III. Système trigéminal : structure et fonctionnement

Comme le système olfactif, le système trigéminal est un sens chimique. C'est un système complémentaire au système olfactif dans la mesure où il joue un rôle essentiel dans les sensations olfactives. En effet, c'est par l'intermédiaire du système trigéminal innervé par le nerf trijumeau (cinquième paire de nerfs crâniens) que certaines molécules comme les molécules irritantes, mentholées ou encore épicées peuvent être détectées. Les sensations provoquées par le système trigéminal sont variées et regroupent des sensations aussi bien thermiques (chaud, froid, brûlant...) que tactiles (picotement, pression ...). L'activation du système trigéminal induit des réactions physiologiques protectrices vis-à-vis de l'organisme telles que des larmoiements, des éternuements, des sensations de brûlure et/ou picotements, des vomissements, une augmentation ou diminution du rythme cardiaque. C'est par l'intermédiaire de ce système qu'un oignon fait pleurer ou que le piment brûle la langue : les molécules volatiles présentes dans l'oignon et le piment atteignent respectivement soit la cornée soit la muqueuse buccale et activent le système trigéminal.

La structure du système trigéminal est plutôt élémentaire puisqu'il est composé principalement de fibres nerveuses libres au niveau de la peau et des muqueuses du visage qui captent directement, par l'intermédiaire de nocicepteurs polymodaux, les molécules volatiles ce qui déclenche l'activation du système, l'intégration des messages nerveux puis des réactions physiologiques correspondantes.

1. Anatomie du système trigéminal

A. Innervation périphérique

Chez l'Homme, le nerf trijumeau est la paire de nerfs crâniens la plus grande. Il innerve toute la face et se décompose de chaque côté du visage en trois branches : la branche maxillaire, la branche mandibulaire et la branche ophtalmique (Figure 13).

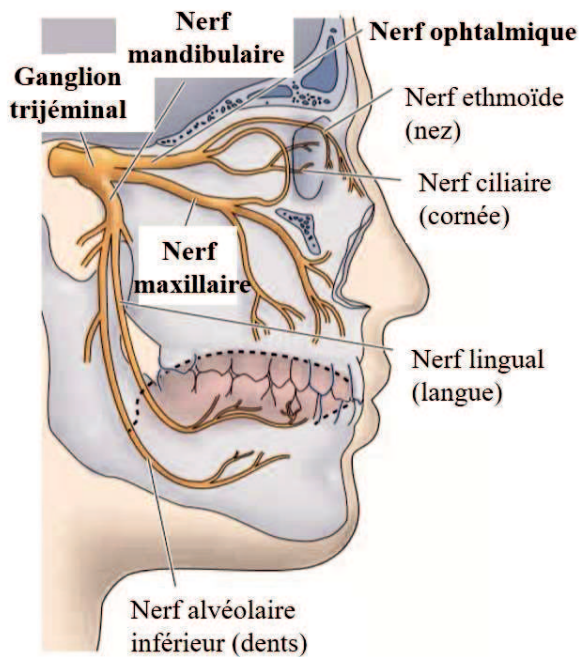


Figure 13 : Principales branches et collatérales du nerf trijumeau. Adapté de Purves et al., 2004.

La branche ophtalmique innerve principalement la cavité nasale et les sinus frontaux grâce au nerf ethmoïde, mais également la cornée *via* le nerf ciliaire (Lang, 1989).

Les branches maxillaire et mandibulaire quant à elles, innervent plutôt la cavité buccale. Le nerf maxillaire intéresse les joues, la lèvre supérieure, le palais, les sinus ethmoïdes et sphénoïdes, les dents et gencives du haut ainsi que les narines et la muqueuse nasale. La branche mandibulaire, le nerf lingual, assure la sensibilité de la langue, des dents et gencives du bas, de l'oreille et son conduit auditif, le menton, la lèvre inférieure et une partie de la langue (Hummel & Frasnelli, 2019).

B. Projections centrales

Le nerf trijumeau est un nerf à la fois moteur et sensitif. Ces fonctions sont assurées grâce à la branche mandibulaire qui est motrice et sensitive, la branche ophtalmique et la branche maxillaire qui sont toutes deux sensibles (Zheng et al., 2014). Les trois branches principales se rejoignent au niveau du ganglion trigéminal, autrement appelé le ganglion de Gasser, pour former une branche unique qui se sépare en deux faisceaux : un gros faisceau sensitif et un plus petit qui est moteur. Le ganglion trigéminal est enclavé dans le cavum de Meckel, ou cavum trigéminal, et se situe à la base du crâne. Les faisceaux projettent alors dans la partie latérale du pont de Varole dans le tronc cérébral. C'est à ce niveau que se trouvent les noyaux trijumeaux, au sein desquels les axones des neurones du nerf trijumeau font synapses. Les informations sont ensuite relayées au noyau ventro-postérieur médian du thalamus et de là, au cortex sensoriel somatique ainsi qu'à d'autres zones corticales qui traitent l'irritation et la douleur faciale (Brand,

2006). Ainsi, le système trigéminal transmet les informations sensorielles en activant des zones corticales très différentes d'un point de vue anatomique, par rapport à celles activées par le système olfactif.

2. Mécanismes de détection des sensations trigéminales

A. Transduction

Chez l'Homme les terminaisons nerveuses sensibles du système trigéminal sont présentes dans l'épithélium olfactif, les sinus, la cornée, la muqueuse buccale et les paupières. Les fibres nerveuses trigéminales appartiennent à deux types de fibres : les fibres amyéliniques (fibres C) et les fibres myélinisées (fibres A δ). Les fibres C interviennent majoritairement dans les sensations de brûlure tandis que les fibres A δ interviennent plutôt dans les sensations piquantes (Brand, 2006). Les terminaisons nerveuses périphériques du nerf trijumeau sont sensibles à de nombreux types de molécules différentes comme les cétones, les esters ou même les alcools. Néanmoins, des récepteurs spécifiques sont présents sur ces extrémités et ne réagissent qu'en présence de stimuli mécaniques, thermiques ou à certaines molécules. Ces récepteurs appartiennent à la famille des récepteurs à potentiel transitoire (TRP ou Transient Receptor Potential) qui sont des récepteurs ionotropiques. Autrement dit, ces récepteurs sont des canaux ioniques perméables présents au niveau de la membrane cellulaire, permettant l'entrée d'ions du milieu extracellulaire vers le milieu intracellulaire lors de leur activation (Figure 14).

La capsaïcine par exemple, composé actif du piment, active un type de récepteur particulier : les récepteurs à potentiel transitoire vanilloïde 1, ou TRPV1, dans un sous-ensemble de fibres C (Caterina et al., 1997; Caterina & Julius, 2001). Cette activation permet l'ouverture des canaux ioniques sélectifs et laisse alors entrer des ions Na⁺ et Ca²⁺ dans la cellule nerveuse. Ce phénomène induit un processus de dépolarisation de l'extrémité du neurone conduisant ainsi à l'apparition d'un potentiel d'action qui se propage le long du neurone et les sensations de brûlure apparaissent. Cette réaction est dite transduction ionotrope, en opposition à la transduction métabotrope du signal olfactif au niveau de l'épithélium (Cf. Transduction du signal olfactif). Naturellement, il existe d'autres récepteurs impliquées dans les sensations trigéminales (Hummel & Frasnelli, 2019). C'est le cas des TRPM8 (M8 pour mélastatine 8) réagissant en présence de camphre, de menthol ou d'eucalyptol, ou encore les TRPA1 (A1 pour ankyrine 1) qui réagissent en présence d'huile de moutarde par exemple (Figure 14). Il a été mis en avant que d'autres récepteurs comme les TRPV3 sont présents sur des cellules non nerveuses et adjacentes aux terminaisons trigéminales, et peuvent intervenir dans le processus

de dépolarisation neuronal grâce à la libération de molécules activant les récepteurs présents sur les terminaisons nerveuses du nerf trijumeau (Viana, 2011).

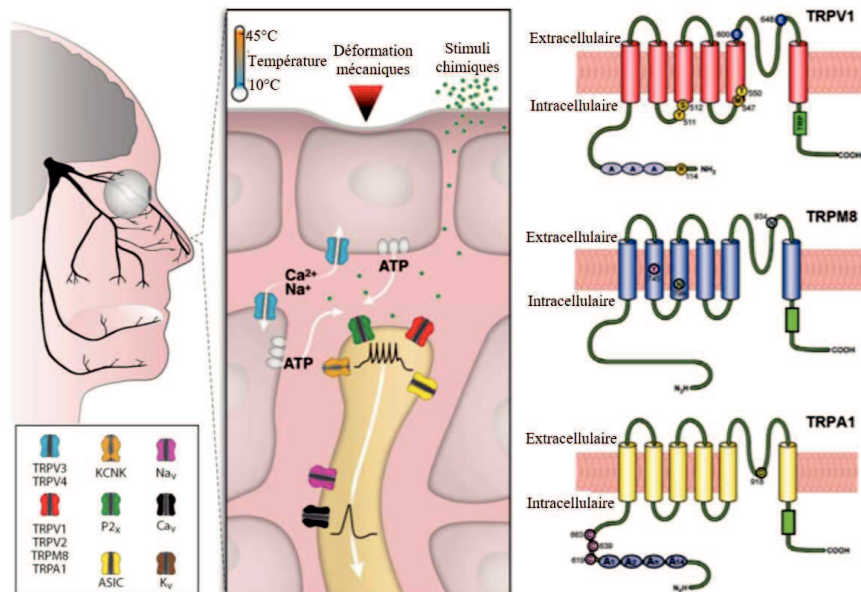


Figure 14 : Les différents types de récepteurs dans la chimio-sensibilité trigéminal.

Adapté de Viana, 2011.

B. Odorants et système trigéminal

Les sensations trigéminales perçues lors de stimulations olfactives (brûlure, irritation, larmoiement, picotement...) sont dues aux molécules volatiles. Il existe trois types de molécules différentes : les molécules trigéminales « pures » ne stimulant que le système trigéminal (CO_2), les molécules olfactives « pures », à savoir celles qui stimulent uniquement le système olfactif (alcool phényl éthylique, vanilline, H_2S) et les molécules qui sont à la fois trigéminales et olfactives c'est-à-dire les odorants qui stimulent à la fois le système olfactif et trigéminal, également appelés odorants bimodaux.

En réalité, il existe un nombre restreint d'odorants « purs » qui soient uniquement « olfactif » ou « trigéminal » (Doty et al., 1978b). Par exemple le PEA (alcool phényl éthylique ; odeur de rose), la vanilline (odeur de vanille) ou encore l' H_2S (sulfure de dihydrogène ; odeur d'œuf pourri) sont des odorants considérés comme ne stimulant *a priori* que le système olfactif. Toutefois, il a été montré que le PEA, à forte concentration peut activer conjointement le système trigéminal et olfactif. Ainsi, il n'est pas exclu, qu'à forte concentration, l' H_2S et la vanilline ne puissent pas activer les deux systèmes également (Al Aïn & Frasnelli, 2017). À l'inverse, la molécule de CO_2 (dioxyde de carbone) active exclusivement le système trigéminal et provoque des sensations de picotements sans aucun percept olfactif. Cette molécule est

largement utilisée dans les études traitant du système trigéminal et ce, depuis de nombreuses années (Handwerker & Kobal, 1993; Iannilli et al., 2007; Masala et al., 2019). Ainsi, la grande majorité des odorants sont bimodaux et activent donc à la fois le système trigéminal et olfactif. Cette notion de bimodalité explique le fait que les personnes atteintes d'anosmie (perte de l'odorat) totale et/ou partielle peuvent, dans certains cas, percevoir des sensations lors d'une stimulation olfactive (Doty et al., 1978b p.197; Laska et al., 1997; Frasnelli & Hummel, 2007).

IV. Système voméronasal : structure et fonctionnement

L'organe voméronasal (OVN) également appelé organe de Jacobson ou encore « nez sexuel », a été découvert chez l'Homme en 1703 par l'anatomiste Frederik Ruysch (Ruysch, 1703). Ce n'est qu'en 1813 que Ludwig Jacobson a découvert la présence de l'organe voméronasal chez les mammifères. Aujourd'hui, cet organe est associé au système olfactif accessoire. L'organe voméronasal a par la suite été étudié chez plusieurs espèces animales comme les poissons, les oiseaux et les reptiles (Planel, 1953; Halpern & Frumin, 1979; Døving & Trotier, 1998; Jacobson et al., 1998). Chez l'Homme, sa présence et son rôle sont sujets à de nombreuses controverses.

1. Anatomie

L'organe voméronasal est situé au contact du vomer, un os plat situé dans la partie postérieure et inférieure de la cloison des cavités nasales. Selon les espèces, l'OVN s'ouvre soit sur la cavité nasale soit sur la cavité buccale soit sur le canal nasopalatin reliant les deux cavités précédentes entre elles (Millot, 2018). Chez l'Homme, cet organe ne dépasse pas la taille d'1 cm de long pour 1 mm de diamètre et est situé en avant de la muqueuse olfactive, c'est-à-dire que l'organe est physiquement distinct de l'épithélium olfactif (Brand, 2001). Sur le plan anatomique, l'OVN serait présent chez l'Homme, au moins pendant la vie intra-utérine, mais semble régresser et devenir rudimentaire au cours du développement post-natal (Millot, 2018; Smith & Bhatnagar, 2000). En effet, les cavités voméronasales apparaissent très tôt dans le développement du fœtus. Entre 12 et 23 semaines, la cavité voméronasale est tapissée d'un épithélium lisse et pseudostratifié composé de cellules spécifiques, des neurones qui ressemblent aux récepteurs olfactifs. À 36 semaines, la cavité du fœtus se tapisse d'un épithélium respiratoire et plus aucune trace de cellules réceptrices n'y est retrouvée (Boehm & Gasser, 1993). À l'âge adulte, 70% des humains présentent une cavité voméronasale, après examen histologique du septum nasal (Johnson et al., 1985).

2. Récepteurs voméronasaux

L'OVN comporte une population de récepteurs spécifiques sur les neurones voméronasaux au niveau de l'épithélium voméronasal (Bargmann, 1997). Ce n'est qu'à partir de la fin du 20^{ème} siècle que l'existence de plusieurs types de récepteurs exprimés par ces neurones est rapportée. Le premier récepteur, appelé Vr1, est caractérisé par un segment N-terminal court et est retrouvé uniquement dans la partie apicale de l'épithélium voméronasal (Dulac & Axel, 1995). Un deuxième type de récepteur est appelé Vr2 et possède un long segment N-terminal lui valant le nom de Serpentine (ou RCPG) (Herrada & Dulac, 1997; Matsunami & Buck, 1997). Ce type de récepteur est retrouvé au niveau des neurones de la partie basale de l'épithélium. Ces récepteurs sont couplés à des protéines G et utilisent chacun une cascade de réaction enzymatique différente pour transmettre l'information. Un troisième type de récepteur correspond aux récepteurs à peptide formylé (ou FRP) présents sur les dendrites des neurones voméronasaux (Rivière et al., 2009).

C'est par l'intermédiaire de ces récepteurs que certaines molécules, en particulier les phéromones, transitent vers le système nerveux central et que découlent les comportements associés (reproduction, chasse ...).

3. Transduction du signal

Situés au niveau de l'épithélium voméronasal, les neurones de l'OVN se regroupent en faisceau, longent la cloison nasale avant de traverser la lame criblée et de faire synapse avec les neurones du bulbe olfactif accessoire au niveau de glomérule. Par la suite, le bulbe olfactif accessoire projette principalement les axones des neurones au niveau des noyaux amygdaliens et hypothalamiques en particulier de l'hypothalamus antérieur (Keverne, 1999) (Figure 15).

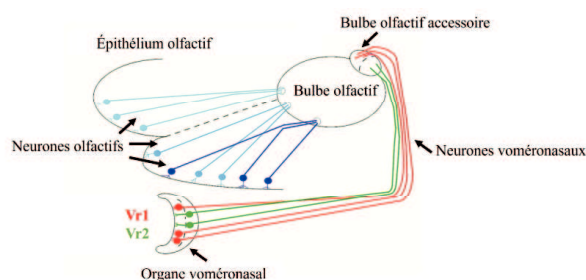


Figure 15 : Structure schématique du système voméronasal.
Adapté de Bargmann, 1997.

4. Rôle chez l'Homme

Chez les mammifères, l'OVN joue un rôle primordial dans les comportements sexuels de reproduction (Planel, 1953). Chez l'Homme, son rôle est sujet à controverse (Stoyanov et al., 2018). Effectivement, les gènes codant les récepteurs voméronasaux et les canaux ioniques spécifiques impliqués dans le processus de transduction identifiés chez les espèces possédant un OVN fonctionnel ont subi des mutations et sont par conséquent non fonctionnels. Par ailleurs, l'Homme est dépourvu de bulbes olfactifs accessoires, structure recevant les informations des récepteurs voméronasaux. Ainsi, la fonction sensorielle de l'OVN est considérée comme étant non opérationnelle (Dulac & Torello, 2003). Des travaux de 2014 (Wessels et al., 2014) confirment la présence bilatérale de l'OVN chez des cadavres adultes et démontrent également la présence de connexions morphologiques des récepteurs de l'OVN avec les capillaires sous-jacents. De plus, les auteurs ont montré la présence d'une activité endocrine de l'épithélium voméronasal par l'expression d'une protéine liant le calcium dans une partie des récepteurs (Wessels et al., 2014). Ces données suggèrent alors qu'une fonction endocrine de l'OVN chez l'Homme n'est pas à exclure. Ceci pourrait notamment expliquer les effets des phéromones sur le comportement humain malgré l'absence de neurones / récepteurs voméronasaux (D'Aniello et al., 2017). Cette hypothèse semble être confortée par des travaux antérieurs menés en imagerie cérébrale (IRMf). Les auteurs ont mis en évidence des activations au niveau de l'hypothalamus antérieur, structure principalement activée en réponse à l'activation du système voméronasal, suite à la présentation de la molécule d'androsténone (Savic et al., 2001).

Chapitre 2: La perception olfactive humaine

« Le nez d'un parfumeur n'est pas plus long qu'un autre ;
il est seulement mieux éduqué ! »
Edmond Roudnitska, 1905-1996.

I. Introduction

La perception olfactive est essentielle dans le règne animal car elle intervient dans de nombreux comportements fondamentaux tels que la localisation et le choix des sources de nourriture, l'identification des congénères et le repérage des prédateurs, la communication intraspécifique, la recherche de partenaires pour la reproduction, l'occupation de l'espace... En cas de dysfonctionnement de cette modalité sensorielle, la survie de l'animal ainsi que son adaptation à l'environnement peuvent être grandement impactées (Wackermannová et al., 2016).

L'olfaction est apparue très tôt au cours de l'évolution, ce qui en fait un sens primitif. Chez les primates, comme chez la plupart des espèces animales, la modalité olfactive a évolué au cours du temps pour de multiples raisons, en particulier du fait de l'adaptation aux modifications de l'environnement. D'un point de vue génétique chez les primates, le nombre de gènes codant les récepteurs olfactifs est inférieur à celui des autres mammifères (Niimura et al., 2018). Dans l'espèce humaine, 821 gènes ont été inventoriés et la présence de nombreux pseudogènes (425) est considérée comme le reflet d'un déclin phylogénétique de la modalité olfactive. Toutefois, bien que les aspects fonctionnels liés à la perception olfactive humaine n'apparaissent pas toujours de façon évidente, les capacités perceptives restent performantes et l'hypothèse d'un déclin est toujours discutée (McGann, 2017). Il convient alors de déterminer dans quelle mesure l'espèce humaine est capable de détecter (i.e., sensibilité) et de discriminer des odeurs (i.e., discrimination), de déterminer le lieu de la stimulation (e.g., narine gauche ou droite), ou encore de donner un nom à l'odeur perçue (i.e., identification). Ces mécanismes de perception sont classiques mais hautement plastiques. En effet, pour un même stimulus odorant, la perception peut être différente du fait d'innombrables facteurs intervenant dans le traitement de l'information du niveau périphérique jusqu'au niveau cortical : cela implique aussi bien des facteurs génétiques (anosmie spécifique ou sensibilité accrue pour un odorant provoquée par la mutation d'un gène, pseudogènes...) que des facteurs physiologiques (âge, sexe, pathologies...), culturels, développementaux, sémantiques, contextuels ou environnementaux. Outre sa complexité, l'une des particularités de la perception olfactive est donc sa très grande variabilité.

Au sein des organismes, l'olfaction n'est naturellement pas la seule modalité sensorielle à posséder une telle particularité. La somesthésie, par exemple, est un système sensoriel connu pour la variabilité des perceptions qui en résultent. Les sensations perçues (e.g., thermiques, tactiles, de douleurs, de pression, de proprioception, de kinesthésie (Herr et al., 2018)) proviennent de stimulations produites au niveau des récepteurs situés dans divers tissus de l'organisme (peau, viscères, muscles, poils...) et varient selon différents facteurs (localisation de la stimulation...). De la même façon, les systèmes auditif et visuel présentent aussi une grande variabilité de perception. Pour l'audition, par exemple lorsque l'âge augmente, les sons de hautes fréquences sont moins bien perçus (Campos et al., 2018). Dans le cas de la vision et à titre d'exemple, l'avancée en âge entraîne une réduction du champ visuel périphérique ainsi qu'une mauvaise discrimination des couleurs et/ou une diminution de la stéréopsie (i.e., perception de la profondeur) (Pinckers, 1980; Haegerstrom-Portnoy, 1999).

Contrairement à la vision et l'audition, la perception olfactive est plus difficile à appréhender. En effet pour ces modalités sensorielles, et contrairement à l'olfaction, il existe un paramètre, comme la longueur d'onde ou la fréquence, qui permet d'établir une correspondance avec une couleur ou un son précis. En olfaction, la variabilité concerne aussi bien la sensibilité, que la discrimination, l'identification ou l'hédonicité.

Ce chapitre aborde dans un premier temps les aspects génétiques liés à la perception olfactive. Par la suite, les méthodes d'évaluations et les différences inter et intra-individuelles de la perception olfactive seront explicitées. Enfin, une dernière partie sera consacrée aux différents types de dysfonctionnement olfactifs.

II. Perception olfactive

1. Aspects génétiques

C'est en 1991 que Buck et Axel (Buck & Axel, 1991) ont identifié une nouvelle famille de gènes codant les récepteurs olfactifs (ROs) : les récepteurs couplés aux protéines G. Ces gènes sont portés par tous les chromosomes, sauf le chromosome 20 et Y qui en sont dépourvus. Leurs similarités de séquences génétiques indiquent la présence de recombinaisons inter et intrachromosomiques lors de la méiose favorisant alors le brassage génétique (Rouquier et al., 1998). Ainsi, il existe de nombreux allèles différents pour chacun des gènes codant les ROs et par conséquent, des ROs différents d'une personne à l'autre (Pernollet et al., 2006). Cela aboutit à une variété de récepteurs olfactifs assez conséquente induisant une grande variabilité dans la perception olfactive. Ainsi, une variation génétique au niveau d'un seul récepteur olfactif est

fréquemment associée à une modification de la perception olfactive (Trimmer et al., 2019). Parmi dix personnes présentant ce type de variation génétique (i.e., variation génétique sur un seul récepteur), huit montrent une diminution de l'intensité olfactive perçue lorsqu'une diminution de la fonctionnalité du récepteur est observée (Trimmer et al., 2019). De même, dans le cas du polymorphisme nucléotidique (i.e., variation d'une paire de base du génome) au sein du gène codant le canal potassique voltage-dépendant *KCNA3*, exprimé dans le bulbe olfactif (Guthoff et al., 2009), la présence de ce polymorphisme est associée à une altération générale des performances olfactives chez les hommes homozygotes récessifs (nécessité de porter deux allèles identiques du gène pour que celui soit exprimé) pour l'allèle *rs2821557* (Guthoff et al., 2009). Il est aussi montré qu'une variation au niveau du gène codant le récepteur 1 à l'adiponectine (*AdipoR1*), exprimé dans la muqueuse olfactive et le système nerveux central, engendre une diminution générale de la fonction olfactive chez les participants porteurs du polymorphisme *rs6666089* du gène *AdipoR1* (Guthoff et al., 2011). Chez certaines personnes, la variabilité génétique des ROs n'induit pas obligatoirement une diminution des capacités olfactives pour l'ensemble des odeurs mais pour des molécules spécifiques. C'est le cas par exemple de l'odorant *cis*-3-hexen-1-ol (odeur d'herbe coupée) dont la perception est altérée uniquement chez les personnes porteuses de l'allèle *OR2J3* (codant un récepteur olfactif non fonctionnel) (McRae et al., 2012), de l'acide isovalérique (odeur de sueur) pour lequel les individus hétérozygotes ou homozygotes sans pseudogènes pour le gène *OR11H7P* sont hyperosmiques (Menashe et al., 2007), ou encore de la molécule d'androsténone (Zhang & Firestein, 2007). D'ailleurs, dans les différentes populations caucasiennes, certains polymorphismes du gène *OR7D4* (e.g., R88W, T133M) entraînent une anosmie spécifique pour l'androsténone (Keller et al., 2007; Knaapila et al., 2012b; Lunde et al., 2012). Paradoxalement, ces mêmes polymorphismes n'entraînent aucune anosmie au sein d'une population malgache (Razafindrazaka et al., 2015). C'est un autre polymorphisme du gène *OR7D4*, le *rs61732668* fréquemment rencontré dans la population malgache et absent des populations européennes et asiatiques, qui affecte la perception olfactive de l'androsténone, et en particulier sa sensibilité. Ainsi, les individus malgaches porteurs de cet allèle spécifique (i.e., *rs61732668*) présentent une anosmie pour l'androsténone (Razafindrazaka et al., 2015). Ces études suggèrent alors que la variation génétique est telle que, au sein de deux populations différentes, des polymorphismes très différents provoquent une anosmie spécifique pour une même molécule odorante. En dehors de l'anosmie et de la modification de la sensibilité olfactive, le polymorphisme génétique affecte d'autres caractéristiques olfactives comme la qualité olfactive ou encore

l'hédonicité olfactive (Hasin-Brumshtein et al., 2009). La molécule d'androsténone peut être ainsi perçue comme extrêmement déplaisante (l'odeur perçue est alors associée à une odeur d'urine) ou à contrario, comme une odeur plaisante évoquant des notes florales (Keller et al., 2007). En parallèle, des auteurs ont réalisé une analyse complète du génome pour tenter de déterminer les loci des chromosomes impliqués dans l'identification, l'intensité perçue et la valence hédonique des odeurs (Knaapila et al., 2007). Ils montrent que l'intensité perçue de l'odeur « diluant de peinture » est liée au chromosome 2p14 et que, la valence hédonique de l'odeur de cannelle est associée chromosome 4p32.3. Pourtant, ces loci précédemment cités ne sont pas actuellement connus pour contenir des gènes codant les ROs. Au vu de leurs résultats, les auteurs suggèrent que ces loci pourraient abriter des gènes affectant le traitement central, plutôt que la détection périphérique, du signal olfactif (Knaapila et al., 2007). Cela sous-entend que la perception olfactive pourrait être modifiée par l'intermédiaire d'autres gènes que ceux codant les ROs. C'est ce que semble montrer une équipe israélienne (Secundo et al., 2015) qui postule que chaque personne posséderait une « empreinte olfactive » unique et que le type de système HLA (human leucocyte antigen) ou CMH (Complexe majeur d'histocompatibilité) pourrait être associé à cette « empreinte » unique.

2. Sensibilité

Par définition, le seuil de détection olfactif, également appelée sensibilité olfactive, correspond à la concentration minimale d'un odorant à partir de laquelle une odeur est perçue par un sujet sans qu'elle soit forcément reconnue ou identifiée. Ce paramètre est couramment évalué en milieu médical afin de diagnostiquer ou prévenir certaines pathologies ou troubles olfactifs. La sensibilité olfactive peut être mesurée à l'aide de différentes méthodes et tests psychophysiques standardisés tels que le Sniffin' Sticks Threshold Test (Hummel et al., 1997) ou le Connecticut Chemosensory Clinical Research Center test (Heywood & Costanzo, 1986) par exemple. La sensibilité olfactive dépend d'un grand nombre de facteurs tant physiologiques (e.g., âge, sexe), que physico-chimiques (e.g., concentration), environnementaux (e.g., exposition à des molécules irritantes) ou méthodologiques (e.g., contexte) (Keller et al., 2012). Ainsi, cette section traite successivement la question de l'évaluation de la sensibilité, et les divers facteurs de variabilité.

A. Évaluation

Il existe deux méthodes principales pour évaluer la sensibilité olfactive : la méthode constante et la méthode des limites. Dans le premier cas, plusieurs concentrations d'un même odorant

sont présentées au sujet dans un ordre aléatoire. Pour chaque stimulation olfactive, le sujet indique s'il perçoit ou non l'odeur bien que, dans la majorité des cas, le sujet effectue un test de choix forcé entre un stimulus blanc (inodore) et le stimulus olfactif. Le test est répété un grand nombre de fois afin d'obtenir au moins 75% de bonnes réponses. Au-delà de ce pourcentage (75%), le stimulus olfactif est considéré comme perçu. Par la suite, ce pourcentage permet de calculer le seuil de détection du sujet pour l'odorant. Dans le second cas, les différentes concentrations du stimulus olfactif sont présentées de manière successive, autrement dit soit par ordre croissant, soit par ordre décroissant. Pour éviter un quelconque phénomène d'habituation et de saturation des récepteurs olfactifs, les concentrations sont généralement présentées par ordre croissant. Le seuil de détection est retenu pour la concentration la plus faible recevant au moins trois bonnes réponses consécutives. Au cours de ces tests, il est essentiel que l'intervalle inter-stimulus soit suffisant afin d'éviter tout phénomène d'adaptation. Afin d'harmoniser les résultats obtenus dans la littérature scientifique et d'évaluer la sensibilité olfactive en routine clinique pour le diagnostic et la prévention de certaines pathologies, des tests spécifiques ont été élaborés (Cf. Troubles de la perception olfactive). C'est le cas du Sniffin'Sticks Threshold Test (SSTT), un test psychophysique développé par Hummel et al., (1997) et couramment employé dans de nombreux pays pour évaluer la sensibilité olfactive (Hummel et al., 2009; Neumann et al., 2012; Niklassen et al., 2018; Gellrich et al., 2019; Delgado-Losada et al., 2020). C'est également le cas du Connecticut Chemosensory Clinical Research Center Test conçu pour déterminer la sensibilité olfactive de chaque narine (Cain et al., 1988).

Sniffin'Sticks Threshold Test

Le SSTT est composé de seize triplets de feutres odorants, à différentes concentrations (i.e., le triplet N°1 contenant l'odorant à la plus forte concentration et le triplet N°16 à la plus faible). Au sein d'un même triplet, les trois feutres sont distinguables par la couleur de leur bouchon : rouge, vert et bleu. Le feutre rouge est imprégné par un odorant spécifique (e.g., *n*-butanol – odeur d'alcool ou PEA, phenylethyl alcohol ou alcool phényl éthylique - odeur de rose) dilué dans du solvant en fonction de la concentration souhaitée. Les feutres bleus et verts sont imprégnés uniquement par le solvant et sont par conséquent inodores (Rumeau et al., 2016).

L'évaluation du seuil de détection consiste à présenter au sujet plusieurs de ces triplets en commençant par le moins concentré (i.e., triplet N°16). Pour chaque présentation, le sujet doit indiquer obligatoirement dans quel feutre il perçoit une odeur, c'est-à-dire qu'une réponse est obligatoire même si le sujet ne perçoit aucune odeur ou n'est pas sûr de lui. L'ordre dans lequel

sont présentés les feutres est aléatoire (e.g, pour le N°8 : rouge, vert, bleu ; pour le N°7 : bleu, rouge, vert... etc.). Lors de la réalisation de ce test le participant a les yeux bandés de manière à ce qu'il ne possède aucune aide visuelle extérieure. Au début du test, le feutre odorant du triplet N°1 (le plus concentré) est présenté au sujet afin qu'il puisse reconnaître l'odeur par la suite. En commençant par le moins concentré (N°16), chaque triplet est présenté deux fois au sujet. Les réponses données sont inscrites dans un tableau à sept colonnes correspondant chacune à un ordre de présentation des triplets soit croissant (colonnes A, C, E et G) soit décroissant (colonnes B, D et F) (Tableau 1). Si la réponse donnée est correcte, un « V » est inscrit dans la ligne correspondant au numéro du triplet présenté, alors qu'un « X » est inscrit si la réponse donnée est incorrecte. Pour la première colonne, la présentation se fait par ordre croissant jusqu'à ce que le sujet donne deux bonnes réponses consécutives pour un même triplet (i.e., VV). L'expérimentateur présente ensuite le triplet correspondant à la concentration immédiatement inférieure à celle présentée précédemment jusqu'à obtenir une mauvaise réponse pour un même triplet (i.e., XV, VX ou XX). La concentration immédiatement supérieure à celle ayant obtenu une mauvaise réponse est ensuite présentée jusqu'à obtenir deux bonnes réponses consécutives pour un même triplet et ainsi de suite jusqu'à remplir le tableau. Le seuil de détection est ensuite calculé en faisant la moyenne des deux dernières concentrations pour lesquelles deux bonnes réponses sont données et des deux dernières concentrations pour lesquelles au moins une mauvaise réponse est donnée (voir exemple, Tableau 1). Par convention, si le sujet échoue dans la distinction entre les deux feutres solvants et le feutre odorant pour le triplet N°1, le seuil de détection est égal à 1 (Rumeau et al., 2016).

Numéro du triplet	A	B	C	D	E	F	G
1							
2							
3							
4							
5							
6	VV						
7		VV	VV		VV		VV
8	XV	XV		VX		XX	
9							
10	XX						
11							
12	XX						
13							
14	XX						
15							
16	XX						
	▲ 2	▼	▲	▼	▲	▼	▲

Légende
X : mauvaise réponse
V : bonne réponse
▲ : présentation par ordre croissant
▼ : présentation par ordre décroissant
▲ 2 : présentation par ordre croissant de 2 en 2
○ (vert) : deux bonnes réponses consécutives
○ (rouge) : deux mauvaises réponses consécutives

Le seuil de détection est calculé en faisant la moyenne : $(8+7+8+7)/4 = 7,5$

Tableau 1 : Exemple d'un calcul de seuil de détection olfactif à partir de la méthode des Sniffin'Sticks.

Connecticut Chemosensory Clinical Research Center Test

Le Connecticut Chemosensory Clinical Research Center test (CCCRC) est un test olfactif conçu pour évaluer la sensibilité et l'identification olfactive (Cain et al., 1988). Dans cette partie, seul le test d'évaluation de la sensibilité olfactive sera décrit. Le test de sensibilité olfactive est composé de 9 à 13 paires de flacons odorants à différentes concentrations. Pour chaque paire, un flacon contient de l'eau et l'autre une solution aqueuse de *n*-butanol dilué. La plus forte concentration de *n*-butanol correspond à une concentration de 4% (flacon N°0). Les dilutions suivantes (i.e., du flacon N°1 à N°9 ou N°1 à N°13) sont réalisées en cascade avec un facteur de dilution de 1:3 avec de l'eau déminéralisée. La première paire présentée au sujet correspond à celle contenant la plus faible concentration de *n*-butanol.

Dans ce test, la sensibilité olfactive est évaluée séparément pour chaque narine. De ce fait, au début du test, il est demandé au sujet de se boucher une narine et de placer l'autre à l'extrémité de l'embout du premier flacon. Le second flacon est présenté de manière similaire. Le sujet doit alors indiquer parmi les deux flacons lequel contient une odeur. Si la réponse donnée est incorrecte, une concentration supérieure lui est présentée et la même procédure est réalisée. À l'inverse, si la réponse donnée est correcte, la même concentration lui est de nouveau présentée. Le seuil de détection olfactif est retenu lorsque le sujet donne une réponse correcte quatre fois de suite pour une même concentration. L'autre narine est ensuite évaluée de la même manière (Tableau 2).

X : incorrecte O : correcte

	Narine gauche				Narine droite			
11	11	11	11	11	11	11	11	
10	10	10	10	10	10	10	10	
O9	9	9	9	9	9	9	9	
O8	O8	8	8	8	8	8	8	
7	7	7	7	O7	O7	7	7	
O6	6	6	6	O6	6	6	6	
O5	O5	O5	5	O5	O5	5	5	
O4	O4	O4	O4	O4	4	4	4	
3	3	3	3	O3	O3	O3	3	
2	2	2	2	O2	O2	O2	O2	
1	1	1	1	1	1	1	1	
0	0	0	0	0	0	0	0	
Flacon 1 :	4			Flacon 2 :	2			

Tableau 2 : Exemple de détermination du seuil de détection avec le CCCRC test composé de 11 paires de flacons.

Adapté de Cain et al., 1988.

B. Variabilité

En fonction du stimulus olfactif

Dans l'espèce humaine, certains odorants peuvent être perçus à de très faibles concentrations alors que pour d'autres, la concentration doit être plus élevée. Par exemple, l'éthylmercaptan (i.e., odeur d'essence) est un odorant qui peut être détecté à seulement $5 \cdot 10^{-5}$ ml/L d'air, soit 0,5 ml d'odorant dispersé dans 10 000 litres d'air (Richardson & Zucco, 1989) ; en revanche, le sulfide d'hydrogène (i.e., odeur d'œuf pourri) est détectable à partir de $1 \cdot 10^{-3}$ ml/L d'air, soit 10 ml d'odorant dispersé dans 10 000 litres d'air (Beguin & Costermans, 1994).

Chaque odorant possède des caractéristiques physico-chimiques propres qui lui confèrent des particularités spécifiques comme une distribution différente dans l'environnement aérien, une solubilité différente en fonction du liquide ou encore une interaction odorant-récepteur modifiée. Ces propriétés contribuent à la variabilité de la sensibilité olfactive et aux différences de seuil de détection selon les odorants. Certains travaux stipulent que les propriétés physico-chimiques des molécules odorantes sont susceptibles de modifier la sensibilité olfactive (Yamanaka, 1995). Par exemple, la solubilité de l'odorant ou le groupement fonctionnel présent dans sa structure induisent des modifications de la sensibilité. Ainsi, plus une molécule odorante est hydrophobe (solubilité accrue dans les lipides), meilleure est la sensibilité. D'anciens travaux stipulent également que, pour un même odorant (i.e., alcool phényl éthylique, PEA), la sensibilité olfactive est différente selon le type de solvant (i.e., hydrophobe ou hydrophile) utilisé lors de sa dilution (Pierce et al., 1996). D'autres auteurs démontrent ainsi que la sensibilité pour le PEA est meilleure (seuil de détection plus faible) lorsque l'odorant est dilué dans de l'huile minérale, comparé à une dilution avec du propylène glycol (Tsukatani et al., 2003). Le groupement fonctionnel présent dans la structure moléculaire de l'odorant est l'une des autres caractéristiques physico-chimiques jouant un rôle dans la sensibilité olfactive. Il est ainsi démontré que le seuil de détection est plus élevé (i.e., sensibilité plus faible) pour des odorants hydrocarbures que pour des alcools ou des molécules thiolées (Zarzo, 2012). D'autres travaux mettent aussi en évidence que, pour des odorants phénoliques, la sensibilité olfactive dépend de la disposition des substituants alkyles (i.e., groupe méthyle : -CH₃, groupe éthyle : -C₂H₅...etc) sur le cycle (Czerny et al., 2011). Les auteurs de cette étude démontrent que, par exemple, l'addition d'un groupe monoalkyle en position *mé*ta (e.g, 3-méthylphénol, 3-éthylphénol) ou d'un groupe méthyle en position *ortho* (i.e., 2-méthylphénol) sur un cycle phénolique induit une diminution du seuil de détection (i.e., meilleure sensibilité olfactive). À l'inverse, l'ajout d'une méthylation sur l'odorant 4-méthylphénol en position *ortho* (i.e., 2-4

diméthylphénol) et *para* (i.e., 3-4 diméthylphénol) augmente le seuil de détection (sensibilité olfactive plus faible) respectivement d'un facteur 225 et 1190. Une série d'études réalisées sur des cétones (Cometto-Muñiz & Abraham, 2009a), des aldéhydes (Cometto-Muñiz & Abraham, 2010), des alkylbenzènes (Cometto-Muñiz & Abraham, 2009b), des alcools (Cometto-Muñiz & Abraham, 2008) et des acétates d'esters (Cometto-Muñiz et al., 2008) montrent que la sensibilité olfactive est différente en fonction de l'odorant et ce, même pour des odorants issus d'une famille identique. Par exemple, pour une série d'odorants issus de la famille des alcools, la sensibilité est la plus faible pour l'éthanol et la plus élevée pour le 1-octanol (Cometto-Muñiz et Abraham, 2008). De même, il est indiqué que pour des aldéhydes, la sensibilité augmente avec la longueur de la chaîne carbonée de l'odorant (Cometto-Muñiz et Abraham, 2010) (e.g., seuil de détection propanal > butanal > hexanal > octanal > hélional).

L'ensemble de ces données suggèrent que l'odorant mis en jeu lors d'une stimulation olfactive affecte de manière non négligeable la sensibilité. Naturellement, le stimulus olfactif n'est pas le seul facteur intervenant dans la variabilité de la sensibilité olfactive et les caractéristiques physiologiques de l'individu « perceveur » jouent également un rôle majeur.

En fonction de l'individu

Âge

Depuis plusieurs décennies, il est démontré que la sensibilité olfactive diminue avec l'âge (Venstrom & Amoore, 1968; Schiffman et al., 1976; Murphy, 1983; Deems & Doty, 1987; Cain & Gent, 1991; Hummel et al., 2007; Schubert et al., 2017).

Par exemple, il est montré que le seuil de détection de l'odeur de menthol (Murphy, 1983) ou encore de diverses odeurs alimentaires (citron, cerise, tomate, lard, orange, cheddar, chocolat, raisin et champignon) (Schiffman et al., 1976) est significativement plus élevé chez les participants âgés de plus de 65 ans, en comparaison aux participants âgés de 18 à 26 ans. Les résultats d'une étude plus récente (Schubert et al., 2017) indiquent qu'au sein d'une population de personnes âgées, la sensibilité olfactive pour un odorant donné (*n*-butanol) est différente. Dans ce travail, les participants sont répartis en quatre groupes d'âges différents (groupe 1 : entre 68 et 74 ans ; groupe 2 : entre 75-79 ans ; groupe 3 : 80-84 ans et groupe 4 : 85 ans et +). Ainsi, les participants les plus « jeunes » (groupe 1) présentent une meilleure sensibilité olfactive que les individus plus âgés (groupes 2, 3 et 4). Ces travaux mettent alors en évidence que la sensibilité olfactive peut être hiérarchisée au sein d'une même population. En d'autres termes, la sensibilité est plus élevée chez le groupe 1 (entre 68 et 74 ans) que chez le groupe 2 (entre 75-79 ans), chez le groupe 2 que chez le groupe 3 (80-84 ans) et, chez le groupe 3 que chez le

groupe 4 (85 ans et +) (Schubert et al., 2017). Dans la littérature, il est par-ailleurs observé que les personnes âgées perçoivent mieux les odorants possédant un poids moléculaire important (Sinding et al., 2014).

Concernant les enfants, les données sont moins nombreuses que celles obtenues chez les adultes et les personnes âgées. Toutefois, il semblerait que les enfants âgés de 5 à 15 ans présentent une sensibilité aux odeurs plus faible, en comparaison à une population de personnes adultes âgées de 16 à 35 ans (Hummel et al., 2007). De même, les travaux d’Hummel et al., (2007) mettent en évidence que les adultes dits « jeunes » (âgés entre 16 et 35 ans) ont une meilleure sensibilité olfactive que les adultes âgés de 55 ans et plus. Récemment, Gellrich et al., (2019) suggèrent que les enfants de 6 à 8 ans ont une moins bonne sensibilité que les enfants de 9 ans et plus, bien que ces résultats ne soient pas significatifs (Figure 16). Des données similaires ont été observées quelques années auparavant par les mêmes auteurs (Gellrich et al., 2017). Ainsi, il semblerait que la sensibilité olfactive augmente avec l’âge chez les enfants, avant de diminuer drastiquement à partir de l’âge de 55 ans (Hummel et al., 2007).

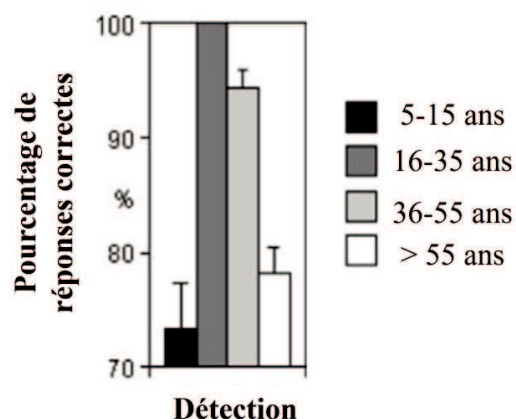


Figure 16 : Pourcentage de réponses correctes obtenues dans différents groupes d’âge lors de la détermination du seuil de détection à l’aide de la méthode du Sniffin’Stick Detection Threshold Test.

Adapté de Hummel et al., 2007.

La diminution de sensibilité olfactive au cours du vieillissement n’est pas sans conséquence sur la qualité de vie des individus. En effet, il est estimé que 45% des personnes âgées (contre seulement 10% des personnes jeunes) sont dans l’incapacité de détecter l’odeur de pétrole liquéfié disponible dans le commerce (Stevens et al., 1987). Ceci peut expliquer le fait que la diminution de sensibilité olfactive peut être à l’origine d’une augmentation des accidents d’origine domestique. Ainsi, parmi diverses activités spécifiques, les personnes âgées qui

présentent une diminution de leur sensibilité olfactive rapportent des déficiences et/ou des incapacités à détecter les odeurs d'aliments avariés et l'odeur de gaz naturel (Miwa et al., 2001). Différentes hypothèses sont émises quant aux causes de ce déclin. L'une des premières hypothèses est celle d'une réduction de la surface de l'épithélium olfactif et de son remplacement par la muqueuse respiratoire au fur et à mesure du vieillissement. Ce processus réduirait la surface d'échange entre l'air et les récepteurs olfactifs provoquant alors une diminution de sensibilité (Paik et al., 1992). Les études menées chez l'animal montrent qu'au cours du vieillissement, l'apoptose cellulaire dans la population de neurones olfactifs augmente drastiquement (Robinson et al., 2002). L'hypothèse d'un phénomène similaire chez l'Homme n'est pas écartée puisque des travaux mettent en avant qu'avec l'âge, le volume du bulbe olfactif et le nombre de cellules mitrales présentes dans le bulbe diminuent (Bhatnagar et al., 1987; Buschhüter et al., 2008). Plus récemment, des études suggèrent que le vieillissement induirait une perte de spécificité des récepteurs olfactifs : malgré une diminution de la sensibilité olfactive de ces individus, les récepteurs olfactifs de personnes âgées (âge moyen : 70 ans) sont davantage susceptibles de répondre à de multiples odeurs, comparé aux participants plus jeunes (âge moyen : 31 ans) (Rawson et al., 2012). D'autres travaux stipulent que la diminution de la sensibilité olfactive liée à l'âge serait associée à une réduction de la liaison du transporteur de la dopamine au niveau du putamen, suggérant alors que la liaison du transporteur de dopamine dans cette structure cérébrale serait impliquée dans la sensibilité olfactive (Larsson et al., 2009). En effet, ces auteurs (Larsson et al., 2009) suggèrent que l'activité dopaminergique des régions striatales (en particulier le putamen et le noyau caudé) est impliquée dans les processus de perception olfactive. L'exemple cité est celui des personnes atteintes de graves altérations du système dopaminergique, comme les patients atteints de la maladie de Parkinson, de la maladie de Huntington et de la schizophrénie, présentant des déficiences de la perception olfactive (Berendse et al., 2001; Rupp, 2003; Larsson et al., 2006). Toujours selon les mêmes auteurs (Larsson et al., 2009), l'hypothèse selon laquelle la dopamine est impliquée dans les processus olfactifs suggère que la diminution de certains marqueurs dopaminergiques liés à l'âge, comme le transporteur de dopamine, peuvent être associées à des déficits olfactifs, en particulier une diminution de la sensibilité.

Les différentes hypothèses exposées ci-dessus doivent être confortées par davantage de travaux afin de permettre une meilleure compréhension des causes du déclin de la sensibilité olfactive au cours du vieillissement.

Sexe

La question de l'effet du sexe sur la fonction olfactive, et en particulier sur la sensibilité, est un sujet qui suscite un grand intérêt, notamment parce que les travaux menés dans ce domaine sont contradictoires. En effet, la littérature scientifique rapporte soit une meilleure sensibilité chez les femmes, soit aucune différence entre les deux sexes (Doty & Cameron, 2009).

Dès le début des travaux menés en olfaction, il est mis en avant que les femmes sont plus sensibles aux odeurs que les hommes, en particulier pour l'odeur de camphre (Toulouse & Vaschide, 1899). Ce résultat est remis en cause des années plus tard par d'autres travaux ne montrant aucune différence de sensibilité olfactive entre les hommes et les femmes, sauf pour des odorants spécifiques tels que des stéroïdes de testostérone et l'exaltolide, pour lesquels les hommes ont une meilleure sensibilité (Le Magnen, 1952). L'auteur suggère alors que cette différence de sensibilité entre les deux sexes pour des odorants stéroïdes est liée aux hormones sexuelles. Les données obtenues par la suite pour différents types d'odorants sont paradoxales et controversées. Par exemple, certains auteurs stipulent que les femmes ont une meilleure sensibilité olfactive que les hommes pour le citral (Schneider & Wolf, 1955) ou pour l'acétate d'isoamyle (Koelega, 1970). À l'inverse, Venstrom et Amoore (1968) démontrent que le sexe n'affecte pas la sensibilité olfactive à de nombreuses odeurs. En effet, sur 18 odeurs, une différence significative de sensibilité entre les hommes et les femmes n'est rapportée que pour une seule odeur. D'autres auteurs font remarquer que les seuils de détection pour les odorants safrole et *n*-butanol sont similaires chez les hommes et les femmes, mais que ceux de la pyridine, du pentadécanolide (odeur musquée) et de l'androsténone sont plus faibles chez les femmes (Koelega & Köster, 1974; Kern et al., 2014). Plus tard, des travaux visant à étudier les différences interindividuelles de la sensibilité olfactive à l'androsténone montrent que les femmes ont tendance à être plus sensibles à cet odorant par rapport aux hommes, alors qu'aucune différence de sensibilité liée au sexe n'est constatée pour l'alcool phényl éthylique (odeur de rose) (Lundström et al., 2003). Plus récemment, une étude de grande envergure regroupant des participants issus de onze nations différentes (i.e., Pologne, Iran, Etats-Unis, Inde, Turquie, Australie, Allemagne, Mexique, Japon, Chine et Italie) déclare que les femmes ont une meilleure sensibilité olfactive que les hommes (Oleszkiewicz et al., 2020). Ces données semblent correspondre à celles d'une méta-analyse comprenant plus de 8 000 participants qui suggère que les femmes ont une sensibilité olfactive légèrement supérieure à celle des hommes (Sorokowski et al., 2019a).

Plusieurs hypothèses ont été formulées concernant les causes de la différence de sensibilité entre les hommes et les femmes. Ainsi, certains auteurs ont montré que les femmes présentent un nombre plus important de neurones dans le bulbe olfactif comparé aux hommes (16,2 millions pour les femmes contre seulement 9,2 millions pour les hommes) (Oliveira-Pinto et al., 2014). L'une des autres causes serait d'origine hormonale. Effectivement, la présence d'agents neuroendocriniens, en particulier les hormones féminines (i.e., œstrogènes et progestérone) intervenant dans le cycle menstruel chez la femme, est l'une des principales hypothèses émises quant à la différence de sensibilité olfactive entre les sexes (Le Magnen, 1952; Caruso et al., 2001). Une étude comparative menée chez des femmes avec et sans contraception hormonale orale (Lundström et al., 2006) montre que celles ne recevant aucune contraception ont une meilleure sensibilité pour les odeurs dites « sociales » (i.e., androsténone) que pour les odeurs dites « environnementales » (i.e., odeur de rose). Au contraire, les femmes recevant une contraception hormonale (i.e., pilule contraceptive) ont une sensibilité plus importante pour les odeurs « environnementales ». Ces travaux (Lundström et al., 2006) montrent également que, lors de la phase ovulatoire, les femmes sont plus sensibles à l'odorant d'androsténone que les femmes dans une autre phase de leur cycle menstruel (phase folliculaire ou phase lutéale). De précédents travaux indiquent que la sensibilité pour l'acétate d'isoamyle (odeur de banane) est plus importante lorsque la femme est en phase ovulatoire et plus faible lorsqu'elle est dans la phase des menstruations (Navarrete-Palacios et al., 2003). Ceci corrobore les données de l'étude d'Hummel et al., (1991) qui met en évidence une amélioration de la sensibilité pendant la phase d'ovulation. D'ailleurs, cette différence de sexe est observée dès la puberté : les garçons ont une sensibilité plus faible que les filles pour l'androsténone et le 2-méthyl-3-mercapto-butanol (Chopra et al., 2008). Outre l'implication des hormones féminines, une récente étude suggère que le taux plasmatique d'adiponectine, une hormone produite par le tissu adipeux, pourrait expliquer la différence de sexe retrouvée dans la sensibilité olfactive (Pfabigan et al., 2022). Ces auteurs montrent ainsi que 1) les femmes sont plus sensibles aux odeurs d'orange et de PEA (alcool phényl éthylique) que les hommes, 2) le taux plasmatique d'adiponectine est associée à la sensibilité, i.e., plus le taux plasmatique d'adiponectine est important, plus la sensibilité est bonne, 3) le taux d'adiponectine est plus importante chez les femmes que chez les hommes. De ce fait, ils suggèrent que la différence hommes-femmes dans la sensibilité olfactive pourrait s'expliquer par une différence de taux plasmatique d'adiponectine. Néanmoins, de futures études dans le domaine sont nécessaires afin d'établir un lien de causalité entre le taux plasmatique d'adiponectine et la sensibilité olfactive.

L'ensemble de ces travaux sous-tend alors l'existence d'un lien étroit et complexe entre les hormones et la sensibilité olfactive (Doty & Cameron, 2009).

État de satiété

Dès le début des travaux menés en olfaction, il est démontré que l'état de satiété influence la sensibilité olfactive. Ainsi, la sensibilité au citral (odeur de citron) est plus élevée avant un repas qu'après (Schneider & Wolf, 1955), phénomène également rapporté pour l'odeur de café (Guild, 1956). Des décennies plus tard, il est indiqué que le seuil de détection est meilleur pour une odeur alimentaire (banane) après un repas qu'avant, tandis qu'aucune différence n'est rapportée pour un odorant non alimentaire comme le butanol (Albrecht et al., 2009). Toutefois, le type d'odorant alimentaire utilisé, c'est-à-dire salé ou sucré, n'influence pas la sensibilité des participants en état de satiété (Ramaekers et al., 2016). D'autres travaux observent un phénomène inverse à celui obtenu par Albrecht et al., 2009 (Stafford & Welbeck, 2011; Hanci & Altun, 2016). Ainsi, les participants en état de faim (i.e., avant un repas) présentent un seuil de détection plus faible pour le butanol par comparaison à ceux en état de satiété (Stafford & Welbeck, 2011; Hanci & Altun, 2016). Les travaux de Stafford et Welbeck suggèrent également que les participants ayant un IMC (Indice de Masse Corporelle) faible ont une meilleure sensibilité olfactive que les participants ayant un IMC élevé, phénomène observé quelques années plus tôt (Richardson et al., 2004) puis conforté par la suite par (Skrandies & Zschieschang, 2015). Paradoxalement, les participants ayant un IMC élevé ont une meilleure sensibilité olfactive pour des odorants alimentaires lorsqu'ils sont en état de satiété, comparativement à un état de faim, par rapport aux participants ayant un IMC faible (Stafford & Welbeck, 2011). Ces résultats tendent ainsi à montrer que l'obésité (pathologie décrite par une surcharge pondérale avec un IMC supérieur à 30 kg/m²) engendre une sensibilité olfactive accrue pour les odorants alimentaires après un repas, ce qui pourrait alors conduire l'individu à consommer davantage de nourriture.

Pathologies

Quelles soient d'ordre neurodégénératives, psychopathologiques, neuropsychiatriques, ou encore respiratoires, de nombreuses pathologies sont connues pour provoquer des modifications de la sensibilité olfactive.

Les maladies neurodégénératives font parties des pathologies entraînant d'importants troubles olfactifs. La maladie de Parkinson par exemple est une affection chronique neurodégénérative au cours de laquelle plus de 95% des patients présentent des troubles olfactifs (Haehner et al.,

2009). Différentes études ont ainsi démontré que les patients parkinsoniens présentent une sensibilité olfactive plus faible comparé à des patients sains (Quinn et al., 1987; Doty et al., 1988; Liberini et al., 2000) et que les traitements tels que la SCP (Stimulation Cérébrale Profonde) n'apportent pas d'amélioration (Brand et al., 2023). Pour citer un autre exemple, la maladie d'Alzheimer est une pathologie neurodégénérative principalement caractérisée par une diminution progressive de l'ensemble des fonctions cognitives. Plusieurs travaux montrent que les patients atteints de cette maladie présentent un déclin significatif de leur sensibilité olfactive (Doty et al., 1987; Murphy et al., 1990; Djordjevic et al., 2008a; Murphy, 2019). Néanmoins, il est nécessaire de noter que quelques études ne rapportent aucune modification de sensibilité au cours de cette pathologie (Koss et al., 1988; Doorduijn et al., 2020).

Une diminution de sensibilité aux odeurs est aussi observée au cours de pathologies neuropsychiatriques comme c'est le cas pour la dépression par exemple (Postolache et al., 2002). Il a été démontré que la dépression est associée à une réduction du volume du bulbe olfactif (Negoiias et al., 2010). Ces auteurs suggèrent ainsi, de manière hypothétique, que la réduction de la neurogenèse au cours de la dépression pourrait se répercuter progressivement sur le bulbe olfactif et par conséquent sur la sensibilité. La schizophrénie ainsi que les troubles bipolaires sont d'autres exemples de troubles psychiatriques pouvant être à l'origine d'altérations la sensibilité olfactive. Alors que le déclin de sensibilité observée au cours de la schizophrénie serait provoqué par les effets à long-terme de la prise de traitements neuroleptiques (Gross-Isseroff et al., 1994; Sirota et al., 1999) et la durée de la maladie (Robabeh et al., 2015), la modification de sensibilité olfactive retrouvée dans les troubles bipolaires seraient liée à la phase de la maladie (i.e., phase euthymique, phase maniaque et phase dépressive) et ses antécédents. En effet, des patients atteints de troubles bipolaires en phase euthymique (i.e., période entre les épisodes maniaques et dépressifs) ayant des antécédents de crises déclenchées par des événements externes (mariage, rupture d'une relation, préparation d'un anniversaire, stress professionnel...) ont un seuil de détection plus faible pour l'odeur de rose (alcool phényl éthylique) que les patients en phase euthymiques ne présentant pas ce type d'antécédents (Krüger et al., 2006). De plus, il est montré que chez les patients bipolaires, les épisodes dépressifs sont associés à une augmentation de la sensibilité olfactive, tandis qu'une baisse de sensibilité est constatée lors des phases maniaques (Hardy et al., 2012). L'ensemble de ces résultats suggère alors qu'une diminution de la sensibilité olfactive peut prédire une phase maniaque et qu'au contraire, une augmentation de la sensibilité peut prédire l'apparition d'une phase dépressive.

Le système respiratoire, en particulier les fosses nasales, participe activement à la perception olfactive puisque c'est par l'intermédiaire des cavités nasales et de la respiration que s'effectue la remontée des molécules odorantes contenues dans l'air jusqu'à l'épithélium olfactif (Cf. Chapitre 1 : Le système olfactif). Une atteinte, qu'elle soit chronique ou non, de ce système peut alors perturber la fonction olfactive et particulièrement la sensibilité. En effet, les personnes atteintes d'un rhume (Akerlund et al., 1995), d'une rhinite allergique (Cowart et al., 1993), d'une rhino sinusite chronique (inflammation chronique de la muqueuse des sinus) (Elsherif et al., 2007) ou les personnes atteintes de mucoviscidose (maladie génétique respiratoire chronique) (Lindig et al., 2013) présentent une nette diminution de la sensibilité olfactive par rapport à des participants sans aucune pathologie respiratoire. Dans un contexte très récent, il est observé que l'infection à la Covid-19 est associée à une baisse de la sensibilité aux odeurs qui peut conduire jusqu'à l'anosmie (Brann et al., 2020) (Cf. Troubles de la perception olfactive). Après avoir réalisé un test de seuil de détection au butanol, les patients infectés par le SARS-COV2 présentent une sensibilité amoindrie comparativement à des patients n'étant pas infectés par le virus (Chung et al., 2020).

En fonction du contexte

La voie de stimulation, la fréquence d'exposition à un odorant, ou encore la culture et les origines ethniques sont différents facteurs susceptibles d'induire des variations de sensibilité olfactive.

Dès les années 1980, il est montré que la sensibilité aux odorants varie selon la voie de stimulation olfactive mise en jeu (voie orthonasale ou rétronasale). Ainsi, la sensibilité est plus faible lorsque l'odorant est présenté en voie rétronasale que lorsqu'il est présenté en voie orthonasale (Voirol & Daget, 1986), et le type d'odorant utilisé, à savoir alimentaire ou non alimentaire, ne semble pas modifier ce phénomène. Un résultat confirmé par Heilmann et Hummel (2004) : que ce soit pour l'odeur de chocolat ou celle de la lavande le seuil de détection olfactif est plus faible (i.e., meilleure sensibilité) lorsque les odeurs sont présentées par la voie orthonasale, comparée à la voie rétronasale. De la même manière, le seuil de détection du CO₂ est meilleur lorsqu'il est présenté en voie orthonasale (Melzner et al., 2011). Toutefois, la molécule de CO₂ étant inodore, le seuil de détection correspond en réalité à celui du système trigéminal. Récemment, Gaby et al., (2020) montrent que la sensibilité olfactive pour la rotundone (odeur épicée/poivrée présente dans la peau de certains raisins et retrouvée dans le vin rouge) est similaire entre les deux voies de présentation, bien que la sensibilité tende à être

légèrement meilleure lors de la présentation par voie orthonasale (140 ng/L en rétronasale vs. 146 ng/L en orthonasale).

L'un des autres facteurs intervenant dans la variabilité de la sensibilité olfactive est la fréquence d'exposition à un odorant donné. Dans l'étude de Rabin & Cain (1986), lorsque des participants sont exposés de manière répétée à une même odeur (dans ce cas, trois heures par jour pendant trois jours successifs), leur sensibilité pour cette odeur augmente au fur et à mesure des présentations, comparativement à des individus n'étant pas exposés de manière répétée. Des données similaires sont obtenues dans une population de personnes âgées (Birte-Antina et al., 2018) ainsi que chez des individus atteints de troubles olfactifs (Hummel et al., 2009; Mahmut et al., 2020). Une étude pilote, visant à étudier les capacités chimiosensorielles chez les employés d'un laboratoire médical, rapporte que les employés exposés de manière répétée à des solvants organiques (environ 4711 heures cumulées sur l'ensemble du nombre d'heures et de jour travaillés dans le laboratoire) présentent une sensibilité accrue à la pyridine, par rapport à des employés exposés moins souvent (environ 60 heures cumulées) (Zibrowski & Robertson, 2006). L'ensemble de ces travaux suggère que la sensibilité augmente avec la fréquence d'exposition à un odorant donné et soulève l'idée que cette amélioration de la sensibilité provoquée à la suite d'une exposition répétée pourrait être à l'origine d'intolérances olfactives. Les différences culturelles et les origines ethniques des différentes populations du monde impliquent que les individus sont exposés différemment aux odeurs, notamment parce que les environnements olfactifs sont différents et ce dès le plus jeune âge, entraînant ainsi des différences de sensibilité olfactive (Kobayashi et al., 2007). Une étude comparative réalisée à partir des odeurs de banane, lavande et gingembre chez des étudiants français et vietnamiens, met en évidence que les étudiants vietnamiens ont une meilleure sensibilité pour les odeurs de banane et lavande que les étudiants français (Phan Thanh et al., 2003). Ce phénomène pourrait notamment s'expliquer par le fait que les étudiants vietnamiens sont confrontés plus régulièrement à ces odeurs que les étudiants français. D'autres travaux stipulent que le pays d'origine joue un rôle majeur dans la sensibilité. En effet, une population ethnique bolivienne originaire de la forêt Amazonienne montre une sensibilité plus développée pour l'odorant *n*-butanol qu'une population allemande (Sorokowska et al., 2013). L'une des explications majeures de cette différence serait hypothétiquement liée aux capacités olfactives plus développées dans les populations non-industrialisées en raison de l'importance de la modalité olfactive dans la vie quotidienne des tribus traditionnelles (Guarneros et al., 2009).

3. Discrimination

La discrimination olfactive correspond à la capacité de discerner des odorants différents. L'évaluation de cette capacité repose sur une tâche au cours de laquelle les participants sont amenés à déterminer si deux odorants sont identiques ou à déterminer l'odorant différent au sein d'un triplet (deux odorants sont identiques et un est différent). Des tests psychophysiques disponibles et employés dans le milieu médical peuvent être utilisés pour évaluer cette fonction olfactive, comme c'est le cas pour le Sniffin' Sticks par exemple (Hummel et al., 1997). La discrimination olfactive est l'une des propriétés olfactives dont le degré de variabilité est important et qui est relatif aussi bien au stimulus (e.g., Laska & Teubner, 1999; Laska, 2004), qu'au sujet (e.g., Hulshoff Pol, 2000) ou qu'au contexte culturel et sémantique (Laska & Teubner, 1999; Feng & Zhou, 2019).

Cette section aborde dans un premier temps les principales techniques utilisées dans le domaine clinique et de la recherche pour l'évaluation de la discrimination olfactive. Par la suite, les différents paramètres de variabilité sont considérés.

A. Évaluation

Pour évaluer les performances de discrimination olfactive, les deux méthodes les plus couramment utilisées dans le domaine clinique et la recherche sont le Sniffin' Sticks Discrimination Test (Hummel et al., 1997) et le SMELL-S (Hsieh et al., 2017).

Sniffin' Sticks Discrimination Test

Dans ce test, seize triplets de feutres imprégnés par un odorant sont présentés au participant. Pour chaque triplet, les feutres bleus et rouges sont imprégnés par le même odorant (carvone, cannelle, menthol...), alors que le feutre vert est imprégné d'un odorant différent (butanol, acétate d'isoamyle, limonène...). Le participant a ainsi pour consigne de déterminer quel feutre est différent des deux autres pour chaque triplet présenté. Pour ce test, il est conseillé de bander les yeux du sujet afin qu'il ne puisse pas identifier visuellement les feutres ayant la même odeur. Chaque triplet est présenté une seule fois. L'ordre dans lequel les feutres sont présentés est aléatoire. Il convient de préciser que, d'un triplet à l'autre, les odorants sont différents. Le score du test de discrimination correspond au nombre de bonnes réponses données, soit un total sur 16 points.

SMELL-S

Le SMELL-S (Hsieh et al., 2017) est un test de discrimination olfactive élaboré récemment et dont la procédure est similaire à celle du Sniffin' Sticks Discrimination Test. Le principe du SMELL-S est de présenter aux participants plusieurs triplets de flacons odorants. Les odeurs sont issues de mélanges de 30 odorants monomoléculaires, dont le pourcentage de similitude entre les odeurs perçues pour un même triplet augmente. Dans chaque triplet, un seul flacon contient une odeur différente des deux autres, qui eux possèdent des odeurs identiques de plus en plus similaires au flacon différent. Le test se compose de seize triplets correspondant à seize niveaux de difficulté : le taux de similitude entre les odorants augmente progressivement avec le niveau, 1 étant le niveau le plus facile (0% de similitude) et 16 le plus difficile (96,7% de similitude). Le sujet doit alors indiquer, pour chaque triplet présenté, quelle odeur est différente des deux autres, sachant que le test débute à un niveau de difficulté intermédiaire (niveau 8, 46,7% de similitude). Lorsque le sujet donne une mauvaise réponse, le niveau de difficulté diminue. À l'inverse, s'il donne une bonne réponse deux fois de suite pour un même triplet, la difficulté augmente. Le test se termine soit 1) après la septième inversion (i.e., lorsqu'il y a eu sept changements de sens de présentation des triplets), soit 2) lorsque le participant a échoué deux fois de suite pour le triplet le plus facile (1), soit 3) lorsque le participant a donné cinq fois de suite une bonne réponse pour le triplet le plus difficile (16). Le score de discrimination est défini comme la moyenne des deux derniers triplets auxquelles les deux dernières inversions ont eu lieu (e.g., inversion au triplet 12 puis au triplet 10, le score de discrimination est égal à 11).

B. Variabilité

Tout comme la sensibilité, la discrimination est une propriété olfactive possédant une variabilité dépendant de nombreux facteurs relatifs au stimulus olfactif, au sujet (âge, sexe, personnalité...) ainsi qu'au contexte (environnement sémantique, culturel, mode de stimulation...).

En fonction du stimulus olfactif, cas des énantiomères

Une grande partie des molécules odorantes présentes dans l'environnement sont chirales, c'est-à-dire que deux molécules odorantes peuvent être images l'une de l'autre dans un plan miroir mais ne sont pas superposables. Cette particularité leur confère une qualité olfactive différente (Ohloff et al., 1994). C'est le cas par exemple de la D-(+)-carvone et la L-(-)-carvone qui sentent

respectivement l'aneth et la menthe poivrée, ou encore du D-(+)-limonène (odeur d'orange) et du L-(-)-limonène (odeur de térébenthine) (Figure 17).

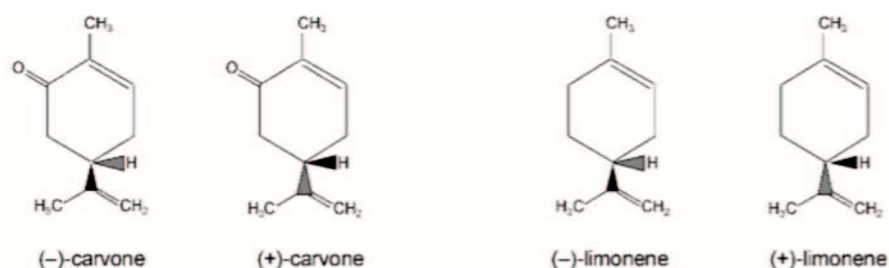


Figure 17 : Structure chimique des énantiomères de la D (+) et L (-) carvone et du D (+) et L (-) limonène.

D'après Laska, 2004.

Les travaux menés sur la discrimination olfactive des énantiomères indiquent que l'Homme est capable de différencier certaines molécules odorantes énantiométriques à partir de leur qualité olfactive. Par exemple, il peut aisément faire la différence entre la D-(+)-carvone et la L-(-)-carvone et entre le D-(+)-limonène et le L-(-)-limonène (Laska & Teubner, 1999; Laska, 2004). Toutefois, il lui est très difficile, voire quasiment impossible, de discerner les deux énantiomères D-(+)-camphre / L-(-)-camphre (Laska & Teubner, 1999; Laska, 2004). D'après Laska & Teubner (1999), l'Homme est capable de discriminer les odeurs des deux énantiomères de l' α -pinène, à savoir D-(+)- α -pinène (odeur de pin, romarin) / L-(-)- α -pinène (odeur de persil, basilic),). Toutefois, une étude plus récente met en avant que ces deux énantiomères ne peuvent être discriminés qu'à la suite d'un apprentissage perceptif (Feng & Zhou, 2019). Ceci suggère que des odorants structurellement et / ou qualitativement proches sont plus facilement discriminés après un entraînement olfactif. Des travaux antérieurs permettent de soutenir cette suggestion. À la suite d'un conditionnement aversif (petit choc électrique associé à la présentation de l'odorant), les énantiomères S2-butanol / R2-butanol ainsi que le (-) rose oxyde / (+) rose oxyde sont mieux discriminés par les participants, comparativement à la condition sans conditionnement (Li et al., 2008).

En fonction de l'individu

Âge

Dès la naissance, le nourrisson est capable de faire la différence entre différents stimuli olfactifs. Il est par exemple capable de distinguer l'odeur du lait maternel de sa mère de celle d'une autre mère (Marlier & Schaal, 1997). Au cours de l'enfance, en particulier entre l'âge de trois et six

ans, la représentation des odeurs évolue impliquant le fait que les performances de discrimination augmentent au fur et à mesure des années et ce, jusqu'à l'âge adulte (Zhang et al., 2017a). Par la suite, ces performances diminuent naturellement au cours du vieillissement (Schiffman & Pasternak, 1979; De Wijk & Cain, 1994). En effet, des recherches montrent que chez les personnes âgées (âge moyen = 67 ans), les capacités de discrimination sont significativement plus faibles que chez des participants jeunes (âge moyen = 29 ans) (Kaneda et al., 2000). Des résultats similaires sont obtenus avec une cohorte de participants moins âgés dans les deux groupes (âge moyen = 56.2 ans pour les personnes âgées ; 22 ans pour les participants jeunes) (Hulshoff Pol et al., 2000).

Sexe

La majorité des études dans ce domaine montrent que les femmes présentent de meilleures capacités de discrimination olfactive (Toulouse et Vaschide, 1899 ; Hulshoff et al., 2000; Gamsakhurdashvili et al., 2021) ; sauf une pour laquelle aucune différence en termes de score de discrimination olfactive en fonction du sexe n'est observée (Yang et al., 2010). D'ailleurs, une récente méta-analyse menée sur plus de 8 000 hommes et femmes indique que celles-ci ont des scores de discrimination olfactive significativement supérieurs aux hommes (Sorokowski et al., 2019).

Pathologies

Maladie d'Alzheimer et de Parkinson

La maladie d'Alzheimer provoque des altérations olfactives notamment au niveau des performances de discrimination et d'identification (Djordjevic et al., 2008a; Rahayel et al., 2012), bien que peu d'études existent sur ce sujet. Des résultats similaires sont retrouvés au cours de la maladie de Parkinson. Ainsi, les patients parkinsoniens présentent une diminution de leur score de discrimination olfactif par rapport à des participants contrôles (Solla et al., 2020, 2023). Les auteurs soulignent aussi que les patients de sexe féminin conservent de meilleures performances de discrimination que les patients parkinsoniens hommes, bien que ce phénomène ne soit pas retrouvé chez les participants contrôles (Solla et al., 2020). L'examen des performances de discrimination olfactive représente un intérêt majeur dans le dépistage précoce des pathologies neurodégénératives chez les personnes sujettes à une diminution de cette faculté. Effectivement, il est établi qu'une diminution de la capacité de discrimination olfactive est associée à un déclin cognitif futur (maladie de Parkinson, maladie d'Alzheimer, démence à corps de Lewy...) dans les années suivant la baisse de cette capacité et ce, plusieurs

années avant les manifestations symptomatiques traditionnelles de ces maladies (Sohrabi et al., 2012).

Schizophrénie

Le développement d'un trouble psychiatrique comme la schizophrénie conduit à une baisse des performances de discrimination (Malaspina et al., 1994; Moberg et al., 1999; Carnemolla et al., 2020). Les patients schizophrènes présentent un score de discrimination olfactive plus faible que des patients témoins sains et ce, à la fois chez les hommes et les femmes (Hurwitz et al., 1988; Rupp, 2005; Chen et al., 2018). Une déconnexion fonctionnelle des régions olfactives serait à l'origine de cette diminution (Kiparizoska & Ikuta, 2017). En effet, ces auteurs Kiparizoska & Ikuta, (2017) démontrent que les patients atteints de schizophrénie présentent une déconnexion fonctionnelle (i.e., perte de connexion neuronale) entre le cortex piriforme antérieur et le noyau accumbens, entre le cortex piriforme postérieur et le gyrus frontal moyen, ainsi qu'entre le tractus olfactif et le cortex visuel et suggèrent alors que ces déconnexions pourraient expliquer les différents troubles olfactifs associées à la maladie.

Autres pathologies

Une diminution des performances de discrimination des odeurs se manifeste évidemment dans d'autres pathologies comme l'épilepsie ou encore le syndrome de Cushing. Bien que l'épilepsie soit principalement connue pour ses symptômes hallucinatoires, des altérations de la fonction olfactive sont également rapportées, en particulier dans le cas d'épilepsies au niveau du lobe temporal (Demarquay et al., 2007). L'altération de la discrimination olfactive est l'un des dysfonctionnements olfactifs retrouvé, bien que la sensibilité olfactive soit également touchée (Espinosa-Jovel et al., 2019). Les patients atteints du syndrome de Cushing, maladie provoquée par une production excessive de cortisol due à un adénome de l'hypophyse, montrent une diminution drastique de leur fonction olfactive aussi bien au niveau de la sensibilité, de la discrimination que de l'identification des odeurs (Heger et al., 2021). Cependant, l'altération est réversible après l'ablation de la tumeur (Heger et al., 2021).

Personnalité

La personnalité correspond à un ensemble de caractéristiques émotionnelles et de comportements d'un individu par lesquels il se distingue des autres. Des auteurs (Seo et al., 2013) ont cherché à établir des liens entre les traits de personnalité et les comportements face aux odeurs à l'aide d'auto-questionnaires comme l'EPQ-R (Eysenck Personality Questionnaire-

Revised (Eysenck et al., 1985)) ou l'IOQ (Importance of Olfaction Questionnaire (Croy et al., 2010)). Les résultats obtenus montrent par exemple que le score de la sous-échelle du mensonge issue de l'EPQ-R (reflétant les comportements sociaux « conformes » des individus ou leur tendance à faire semblant d'être bon) est corrélée avec le score de la sous-échelle « conséquence » de l'IOQ (reflétant la mesure par laquelle les personnes se fient à leur odorat pour prendre des décisions au quotidien). Autrement dit, plus les participants présentent des comportements sociaux dits « conformes », plus leur prise de décision est dépendante des odeurs environnantes. De ce fait, des études se sont alors intéressées à l'influence des traits de caractère sur les performances de discrimination olfactive. Ainsi, à partir de modèles de prédiction, il est démontré qu'une diminution du score de discrimination olfactive est associée à la prédiction d'un trait de caractère impulsif (Herman et al., 2018). Plus précisément, moins le sujet est impulsif, plus son score de discrimination est important. Des travaux antérieurs montrent l'implication d'autres traits de caractère dans les performances de discrimination. Par exemple, la prise de risque et la sensibilité accrue aux récompenses immédiates sont associées à des performances discriminatoires plus faibles (Bettison et al., 2013) ; plus une personne est de nature anxieuse, plus son score de discrimination est bon (Havlíček et al., 2012) ; plus les patients présentent un score de psychopathie (trouble de la personnalité caractérisé par de désordres émotionnels et des comportements antisociaux) élevé, plus leur score de discrimination est faible (Mahmut & Stevenson, 2012).

En fonction du contexte

Stimulation mono- et birhinale

L'étude de la latéralisation olfactive a donné lieu à de nombreuses publications à la fin du siècle dernier (Brand, 1999; Brand et al., 2000, 2001; Royet & Plailly, 2004). Pourtant, la variabilité de la discrimination olfactive selon le type de stimulation (monorhinale ou birhinale) a été peu investiguée. L'une des principales questions abordées est de savoir si les odeurs sont mieux discriminées avec la narine gauche ou la narine droite. Les données obtenues sont assez divergentes. Ainsi, des travaux démontrent que les stimuli olfactifs présentés au niveau de la narine droite des participants sont mieux discriminés que ceux présentés au niveau de la narine gauche (Zatorre & Jones-Gotman, 1990). Une étude postérieure indique que ce schéma n'est valable que si les participants sont droitiers (Hummel et al., 1998). En effet, les participants gauchers présentent de meilleures performances de discrimination avec leur narine gauche qu'avec leur narine droite, et inversement pour les participants droitiers (Hummel et al., 1998). Cependant, certains auteurs indiquent que les participants droitiers discriminent mieux les

odorants avec la narine gauche qu'avec la narine droite et qu'aucune différence n'est constatée chez les participants gauchers (Mahmut & Stevenson, 2016). Dans certains cas, aucune différence significative n'est retrouvée entre les deux narines (Poupon et al., 2017).

En dehors de la latéralisation manuelle, il est montré que des odorants présentés au niveau de la narine droite sont mieux discriminés uniquement lorsqu'ils sont inconnus pour le sujet (Savic & Berglund, 2000). D'autres auteurs (Feng & Zhou, 2019), dont les travaux questionnent l'effet de l'apprentissage olfactif sur la discrimination olfactive d'énantiomères, indiquent que deux énantiomères indiscernables (e.g., α -pinène) avant l'apprentissage le deviennent par la suite (environ 12 jours). De plus, ils montrent que lorsque l'apprentissage se fait par stimulation monorhinale, l'autre narine ne peut pas faire la distinction entre les deux énantiomères.

Bien que de nombreux désaccords subsistent, l'ensemble des études suggèrent cependant que la discrimination olfactive est influencée par le type de stimulation (mono ou birhinale), lui-même influencé par d'autres paramètres tels que la latéralisation manuelle ou l'apprentissage.

Modulations sensorielles intermodales : le cas de la vision

Un nombre croissant de recherches montrent que la perception des odeurs peut être modulée par la présence de différents « indices » non olfactifs (visuels ou auditifs), concernant la source et l'identité de l'odeur en question (Zellner & Kautz, 1990; Zellner et al., 1991; Gilbert et al., 1996). C'est aussi le cas pour la discrimination olfactive.

Dès le début du 20^{ème} siècle, l'étude du lien entre vision et performances de discrimination est étudiée. Ainsi, il a été montré que le score de discrimination olfactive est meilleur chez les participants aveugles par rapport aux participants voyants (Sorokowska et al., 2019) et ce, même chez les enfants (Mahner, 1909), bien que des exceptions peuvent être faites (Smith et al., 1993).

Il a également été mis en évidence que la présentation simultanée d'un distracteur visuel et d'un odorant (i.e., odeur de citron ou de fraise) influence les réponses données par les participants en fonction de la couleur du distracteur (Demattè et al., 2009). Ainsi, les résultats montrent que lorsque le distracteur visuel a une forme et une couleur incompatible avec l'odeur présentée, le sujet discrimine l'odeur de manière moins précise.⁵ De la même façon, Stevenson & Oaten, (2008) montrent que les participants commettent beaucoup plus d'erreurs de discrimination lorsque la couleur du liquide présentée n'est pas appropriée à l'odeur perçue (e.g., odeur de

⁵Par exemple, si l'odeur de fraise est présentée conjointement avec une forme de citron et / ou une couleur jaune, le sujet échoue plus souvent que si l'odeur est présentée avec une image de fraise et / ou la couleur rouge et, le cas échéant une forme et / ou couleur neutre (noir et blanc).

cerise avec la couleur verte)⁶. L'ensemble de ces travaux sous-entend que la modalité visuelle affecte la discrimination olfactive par l'intermédiaire de biais cognitifs conceptuels.

Bien que l'influence de la vision sur les autres modalités sensorielles soit très étudiée dans la littérature, l'implication d'autres modalités sensorielles dans les performances de discrimination olfactive existe. Par exemple, il est mis en évidence que l'audition participe à la modulation des performances discriminatoires des odeurs (Seo et al., 2011). Lorsque les participants effectuent un test de discrimination tout en écoutant un bruit de fond (verbal ou non verbal), leur score est significativement plus faible que dans la condition de silence (Seo et al., 2011).

Environnement culturel et sémantique

L'une des autres causes de variabilité retrouvée dans la discrimination olfactive repose sur l'environnement culturel et sémantique. Ainsi, une étude montre que les individus originaires d'Amazonie bolivienne ont des scores de discriminations olfactives plus faibles que les individus polonais (Sorokowska et al., 2014). Pour expliquer cette différence, les auteurs suggèrent trois hypothèses possibles : le profil cognitif (capacités cognitives), la culture des individus, i.e., très peu de connaissances sur les odeurs utilisées dans le test de discrimination chez les participants tsimanes, ainsi que les problèmes liés aux environnements expérimentaux différents dans lesquels les tests se sont déroulés. Cette étude assez complète expose de façon claire l'importance de l'environnement tant culturel que sémantique ou expérimental dans les performances de discrimination. Des travaux antérieurs ont déjà montré que le profil cognitif du sujet (compétences en matière de fonction exécutive et de mémoire sémantique), est lié à ses capacités de discrimination des odeurs (Hedner et al., 2010) : plus les scores obtenus aux tests d'évaluation de la fonction exécutive et de la mémoire sémantique sont élevés, meilleures sont les performances de discrimination. Concernant la culture et les origines, les travaux de Laska et Teubner (1999) et ceux de Feng et Zhou (2019) illustrent l'impact de la culture et des origines sur les performances de discrimination d'énantiomères. Dans l'étude de Laska et Teubner (1999) les participants originaires d'Allemagne discriminent aisément les deux énantiomères de l' α -pinène alors que ceci n'est possible qu'après un apprentissage chez des participants d'origine chinoise (Feng et Zhou, 2019). Le fait que certaines populations, selon leur culture et leurs origines, présentent des scores de discrimination plus faibles que d'autres,

⁶Les auteurs utilisent trois paires d'odeurs diluées dans de l'eau colorée associées à trois couleurs différentes : la fraise et la cerise dans de l'eau rouge, le citron et l'ananas dans de l'eau coloré en jaune et la carvone et l'herbe coupée dans de l'eau verte.

peut être expliqué par la familiarité perçue de l'odeur, relative à la fréquence d'exposition. En effet, il a été démontré que la discrimination dépend de la familiarité de l'odeur (Thomasdanguin et al., 2001), c'est-à-dire que plus l'odeur est familière, et donc rencontrée fréquemment, plus la discrimination est facile. Le lien qui s'établit entre discrimination olfactive et familiarité peut également expliquer le fait que l'entraînement olfactif soit à l'origine du renforcement des performances de discrimination. Des travaux montrent précisément qu'un entraînement olfactif permet d'augmenter les capacités discriminatoires des participants (Bende & Nordin, 1997; Olofsson et al., 2020).

4. Identification

L'identification olfactive peut être définie comme étant la capacité à reconnaître et nommer verbalement une odeur. L'Homme est ainsi capable de communiquer des informations sur la qualité d'une odeur perçue, comme identifier la catégorie à laquelle l'odeur appartient (e.g., florale, alimentaire, fruitée...). Cependant, il est bien plus difficile de nommer verbalement une odeur à la suite d'une stimulation. Ce phénomène est désigné par l'expression « *avoir une odeur sur le bout du nez* » (Lawless & Engen, 1977).⁷

La capacité d'identification peut être principalement évaluée de deux façons. Dans un cas, aucune information n'est fournie au participant sur l'odeur perçue et dans l'autre, plusieurs noms sont proposés dont l'un est celui correspondant à l'odeur perçue. Des tests spécifiques et employés en routine clinique peuvent être utilisés dans le cadre de l'évaluation de la capacité d'identification olfactive. Par exemple, l'UPSIT (University of Pennsylvania Smell Identification Test) (Doty et al., 1984b) ou le Sniffin'Sticks Identification Test (Hummel et al., 1997) sont couramment utilisés. Le SDOIT (San Diego Odor Identification Test) est un autre test initialement conçu pour les enfants (Markison et al., 1993; Anderson et al., 1995) mais également utilisé chez les adultes (Morgan et al., 1995; Murphy et al., 2002; Schubert et al., 2008; Krantz et al., 2009). Plus récemment, le NIH Toolbox (Gershon et al., 2010; Dalton et al., 2013) permet aussi d'évaluer la capacité d'identification olfactive.

⁷ Cette expression fait référence à celle « avoir un mot sur le bout de la langue. » utilisée lorsqu'une personne est incapable de retrouver un mot précis, bien qu'elle soit certaine de le connaître et qu'elle ait le sentiment que la récupération du mot est imminente.

A. Évaluation

Cette partie vise à présenter les deux tests couramment utilisés en recherche et dans le domaine clinique à savoir le Sniffin'Sticks Identification Test et l'University of Pennsylvania Smell Identification Test.

Sniffin'Sticks Identification Test

Contrairement aux tests de discrimination ou d'identification, il n'est pas nécessaire de bander les yeux du sujet pour ce test. Le test est composé de seize feutres imprégnés chacun par un odorant différent (orange, menthe poivrée, cannelle...). Chaque feutre est alors présenté une seule fois au sujet avec un intervalle d'au moins 30 secondes. Pour chaque présentation, une fiche comportant quatre noms d'odeurs et le feutre odorant sont présentés simultanément au sujet qui doit alors identifier correctement l'odeur contenue dans le feutre. Le score d'identification correspond au nombre de réponses correctes, soit un score final sur 16 (Hummel et al., 1997 ; Rumeau et al., 2016).

University of Pennsylvania Smell Identification Test

L'UPSIT ou University of Pennsylvania Smell Identification Test est un test conçu par Doty et al., (1984) permettant d'évaluer les capacités d'identification olfactive. Le test comporte quatre livrets contenant chacun 10 odorants. Ce test se compose donc de 40 odorants différents. Situés en bas de chaque page (une page correspondant à un stimulus), les stimuli olfactifs se présentent sous la forme de microcapsules, que le participant doit gratter puis sentir (Figure 18). Pour chaque odorant, la question « Cette odeur sent plus... » est suivie de quatre propositions différentes (e.g., « chocolat », « banane », « oignon », « jus de fruit »). Un test de choix forcé est ensuite réalisé par le sujet, c'est-à-dire qu'il doit identifier l'odeur en s'aidant des quatre choix proposés et qu'une réponse est obligatoire même dans le cas où le participant ne perçoit aucune odeur ou n'est pas sûr de lui. Le score d'identification correspond au nombre de réponses correctes données lors du test, soit un score total sur 40.

Ce test se décline également en une version plus courte avec seulement douze items, et intitulé Brief Smell Identification Test (B-SIT) (Doty et al., 1996).

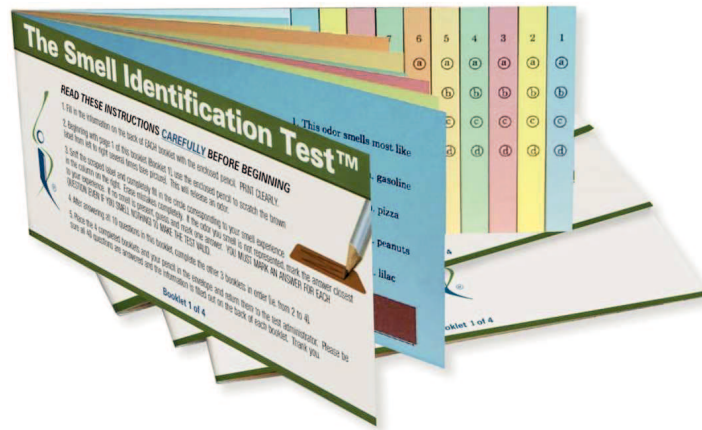


Figure 18 : University of Pennsylvania Smell Identification Test. MediSense® (www.smelltest.eu)

B. Variabilité

Comme mentionné à plusieurs reprises, la perception olfactive est modulée par un certain nombre de facteurs relatifs au stimulus, au sujet ainsi qu'au contexte. Faisant partie de la perception des odeurs, l'identification olfactive est elle aussi modulée par de nombreux facteurs.

En fonction du stimulus, cas de la qualité olfactive

La qualité du stimulus olfactif s'avère être un facteur de variabilité important de l'identification olfactive. Par exemple, un odorant dit « pur » et un mélange contenant plusieurs odorants ne possèdent pas la même qualité olfactive. Il est alors d'autant plus difficile d'identifier plusieurs odorants présents dans un mélange plutôt qu'un odorant unique (Laing & Francis, 1989). En effet, les travaux conduits par Laing & Francis (1989) montrent que plus le nombre d'odorants mélangés augmente plus l'identification olfactive est difficile. Dans cette étude, les participants effectuent une tâche d'identification avec sept odorants différents présentés successivement. Par la suite, il est demandé aux participants d'identifier les différentes odeurs perçues dans un mélange d'odorants, composé d'une à cinq des molécules odorantes précédemment identifiées. Les résultats révèlent que le pourcentage d'identifications correctes des qualités olfactives est divisé par deux à chaque fois qu'un odorant est ajouté au mélange. Plus précisément, le score d'identification passe de 80% pour une seule molécule odorante à 40% pour les mélanges composés de deux odorants, puis à 20% pour ceux de trois odorants, et devient quasiment nul pour ceux de quatre ou cinq odorants différents. D'ailleurs, il est reconnu que l'Homme ne serait capable d'identifier que seulement quatre ou cinq molécules odorantes différentes au maximum au sein d'un mélange complexe (Livermore & Laing, 1998). Au-delà, les individus

perçoivent une odeur unique composée de différentes molécules odorantes. Ce phénomène est appelé perception olfactive synthétique, opposée à la perception dissociative, c'est-à-dire percevoir et identifier une odeur pour chaque odorant présent (Livermore & Laing, 1998). Des résultats similaires sont observés chez des participants experts (Livermore & Laing, 1996; Poupon et al., 2018) suggérant alors le fait que l'entraînement et/ou l'expérience ne modifie pas le nombre de molécules odorantes pouvant être correctement identifiées au sein d'un mélange d'odorants. Néanmoins, l'étude de Poupon et al., (2018) souligne qu'un court entraînement (cinq jours) chez des participants novices améliore l'identification d'odorants uniques, tandis que l'expertise affine la capacité d'identification des odorants présents dans un mélange. En d'autres termes, les participants experts traitent les mélanges de deux ou trois odorants plus efficacement que des participants novices car ils sont capables de reconnaître les odorants présents avec une plus grande précision. Pour expliquer ces résultats, des auteurs émettent l'hypothèse d'une limitation physiologique restreignant les capacités d'identification d'odorants présents dans un mélange (Jinks & Laing, 1999). Ils proposent alors que l'incapacité à identifier plus de quatre ou cinq odorants en mélange soit due à une inhibition des neurones récepteurs olfactifs par les molécules odorantes *via* des mécanismes de compétition, ou à la perte de l'identité des odeurs perçues (i.e., les odeurs perçues deviennent inconnues) par l'intermédiaire de changements dans le code spatial (processus par lesquels les caractéristiques essentielles des molécules odorantes sont traduites en schémas d'activité neuronale au sein du circuit cérébral olfactif).

En fonction de l'individu

Âge

L'âge joue un rôle important dans les capacités d'identification olfactive (Doty & Kamath, 2014). En effet, l'identification olfactive est une tâche mémorielle faisant appel à la mémoire sémantique associée au langage. De ce fait, les enfants semblent moins aptes à identifier verbalement les odeurs que les adultes (Monnery-Patris et al., 2009). Cependant, plusieurs études tendent à montrer que les performances d'identification des odeurs diminuent avec l'âge (Doty et al., 1984a; Larsson et al., 2000, 2005; Shu et al., 2007; Menon et al., 2013; Xu et al., 2020) (Figure 19). De récents travaux ont examiné les capacités d'identification olfactive dans quatre groupes d'âges (groupe A à D) chez plus de 1400 participants âgés entre 4 et 80 ans (Sorokowska et al., 2015). Les résultats obtenus indiquent que les groupes A (enfants < 16 ans) et D (adultes > 55 ans) ont un score d'identification significativement plus faible que les groupes B (jeunes adultes = 16-35 ans) et C (adultes = 36-55 ans). Par la suite, ces mêmes

auteurs ont réalisé une analyse plus approfondie en séparant les participants selon huit groupes d'âges (groupe 1 à 8) (Sorokowska et al., 2015). Ainsi, les auteurs ont montré d'une part que le groupe 1 (enfants âgés de 9 ans et moins) obtient des scores significativement plus faibles que les groupes 2 à 6 (personnes âgées de 10 à 59 ans), et d'autre part que le groupe 7 (personnes âgées de 60 à 69 ans) obtient des scores plus faibles que les groupes 3 à 5 (personnes âgées de 20 à 49 ans). Enfin, les enfants du groupe 2 (âgés de 10 à 19 ans) obtiennent des scores significativement plus bas que les personnes du groupe 3 (âgées de 20 à 29 ans) (Sorokowska et al., 2015). Cette étude suggère ainsi une augmentation des performances d'identification olfactive pendant l'enfance jusqu'à atteindre un plateau à l'âge adulte. Ceci est ensuite suivi d'une diminution progressive au cours du vieillissement.

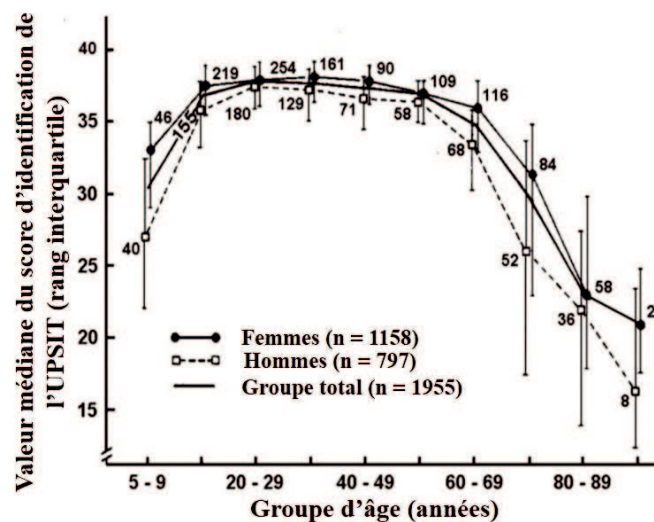


Figure 19 : Score d'identification obtenus pour le University of Pennsylvania Smell Identification Test (UPSIT) en fonction de l'âge et du genre dans un large panel d'individus. D'après Doty et al., 1984.

Sexe

La question du sexe dans l'identification olfactive est un sujet dont les données sont encore assez controversées. Effectivement, certains travaux tendent à montrer que les femmes sont prédisposées à mieux identifier les odeurs que les hommes (Cain et al., 1988; Öberg et al., 2002; Good et al., 2007) et ce, même chez les enfants ou les personnes âgées de plus de 75 ans (Richman et al., 1995; Doty et al., 2011). Les travaux de Doty et al., (1985) précisent que ces performances plus développées chez les femmes peuvent être généralisées à différentes cultures (africaines, asiatiques et américaines). Pourtant, dans quelques travaux aucune interaction significative entre le sexe et les performances d'identification olfactive n'est mise en évidence (Evans et al., 1995; Larsson et al., 2000; Sorokowska et al., 2015). Une récente méta-analyse

menée sur plus de 8 000 participants d'âges très variés (< 18 ans, 18-50 ans et > 50 ans) a démontré que la différence de sexe dans l'identification olfactive n'existe que pour le groupe d'âge 18-50 ans (Wang et al., 2019). Chez ces individus, les femmes présentent des scores d'identification olfactive supérieurs aux hommes. Concernant les groupes d'âges < 18 ans et > 50 ans, aucune différence n'est observée dans cette méta-analyse.

Pathologies

Outre l'âge et le sexe, les performances d'identification olfactive sont affectées par différents types de pathologies telles que les maladies neurodégénératives, psychiatriques ou neurologiques.

La tâche d'identification olfactive requiert l'intervention de la mémoire sémantique et du cortex olfactif. De ce fait, les maladies neurodégénératives comme la maladie d'Alzheimer ou la maladie de Parkinson affectent irréfutablement cette capacité. Ainsi, les patients atteints de la maladie d'Alzheimer ou de Parkinson présentent un déclin de leurs performances d'identification olfactive, comparés à des personnes non atteintes du même âge (Doty et al., 1987, 1991a, 1991b; Moberg et al., 1997; Devanand, 2016). Devanand (2016) indique que ce déclin est principalement provoqué par des lésions retrouvées au niveau du cortex olfactif primaire (bulbe olfactif et ses projections vers les cortex piriforme, amygdalien et entorhinal) et du cortex olfactif secondaire (hippocampe, cortex orbitofrontal). De plus, les résultats d'une étude suggèrent que le score obtenu (identification correcte ou incorrecte) lors de l'identification de certaines odeurs (cannelle, orange, ananas ou menthe poivrée) permettrait le dépistage prédictif d'une démence et/ou d'un déclin cognitif au sein d'une population de personnes âgées (Ding et al., 2020).

Par ailleurs, d'autres pathologies comme la schizophrénie, les troubles bipolaires, la psychose et l'épilepsie sont à l'origine d'une diminution des performances d'identification (Kopala et al., 1994; Kohler et al., 2001; Brewer et al., 2003; Desai et al., 2015; Takahashi et al., 2018; Hwang et al., 2020; Li et al., 2021). Des travaux menés chez des patients schizophrènes ont démontré que ces patients ont des performances d'identification olfactive plus faibles que les patients sains (Takahashi et al., 2019). Des données similaires sont aussi observées dans une population de patients pédiatriques (< 18 ans) (Takahashi et al., 2019). Dans la schizophrénie, le déclin des capacités d'identification est un marqueur spécifique de la maladie (Li et al., 2020). À l'inverse, chez les patients atteints de troubles bipolaires, cette diminution est considérée comme un trait pathologique (Li et al., 2021).

État émotionnel : cas de l'état de stress

Depuis ces dernières années, il est démontré que l'état émotionnel du sujet peut jouer un rôle dans l'identification olfactive. Ainsi, des travaux visant à étudier les capacités d'identification olfactive chez des vétérans de guerre présentant un état de stress post-traumatique montrent que le score d'identification est négativement corrélé à l'agressivité et l'impulsivité (Dileo et al., 2008). Des données similaires sont obtenues dans une étude examinant l'association entre les réponses émotionnelles et physiologiques au stress (Hoenen et al., 2017). En effet, les auteurs montrent que la colère est associée à une diminution des performances d'identification et qu'un taux de cortisol salivaire important est associé à de meilleures capacités d'identification. Ces résultats sont soutenus par ceux retrouvés quelques années plus tôt par Matheson & Anisman (2009), montrant que la colère est associée à une réduction du taux de cortisol, et par Kazén et al. (2012) démontrant que la colère est négativement corrélée avec le taux de cortisol et, que le taux de cortisol est positivement corrélé avec les performances cognitives. L'ensemble de ces données suggère alors que la diminution des performances d'identification olfactive retrouvée dans la colère peut être due à un taux de cortisol bas (Matheson & Anisman, 2009; Kazén et al., 2012). Le cortisol est une hormone corticosurrénalienne permettant d'assurer certaines fonctions physiologiques (e.g., néoglucogénèse, dégradation protéique et graisseuse...). Dans le stress, cette hormone permet de soutenir l'organisme notamment en maintenant un taux de glucose sanguin suffisant pour le cerveau. Un taux de cortisol élevé est alors retrouvé en cas de stress. Les effets du cortisol dans les émotions, la cognition et le comportement sont cependant assez complexes. Ainsi, alors que certains auteurs montrent qu'un taux de cortisol élevé entraîne une détérioration de la fonction cognitive en générale (Lee et al., 2007; Ouanes & Popp, 2019), d'autres estiment qu'un taux modéré de cortisol peut avoir des effets bénéfiques (de Kloet et al., 1999). Ici, la question de savoir si les performances d'identification olfactive peuvent être modulées en fonction de l'état émotionnel, et en particulier selon l'état de stress du sujet, nécessite des travaux supplémentaires.

État de satiété

L'état de satiété, ou à l'inverse l'état de faim, est un état physiologique qui joue un rôle dans la perception olfactive. De manière générale, il est suggéré que les capacités olfactives sont meilleures en état de faim qu'en état de satiété (Cameron et al., 2012). En ce qui concerne spécifiquement l'identification olfactive, il est montré que des participants en état de faim (à jeun depuis 8h ou 16h) présentent un score d'identification plus important que les participants en état de satiété (après avoir consommé un repas) (Hanci & Altun, 2016; Ulusoy et al., 2017).

Ce phénomène, qu'il est nécessaire d'approfondir, peut néanmoins être expliqué par l'importance de l'olfaction pour la survie de l'animal et la recherche de nourriture (Aimé et al., 2007) mais aussi dans la régulation de la prise alimentaire. Le système olfactif est affecté par l'état nutritionnel de l'organisme, et joue ainsi le rôle de « capteur interne » aussi bien chez l'Homme (Cameron et al., 2012) que chez l'animal (Farhadian et al., 2012). Les systèmes olfactifs et endocriniens sont étroitement liés. Les hormones et les peptides métaboliques tels que la leptine, la ghréline ou l'insuline, pouvant initier (orexigène) ou stopper la prise alimentaire (anorexigène), interagissent avec l'hypothalamus et plusieurs autres régions cérébrales dont le système olfactif (Williams et al., 2011). Toutefois, la relation entre identification olfactive et état de satiété a été peu investiguée.

En fonction du contexte

L'identification olfactive est une tâche mentale qui fait appel à la mémoire sémantique (Larsson et al., 2004). En effet, les connaissances en matière d'olfaction sont souvent implicites et l'étape d'identification des odeurs est complexe. Pour cela, la majorité des études utilisent un amorçage sémantique, en proposant plusieurs noms d'odeurs au sujet pour en faciliter l'identification. Au milieu des années 2000, des travaux se sont intéressés à l'amorçage sémantique afin de déterminer à quel niveau de traitement cognitif ce contexte sémantique interférait avec le processus spontané (Rouby et al., 2005). Les auteurs ont alors montré que les participants éliminent rapidement les noms qui sont trop éloignés de l'odeur en question et notamment ceux dont la valence hédonique ne correspond pas. Par exemple, si les labels « naphthaline », « fromage » et « marée » sont proposées pour identifier l'odeur de la vanille, les noms « naphthaline », « fromage » et « marée » sont éliminés et le score d'identification est de 100% pour l'ensemble des participants. À l'inverse, si les labels « noix de coco », « chocolat », « vanille » et « amande » sont proposés, les participants identifient moins facilement l'odeur de la vanille, notamment parce que les noms proposés sont proches d'un point de vue sémantique. Cette étude (Rouby et al., 2005), montre également qu'en l'absence de label, l'identification est beaucoup plus difficile, bien que des exceptions existent comme c'est le cas pour l'odeur de lavande par exemple (Figure 20). Ces résultats suggèrent donc que les noms d'odeurs proposées lors de l'identification olfactive doivent être soigneusement choisis.

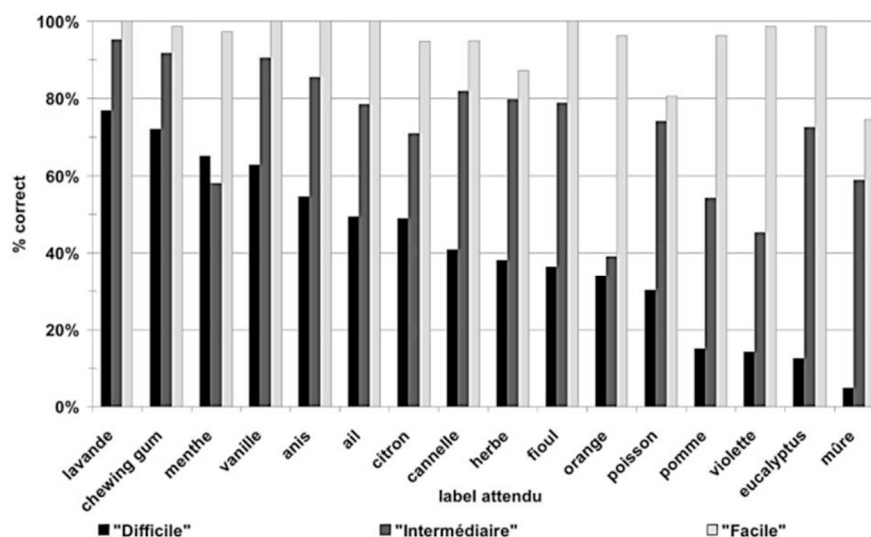


Figure 20 : Influence des indices sémantiques sur le choix du label attendu, en pourcentage, lors de trois tests au difficulté différente.

Issue de Rouby et al., 2005.

Légende : Facile : quatre noms d'odeurs très différents proposés ; intermédiaire : quatre noms d'odeurs appartenant à la même catégorie ; difficile : aucun nom fourni.

Parallèlement à ces travaux, une étude indique que les participants décrivent et identifient les odeurs selon leur passé autobiographique (Sulmont-Rossé et al., 2005). Par exemple, une odeur d'huile d'olive est labélisée par certains participants comme étant une odeur d'assaisonnement de poissons en conserves (sardines), ou encore l'odeur de cerise comme étant une odeur de médicament ou de bonbons. Une étude comparative récente menée chez des participants néerlandais ayant une vie sédentaire et des participants issus d'une tribu malaisienne ayant une vie de chasseur-cueilleur corrobore ces données (Majid et al., 2018). Effectivement, lors d'une tâche d'identification, les participants sédentaires proposent des descripteurs concrets sur l'odeur perçue (e.g., « fleuriste » pour une odeur florale) ou en lien avec des situations quotidiennes (e.g., « ça sent comme lorsqu'on suit un camion poubelle »). À l'inverse, les participants « chasseurs-cueilleurs » utilisent des termes plus abstraits (e.g., « ça sent le moisi »), mais fournissent des réponses beaucoup plus rapides que les participants néerlandais (2 secondes vs. 13 secondes). D'autres travaux indiquent que plus les individus sont confrontés régulièrement aux odeurs, plus ils les identifient de manière spécifique (Sezille et al., 2014). Par exemple, des aromaticiens ou parfumeurs identifient les odeurs perçues à l'aide de descripteurs tels que « floral », « fruité », « épicé » ou « aldéhyde », tandis que des novices utilisent plutôt les termes de « sucré », « bonbon » ou « vomé » (Sezille et al., 2014). La conceptualisation sémantique de l'odeur perçue est donc différente en fonction de la culture, du

type de vie et de l'expérience olfactive du sujet. L'ensemble de ces travaux suggère que l'identification olfactive est une tâche cognitive idiosyncrasique. Cela signifie que les odorants utilisés lors de la tâche d'identification olfactive doivent être très familiers pour le sujet (Cain, 1979; Deems et al., 1991; Hummel et al., 1997), sans quoi il lui sera difficile d'identifier l'odeur correctement. C'est pourquoi, certains auteurs (Shu et al., 2007; Oleszkiewicz et al., 2016) évoquent l'importance d'adapter les labels et les odorants selon la population ciblée.

5. Troubles de la perception olfactive

Le trouble olfactif, également appelé dysfonctionnement olfactif ou dysosmie olfactive, est une perte de la capacité à sentir les odeurs ou une modification dans la façon de les percevoir. Les troubles de la perception olfactive concernent une part importante de la population mondiale et sont fréquemment associés à d'autres types de pathologies telles que la dépression, les maladies respiratoires, psychiatriques et neurodégénératives, les traumatismes crâniens (Kimmelman, 1993) ou plus récemment avec la Covid-19 (voir, Tableau 4 ci-après). Les troubles olfactifs constituent une gêne notable dans la vie quotidienne des personnes atteintes (Deems et al., 1991) et méritent donc d'être pris en considération.

Les différents troubles olfactifs peuvent être classifiés de manière non exhaustive selon le type (quantitatif, qualitatif) et le degré d'atteinte de la fonction olfactive. Ainsi, une incapacité totale à percevoir et à détecter des odeurs est appelée anosmie totale tandis que l'incapacité à percevoir certaines classes d'odeurs est une anosmie partielle. Une diminution de la sensibilité olfactive, c'est-à-dire une diminution de la capacité de détection des odeurs, est appelée hyposmie. L'ensemble des troubles sont présentés dans le tableau suivant (Tableau 3).

	Trouble olfactif	Définitions
Trouble quantitatif	Anosmie :	
	Totale	Incapacité totale à détecter les odeurs
	Partielle	Incapacité à détecter certaines classes d'odeurs
	Unilatérale	Incapacité à détecter une odeur dans une seule narine
	Spécifique	Incapacité à détecter des odeurs spécifiques (<i>e.g.</i> , androsténone)
	Hyposmie :	
	Totale	Diminution de la sensibilité olfactive pour toutes les odeurs
	Partielle	Diminution de la sensibilité olfactive pour certaines classes d'odeurs
	Hyperosmie :	
	Totale	Sensibilité accrue pour toutes les odeurs
Partielle	Sensibilité accrue pour certaines classes d'odeurs	
Trouble qualitatif	Agnosie	Incapacité verbale à identifier, comparer et qualifier la perception olfactive bien que le sujet soit capable de différencier deux odorants et de les reconnaître.
	Parosmie	Distorsion de la perception qualitative de certaines odeurs
	Cacosmie	
	Fantosmie	Perception d'une odeur en l'absence de toute stimulation olfactive (hallucination olfactive)

Tableau 3 : Terminologie clinique des principaux troubles olfactifs.
D'après Kimmelman, 1993 et Brand, 2001

Ces troubles peuvent être causés par un nombre considérable de processus pathologiques affectant les différentes parties du système olfactif (muqueuse olfactive, bulbe olfactif, structures centrales du système olfactif...). Ces processus pathologiques peuvent ainsi être à l'origine de troubles de la perception olfactif (anosmie, hyposmie ... etc) réversibles ou non (Tableau 4). Il est important de différencier les troubles provoqués par un endommagement des structures centrales et périphériques – dits troubles neurosensoriels- de ceux bloquant l'accès des odorants à l'épithélium olfactif alors appelés troubles de la conductivité (Kimmelman, 1993).

Classes	Troubles de la conductivité	Troubles neurosensoriels
Inflammation	<u>Rhino-sinusite</u> : bactérienne, virale, allergique, fongique, polypose, médicamenteuse <u>Troubles immunitaires</u> : maladie de Wegener, sarcoïdose, maladie de Sjogren	Abcès cérébral post-viral, troubles immunitaires (maladie de Wegener, sarcoïdose, scléroses multiples)
Traumatisme	Œdème muqueux, corps étranger, chirurgie nasale, déformation du septum nasal, laryngectomie	Traumatisme crânien fermé, troubles post-chirurgicaux (chirurgie nasale, de la base du crâne ...)
Congénital - Développemental	Atrésie choanale, sténose vestibulaire, hypertrophie adénoïde, kystes (nasolabial, globulomaxillaire)	Absence de neuroépithélium (agénésie, intra-utérine ou infection virale précoce postnatale) Syndrome de Kallmann de Morsier
Dégénération - Toxicité	Rhinite atrophique	Maladie cérébrovasculaire athéroscléreuse ou athérosclérotique, maladies neurodégénératives (Alzheimer, Parkinson), âge, migraine, toxine industrielle, exposition aux médicaments
Endocrine - Métabolique	Grossesse (rhinite)	Diabètes (type 1 et 2), maladie d'Addison, carence en vitamine A et B, insuffisance rénale, cirrhose
Néoplasme	<u>Tumeurs bénignes</u> : papillome, ostéome, angiofibrome, schwannome <u>Tumeurs malignes</u> : carcinome épidermoïde, adénocarcinome, métastatique	<u>Tumeurs bénignes</u> : méningiome, craniopharyngiome, gliome <u>Tumeurs malignes</u> : esthésioneuroblastome, leucémie, métastatique

Tableau 4 : Étiologie des dysfonctionnements olfactifs.

D'après Kimmelman, 1993.

A. Inflammation

L'inflammation est l'une des causes les plus courantes et les plus bénignes des troubles olfactifs. Bien souvent passagère et principalement provoquée par des infections virales des voies respiratoires supérieures (Deems et al., 1991; Seiden, 2004), l'inflammation peut engendrer des troubles temporaires et/ou chroniques de la perception olfactive à la suite d'infections sévères et prolongées notamment parce que les neurones olfactifs et les cellules basales de la muqueuse olfactive sont touchés (Choi & Goldstein, 2018), portant alors préjudice au développement de

nouveaux neurones olfactifs. Lors d'une infection de l'organisme par le virus SARS-CoV-2 (Covid-19), une hyposmie voire dans certains cas une anosmie associée ou non à d'autres symptômes, sont retrouvés chez de nombreux patients (Heidari et al., 2020; Lovato et al., 2020; Meng et al., 2020). D'un point de vue fonctionnel, pour pénétrer dans les cellules, le virus se lie aux récepteurs cellulaires de l'enzyme de conversion de l'angiotensine 2 (ACE2) (Hoffmann et al., 2020). Ce type de récepteurs est retrouvé principalement au niveau des poumons (Lukassen et al., 2020), mais aussi au niveau des cellules neuronales et gliales du système nerveux central (Khan & Gomes, 2020). Il est également démontré que le récepteur ACE2 est présent dans l'épithélium olfactif au niveau de cellules non-neuronales, les cellules sustentaculaires (Brann et al., 2020). L'infection de ces cellules conduit ainsi à une anosmie et une perturbation de la perception olfactive.

L'exposition à des agents externes tels que des produits chimiques, des polluants, le tabac et / ou des poussières ainsi que la prise de certains médicaments (e.g., glucocorticoïdes) peuvent être à l'origine d'une inflammation. Cela peut alors entraîner des effets irréversibles comme une perte ou une diminution chronique de l'odorat, d'autant plus que l'exposition est prolongée et répétée (Dalton et al., 2010; Altman et al., 2011; Doty, 2015; Chang & Glezer, 2018).

B. Traumatisme

L'origine d'un traumatisme peut être d'ordre chirurgicale (i.e., chirurgie des sinus) ou accidentelle (i.e., traumatisme crânien). Du fait de leur localisation, les structures périphériques du système olfactif (neurones olfactifs et bulbe olfactif) sont extrêmement sensibles aux traumatismes, en particulier aux traumatismes crâniens. En effet, ceux-ci peuvent provoquer diverses complications telles que des déviations du tractus naso-sinusien, des cisaillements ou des étirements des fibres nerveuses olfactives au niveau de la lame criblée, des fractures des os du nez ou, dans les cas les plus graves, des hémorragies au niveau du bulbe olfactif et du cortex olfactif primaire (Howell et al., 2018). Ces complications peuvent ainsi provoquer des dysfonctionnements olfactifs comme une anosmie ou une hyposmie. Il existe un lien entre le degré du traumatisme crânien (léger, moyen, sévère) et le risque d'être atteint d'anosmie : plus le traumatisme crânien est important, plus le risque de développer une anosmie est grand (Costanzo & Zasler, 1991; Costanzo et al., 2012). Le rétablissement de la fonction olfactive est variable et dépend du traumatisme (type, complications, degré d'atteinte) mais également de l'âge du patient, de la durée et de la sévérité du trouble (Reden et al., 2006; London et al., 2008). Plusieurs études rapportent le fait que seulement 30% environ des patients souffrant de troubles olfactifs à la suite d'un traumatisme crânien récupèrent leur fonction olfactive (Costanzo &

Becker, 1986; Doty et al., 1997; Drummond et al., 2018) et ce, jusqu'à cinq années après les faits (Duncan & Seiden, 1995). Ces études montrent ainsi que pour une grande majorité des patients, il n'y a aucune amélioration du trouble, voire une aggravation dans certains cas. Les études portant sur les troubles olfactifs survenant à la suite d'un traumatisme chirurgical sont peu nombreuses. L'un des traumatismes chirurgicaux le plus connu est la laryngectomie (ablation du larynx). Cet acte chirurgical induit des troubles olfactifs, en particulier une anosmie, bien que cette opération ne touche pas directement les voies nasales (Moore-Gillon, 1985; Mumovic & Hocevar-Boltezar, 2014). En effet, les voies nasales n'étant plus reliées au tractus respiratoire après ce type de chirurgie, l'air ne pénètre plus dans les fosses nasales. Par conséquent, les molécules odorantes n'atteignent plus l'épithélium olfactif, engendrant une anosmie totale (Caldas et al., 2011), voire parfois une dégénérescence du neuroépithélium et des cellules glandulaires (Fischer et al., 1992; Miani et al., 2003). Néanmoins, certains auteurs observent plutôt une atrophie de la muqueuse nasale respiratoire, et non de la muqueuse olfactive (Fujii et al., 2002).

C. Dégénération et toxicité

La dégénérescence cérébrale est un phénomène de détérioration des cellules et des tissus du système nerveux. Ce phénomène apparaît notamment dans le cas de maladies neurodégénératives mais également avec l'âge, et provoque des dysfonctionnements olfactifs. Ainsi, les patients atteints de la maladie d'Alzheimer, de Parkinson ou de Huntington présentent généralement une hyposmie ou une anosmie sévère (Hummel et al., 2007; Hüttenbrink et al., 2013). Autre trouble neurologique, l'épilepsie peut causer divers troubles olfactifs concomitants comme une anosmie ou une fantosmie, c'est-à-dire une hallucination olfactive (Nakken et al., 2009; Savage et al., 2017). Bien que le phénomène soit rare, des cas de fantosmie sont également rapportés chez des patients migraineux (Fuller & Guiloff, 1987; Coleman et al., 2011; Mainardi et al., 2017).

D. Pathologies métaboliques et endocriniennes

Dans le domaine des maladies métaboliques et endocriniennes, le diabète constitue un facteur de risque dans le développement de troubles olfactifs comme l'anosmie ou l'hyposmie (Brämerson et al., 2004). Il est important de noter que le type de diabète (type 1 ou type 2) ne semble pas influencer l'apparition des troubles olfactifs (Le Floch et al., 1993). Les patients atteints d'un diabète de type 2 (Brady et al., 2013; Gouveri et al., 2014), tout comme les diabétiques de type 1 (Duda-Sobczak et al., 2017) montrent une diminution de leur fonction

olfactive comparés à des patients sains. De récents travaux dans ce domaine ont étudié le lien entre traitement diabétique et troubles olfactifs. Ils montrent que les patients diabétiques recevant un traitement insulinique présentent une forte prévalence de fantosmie comparé à des patients non diabétiques (Chan et al., 2018). Par ailleurs, parmi ces patients diabétiques, les auteurs (Chand et al., 2018) soulignent que les patients suivant des traitements « agressifs » (traitement oral ou insulinique) tendent à développer une hyposmie ou anosmie sévère, par rapport à ceux n'utilisant pas de traitement médicamenteux. La variation importante du taux de glucose sanguin, principalement un taux de glucose sanguin trop élevé sur une longue période et ce, de manière répétée, induit une neuropathie dont l'apparition est l'une des principales explications possibles dans la relation diabète et troubles olfactifs.

E. Pathologiques néoplasiques

Les pathologies néoplasiques, ou tumeurs, sont caractérisées par le développement et la prolifération anormale de nouvelles cellules donnant naissance à de nouveaux tissus. Les troubles olfactifs retrouvés dans ce type de pathologies peuvent être causés par la tumeur en elle-même ou par le traitement visant à détruire le néoplasme. Effectivement, certains travaux ont montré que la chimiothérapie est à l'origine de certains troubles (Suga et al., 2011) comme la parosmie (i.e., distorsion de la perception qualitative de certaines odeurs) (Müller et al., 2006). Ceci pourrait être dû à la cytotoxicité des molécules chimiques utilisées interférant avec la régénération des cellules basales du neuroépithélium olfactif (Chmelar et al., 2014). Cependant, certaines tumeurs, de par leur localisation, diminuent voire bloquent la voie d'accès des odorants aux neurones olfactifs, ce qui induit une hyposmie ou plus rarement une anosmie chez ces patients, comme pour le cas de l'angiofibrome par exemple (Suroyo & Budianto, 2020). Ces troubles peuvent perdurer jusqu'à quatre années après l'ablation de la tumeur (Mishra et al., 2020). Une anosmie peut également être observée dans les cas d'un esthésioneuroblastome, tumeur maligne des cavités naso-sinusiennes se développant au dépend du nerf olfactif (Rodgers et al., 2012).

F. Pathologies congénitales et développementales

Comme énoncé au début de ce chapitre, de nombreux pseudogènes peuplent les gènes codant les récepteurs olfactifs ce qui induit des modifications de perception olfactive, en particulier en ce qui concerne la perception de la molécule d'androsténone (Cf. Aspects génétiques). Ces variations génétiques entraînent alors une anosmie spécifique pour certains odorants. Certains troubles olfactifs, notamment les anosmies, peuvent être d'ordre purement génétique, de forme

sporadique ou héréditaire, sans que d'autres facteurs externes (pathologies, inflammations, traumatismes) n'interviennent. L'anosmie congénitale est une anomalie rare due à un défaut de développement des bulbes olfactifs ou à une anomalie du tissu olfactif. À la suite d'une biopsie, il est démontré que les patients atteints d'anosmie congénitale ne présentent pas d'épithélium olfactif, ce qui explique alors l'anosmie (Jafek et al., 1990). Plus récemment, il a été mis en évidence l'implication d'un gène spécifique dans l'anosmie congénitale héréditaire : le gène CNGA2 (Sailani et al., 2017). Toutefois, une anosmie congénitale de forme sporadique reste tout de même possible (Costa et al., 2021). Bien que, de manière générale, ce type d'anosmie soit sporadique, certaines anosmies congénitales peuvent être associées à des maladies génétiques comme le syndrome de Kallman par exemple, provoqué à la fois par une anomalie de développement du système olfactif mais également de la migration des neurones à gonadolibérine (GnRH), à l'état embryonnaire. La particularité de cette pathologie est donc la présence conjointe d'un hypogonadisme hypogonadotrophique (hypo-développement des glandes sexuelles dû à un déficit en GnRH) et d'une anosmie associée à une hypoplasie voire une aplasie bilatérale des bulbes olfactifs (Kallman et al., 1944; Dodé & Hardelin, 2009; Nand et al., 2016). D'autres travaux montrent que les patients atteints du syndrome de Kallman présentent une réduction du volume de leur bulbe olfactif ainsi qu'une réduction de la profondeur du sillon olfactif (Ottaviano et al., 2015). Ces auteurs (Ottaviano et al., 2015) démontrent également que chez les patients atteints du syndrome de Kallman le score de la fonction olfactive (somme des scores de seuil de détection, discrimination et identification) obtenu avec le test Sniffin'Sticks est corrélé positivement avec le volume du bulbe olfactif et la profondeur du sillon olfactif.

Chapitre 3: Hédonicité olfactive

« Tout plaisir est de par sa nature même, un bien,
mais tout plaisir ne doit pas être recherché. »

Épicure, Lettre à Ménécée. 342 - 270 av. J.C.

I. Introduction

L'odorat est un sens primitif qui entretient d'étroites relations avec les émotions (Soudry et al., 2011; Kadohisa, 2013). Ces dernières sont caractérisées par des changements synchronisés dans plusieurs composantes de l'organisme à savoir les composantes subjective, physiologique, expressive, cognitive et motivationnelle (Scherer, 2000). De nombreux travaux expérimentaux utilisant des stimulations olfactives mettent en évidence des changements dans ces différentes composantes en fonction de l'hédonicité de l'odeur, à savoir son caractère agréable ou désagréable. Ceci témoigne de la part importante que prend l'hédonicité dans le percept olfactif. Dès la fin du siècle dernier, l'intérêt pour l'hédonicité olfactive s'accroît dans le champ des neurosciences et de la psychologie. Les auteurs cherchent alors à évaluer l'hédonicité des odeurs présentes dans l'environnement en essayant par exemple de trouver des odeurs unanimement déplaisantes (Dilks et al., 1999). Finalement, les nombreux travaux menés sur ce sujet peinent à trouver des résultats cohérents en termes d'hédonicité. Ainsi, il s'avère que l'hédonicité olfactive est une dimension extrêmement flexible et très subjective. En effet, elle dépend d'un grand nombre de facteurs tant physiologiques (e.g., âge, sexe du sujet), culturels, environnementaux, que de facteurs physico-chimiques (e.g., concentration de l'odorant). Des travaux montrent que certaines réponses physiologiques et électrophysiologiques comme la réponse électrodermale, la fréquence cardiaque ou les signaux d'électroencéphalographie sont modifiés après une stimulation odorante et que ces modifications sont corrélées aux caractéristiques hédoniques de l'odeur (Alaoui-Ismaïli et al., 1997a, 1997b).

Il existe par ailleurs un nombre considérable de méthodes différentes visant à évaluer l'hédonicité olfactive chez l'Homme. Ainsi, il s'avère parfois difficile de définir avec exactitude ce qu'est l'hédonicité olfactive et de savoir quelle méthode utiliser pour l'évaluer. Enfin, la très grande flexibilité en matière d'hédonicité olfactive est un sujet dont il est difficile de faire abstraction, notamment parce qu'il est nécessaire de prendre en compte les différents facteurs de variabilité lors de la mise en place d'une étude sur l'hédonicité olfactive ainsi que lors du traitement des données. C'est pourquoi cette partie propose, dans un premier temps, de définir l'hédonicité olfactive avant de s'intéresser au traitement cortical de l'hédonicité olfactive, suivi

des différentes possibilités d'évaluation. Dans un dernier temps, la variabilité hédonique est abordée afin de livrer un large éventail des facteurs qui y sont impliqués.

II. Définitions

Les odeurs sont connues pour déclencher des réponses affectives se rapportant aux dimensions de dominance, d'état d'excitation et hédonique. Cette dernière réaction se rapporte à la dimension « agréable/désagréable » et initie les réponses comportementales qui en découlent, à savoir l'évitement lorsque l'odeur est désagréable ou le rapprochement lorsque l'odeur est agréable. La dimension hédonique des odeurs est cruciale dans la perception olfactive puisque la première réponse donnée par le sujet à toute stimulation olfactive est hédonique (Yeshurun & Sobel, 2010). L'hédonicité olfactive représente donc une composante majeure du percept olfactif. Au sein de la littérature scientifique, plusieurs termes sont utilisés pour désigner cette dimension : valence hédonique, hédonicité, appréciation hédonique ou jugement hédonique en sont des exemples. Bien que ces termes soient couramment employés, ils recouvrent des dimensions plus ou moins différentes. Le terme de jugement hédonique par exemple, fait appel au traitement cognitif du sujet, et la valence hédonique désigne plutôt la qualité intrinsèque du stimulus olfactif. Ainsi, le terme d'hédonicité est ici retenu pour parler de la dimension hédonique en général, et le terme de valence hédonique lorsqu'il est question du caractère agréable/désagréable.

Un débat de longue date sur les théories de la perception hédonique olfactive est de connaître la place que prennent respectivement l'inné et l'acquis dans cette perception. La part de l'hédonicité olfactive innée relèverait des prédispositions à apprécier ou non certaines odeurs présentes dès la naissance. En revanche, la part de l'hédonicité olfactive acquise postule que l'aversion et l'attrait pour certaines odeurs seraient appris et que cette préférence serait due aux associations créées par l'expérience entre les émotions et les odeurs (Herz et al., 2004). Lorsque des cotons imbibés d'une odeur (i.e., acide butyrique ou vanilline) sont présentés sous le nez de nourrissons âgés de trois jours, ceux-ci expriment des réactions faciales différenciées à l'égard de ces odeurs (Soussignan et al., 1997). Ainsi, une aversion est plus fréquemment observée (i.e., plissement du nez et relèvement de la lèvre supérieure) pour l'odeur d'acide butyrique que pour la vanilline. Les auteurs stipulent alors que cette réaction est innée. Plusieurs études antérieures prétendent également que dès les premières heures de vie postnatale, les nourrissons ont des réponses faciales différentes selon l'odeur (Engen, 1965; Steiner, 1979; Schaal, 1988). Par exemple, lors de la présentation d'une odeur plaisante (banane, vanille) les nouveau-nés expriment des réponses faciales soit d'attraction soit des réactions indifférentes, alors que

l'exposition à une odeur déplaisante (œuf pourri, crevette) provoquent toujours des réponses faciales d'aversion. Certaines études en revanche tendent à admettre que la réponse hédonique aux odeurs pourrait être apprise, plutôt qu'innée, au travers d'expériences individuelles spécifiques, d'apprentissage en lien notamment avec la dimension émotionnelle. Ainsi, les enfants dont l'un ou les deux parents sont dépendants à l'alcool, trouvent l'odeur de l'alcool plus désagréable que les enfants dont les parents ne consomment pas d'alcool (Mennella & Garcia, 2000). Paradoxalement, les enfants de parents fumeurs préfèrent l'odeur de cigarette à l'odeur de thé vert, comparés aux enfants dont les parents ne fument pas (Forestell & Mennella, 2005). Des phénomènes similaires sont observables chez les adultes. Par exemple, des participants anglais évaluent l'odeur de Gaulthérie couchée (petit arbuste monoïque à baies rouges trouvé principalement en Amérique du Nord, au Canada et en Chine) peu plaisante tandis que des participants américains la jugent agréable (Pangborn et al., 1988b). La différence réside dans le fait que l'huile de Gaulthérie couchée est utilisée pour les soins médicaux au Royaume-Uni et dans des bonbons aux Etats-Unis, deux utilisations dans deux cultures différentes qui se rapportent à des événements émotionnellement opposés. Les parts respectives de l'inné et de l'appris dans l'hédonicité olfactive est toujours un sujet controversé.

Plus tard, des recherches montrent qu'une hiérarchisation hédonique individuelle apparaît possible et stable au cours du temps, même lorsque les molécules odorantes sont très proches d'un point de vue perceptif (Brand et al., 2012). En d'autres termes, une relation de transitivité s'établit : si le sujet préfère l'odeur de pomme à celle de la banane, et celle de la banane à celle de l'orange, alors il préfère l'odeur de la pomme à celle de l'orange. Malgré cette stabilité apparente, l'immense majorité des études tend à montrer qu'il s'agit d'un percept extrêmement flexible qui met en jeu un plus grand nombre de facteurs. Cette question de la flexibilité hédonique olfactive reste toutefois peu étudiée dans la littérature alors que les mécanismes mis en jeu dans la perception hédonique ont été identifiés par des études psychophysiques, comportementales, électrophysiologiques ou encore de neuroimagerie depuis plusieurs années.

III. Traitement cortical

Depuis les années 1970, l'impact des lésions cérébrales a contribué de manière importante à la découverte des structures cérébrales impliquées dans les processus de traitement du percept olfactif. Pourtant, ce n'est qu'à partir de la fin des années 1990 que les études portant sur les activations cérébrales impliquées dans les processus émotionnels et cognitifs émergent en raison du développement des techniques d'imagerie cérébrales comme la tomographie par émission de positrons (TEP) et plus généralement de l'imagerie par résonance magnétique

fonctionnelle (IRMf). Ces différentes techniques permettent alors de mettre en avant les différentes zones cérébrales activées lors d'une tâche spécifique comme l'évaluation émotionnelle des odeurs (pour une revue, voir Mantel et al., 2019).

L'une des premières études portant sur les activations cérébrales en réponse à une stimulation olfactive est celle de Zatorre et al., (1992). Les travaux menés à l'aide de la TEP montrent que, chez des individus sains, les principaux foyers d'activation sont localisés au niveau du cortex piriforme. D'autres foyers montrent également une activation unilatérale dans le cortex orbitofrontal droit (COF). Ces résultats sont corroborés par la plupart des études d'imagerie cérébrales ultérieures et rapportent également l'implication d'autres structures intervenant dans les processus du traitement olfactif (O'Doherty et al., 2000; Small et al., 1997; Sobel et al., 1998; Sobel et al., 1998; Sobel et al., 2000). Ces différentes études révèlent ainsi différents patterns d'activations cérébrales, étroitement liés les uns aux autres (Patin & Pause, 2015), associés aux traitements cognitifs et émotionnels des odeurs et permettent donc d'identifier les structures cérébrales impliquées. Une récente étude menée en EEG (Callara et al., 2021) montrent que le cortex orbitofrontal, le gyrus cingulaire, le gyrus temporal supérieur, le cortex cingulaire postérieur/précuneus et le gyrus parahippocampique sont impliqués dans le traitement de la valence hédonique des odeurs. La question maintenant est de savoir si, à la suite d'une stimulation olfactive, ces différentes structures impliquées dans le traitement cérébral du percept olfactif sont activées différemment en fonction de la valence hédonique de l'odeur.

Cette partie présente les principales structures cérébrales impliquées dans le traitement cérébral de l'hédonicité olfactive. Une première partie est dédiée à l'implication du bulbe olfactif dans le traitement hédonique. Par la suite, le rôle du cortex olfactif primaire puis celui du cortex olfactif secondaire sont abordés. Une dernière partie est consacrée aux autres structures impliquées dans le traitement cortical de l'hédonicité olfactive.

1. Rôle du bulbe olfactif

Chez les vertébrés, le bulbe olfactif est la première structure cérébrale à recevoir l'influx nerveux olfactif généré par les récepteurs olfactifs de l'épithélium. C'est dans ce bulbe que les neurones olfactifs font synapses avec les cellules mitrales et huppées au sein d'unités de traitements, les glomérules, dont l'activité est modulée par des interneurones (Cf. Chapitre 1 : Le système olfactif). De ce fait, le bulbe olfactif participe considérablement au codage du percept olfactif.

De nombreuses études portant sur le codage de la valence hédonique au sein du bulbe olfactif chez les vertébrés, notamment la souris, le rat et le poisson-zèbre, ont vu le jour (Kay & Laurent, 1999; Kang et al., 2009; Haddad et al., 2010b; Doucette et al., 2011) (pour une revue complète, Kermen et al., 2021). Il est par exemple démontré que les informations aversives sont reçues par le bulbe olfactif au sein de glomérules spécifiquement dédiés soit aux réponses innées soit aux réponses apprises (Kobayakawa et al., 2007). En effet, dans cette expérience, les auteurs ont créé des souris mutantes, c'est-à-dire des souris pour lesquelles les neurones olfactifs d'une zone spécifique de l'épithélium sont supprimés par l'expression ciblée du gène de la toxine diphtérique. Ils remarquent alors que lorsque les neurones olfactifs de zones spécifiques de l'épithélium sont supprimés, les zones correspondantes au sein du bulbe olfactif sont dépourvues de structures glomérulaires. Par ailleurs, les auteurs montrent que les souris mutantes ne présentent pas de réponses innées pour des molécules odorantes aversives (pentanal, acide 2-méthylbutyrique et triméthyl-thiazoline). Plus tard, Auffarth et al., (2011) indiquent que les dimensions perceptives du codage des odeurs (i.e., répartition dans le volume du bulbe olfactif de l'activité induite par les neurones récepteurs activés) chez l'Homme et le rat sont liées et que, les qualités perceptives pourraient être représentées comme des codes spatiaux continus de la population des glomérules du bulbe olfactif. En parallèle, plusieurs auteurs ont cherché à vérifier l'hypothèse selon laquelle l'organisation de l'épithélium olfactif permet de refléter la perception olfactive (Lapid et al., 2011). Ils ont alors montré qu'une zone qui réagit de manière importante à une odeur agréable est susceptible de réagir fortement à d'autres odeurs agréables. Le phénomène est identique dans le cas d'odeurs désagréables. Cette étude suggère alors que, de la même manière que pour les récepteurs de la vision ou de l'audition, l'organisation des récepteurs olfactifs au sein de l'épithélium reflète des axes clefs de la perception olfactive.

2. Rôle du cortex olfactif primaire

A. *Cortex piriforme*

L'une des premières études visant à étudier l'influence de l'hédonicité sur l'activation du cortex piriforme est menée en IRMf (Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle), à la fin des années 1990. Les auteurs (Fulbright et al., 1998) ne démontrent aucune activation du cortex piriforme à la suite d'une stimulation olfactive en comparant des odeurs plaisantes (tangerine) et déplaisantes (acide butyrique). Pourtant, une autre étude en IRMf montre que les odeurs désagréables induisent un effet BOLD (Blood Oxygen Level Dependent) plus important au sein du cortex piriforme en comparaison aux odeurs agréables (Royet et al., 2003). Par la suite, il

est mis en évidence que non seulement cette activation apparaît pour des odeurs réelles (i.e., odeurs présentées), mais aussi pour des odeurs imaginées (Bensafi et al., 2007b). En effet, la zone frontale du cortex piriforme est activée de manière plus importante pour des odeurs déplaisantes que ce soit lorsque l'odeur est présentée (i.e., sentie) ou imaginée. D'autres travaux en IRMf menés à la même période confortent ces résultats (Gottfried et al., 2002b, 2002a; Gottfried & Dolan, 2003). Toutefois, l'activation plus importante de ce cortex à la suite d'une stimulation olfactive déplaisante ne signifie pas qu'aucune activation ne se produise à la suite d'une stimulation olfactive plaisante. Effectivement, dans leur étude en IRMf, Gottfried et al. (2002a, 2002b) montrent que si le signal BOLD est important après une stimulation olfactive déplaisante et diminue au cours du temps, le signal BOLD, en réponse à une stimulation olfactive agréable, est présent et reste durable. Ainsi, cela suggère qu'un phénomène d'habituation se produit dans le cortex piriforme frontal selon la valence hédonique de l'odeur. D'autres études ont été menées sur une dimension étroitement liée à l'hédonicité : l'intensité. Ces travaux expliquent justement que le cortex piriforme répondrait à l'intensité des odeurs plutôt qu'à la valence hédonique, supportant alors l'idée que plus l'odeur est intense, plus le signal BOLD est important au niveau du cortex piriforme (Anderson et al., 2003; Rolls et al., 2003). Ces résultats suggèrent donc l'existence d'une certaine hétérogénéité fonctionnelle du cortex piriforme. Ceci est démontré quelques années plus tard, lorsque des participants évaluent différentes odeurs après y avoir été exposé lors d'une session d'IRMf (Fournel et al., 2016). Les données obtenues montrent que les activations dans le cortex piriforme sont corrélées avec les propriétés physico-chimiques des odeurs, ainsi qu'avec leurs caractéristiques perceptives (hédonicité, intensité, familiarité et comestibilité) (Fournel et al., 2016)⁸. Néanmoins, des données très récentes obtenues en IRMf suggèrent que le caractère agréable/désagréable des odeurs n'est pas détectable par les changements de la magnitude de l'effet BOLD dans les zones cérébrales du cortex olfactif primaire et secondaire, mais qu'il se reflète dans des modèles temporels d'activation conjointe créant alors un réseau d'activation étroit entre le cortex piriforme droit, le cortex insulaire gauche, le cortex orbitofrontal et le gyrus précentral (Ruser et al., 2021). Autrement dit, il n'y aurait pas de régions cérébrales olfactives spécifiquement impliquées dans le traitement de l'hédonicité olfactive, mais un ensemble de régions cérébrales qui fonctionnent en réseau.

⁸ Dans cette étude, les auteurs ont cherché à comprendre comment les similarités entre les propriétés chimiques, perceptives et trigéminales des odorants sont représentées dans le cortex olfactif et en particulier dans le cortex piriforme.

B. Amygdale

Chez les mammifères, l'amygdale joue un rôle important dans les processus émotionnels et les réponses affectives aux stimuli (Aggleton, 1992). En effet, chez le rat, il est démontré que des lésions au niveau de cette structure perturbent le développement de l'animal et entraînent l'absence de réaction comme le « freezing » ou les réponses autonomes d'un stimulus conditionné par la peur (Ledoux, 1987; Phillips & LeDoux, 1992; Sananes & Davis, 1992). Chez les primates, les lésions amygdaliennes sont associées à des réponses émotionnelles anormales, en particulier une réduction de l'expression de la peur et de l'agressivité (Kalin et al., 2004). Des manifestations similaires sont retrouvées chez l'Homme avec par exemple, des déficits de reconnaissances des expressions faciales, en particulier la peur (Calder, 1996; Broks et al., 1998; Adolphs et al., 1999; Feinstein et al., 2011).

Dans l'olfaction, l'amygdale joue un rôle majeur puisque c'est elle qui encode les caractéristiques perceptives émotionnelles des odeurs (Soudry et al., 2011). L'une des premières études visant à étudier et analyser les fonctions de l'amygdale, réalisée par TEP (Tomographie par Emission de Positrons), montre que l'exposition à un odorant hautement aversif (un mélange de sulfides) induit une augmentation du flux sanguin cérébral local au niveau de l'amygdale (Zald & Pardo, 1997). Néanmoins, ce phénomène n'est pas retrouvé lorsque l'odorant est peu aversif (4 odorants issus de l'UPSIT). Par ailleurs, cette étude démontre que l'activité de l'amygdale gauche est associée de manière significative aux évaluations subjectives de l'aversion perçue. Autrement dit, plus l'odeur perçue est agréable, plus le flux sanguin cérébral local diminue. Au début des années 2000, l'étude de Royet et al., (2003) démontre que les odeurs déplaisantes induisent une activation plus importante de l'amygdale en comparaison avec les odeurs plaisantes, bien qu'une activation de la structure soit observée pour les deux types d'odeurs (i.e., plaisantes et déplaisantes) (Wicker et al., 2003). Des travaux menés à la suite indiquent qu'une activité plus forte serait retrouvée dans l'amygdale à la suite de stimulations olfactives possédant une haute valence émotionnelle (Winston et al., 2005). Toutefois, ces auteurs (Winston et al., 2005) stipulent que l'activité enregistrée par IRMf reposant sur l'effet BOLD n'est pas influencée par l'hédonicité des odeurs (comme observé par Royet et al., 2003) ni par l'intensité (comme montré par Anderson et al., 2003 ; Rolls et al., 2003), mais plutôt par une combinaison de ces deux facteurs. Effectivement, la réponse BOLD enregistrée dans cette zone cérébrale est plus importante lors de la présentation d'odeurs à intensités élevées (*versus* faibles intensités) à la fois pour des odeurs agréables et désagréables, mais pas dans le cas d'odeurs dites « neutres » (Winston et al., 2005).

Les autres études menées en parallèle montrent que l'amygdale répond à la fois à des odeurs plaisantes et déplaisantes (Costafreda et al., 2008; Sergerie et al., 2008). Cela suggère alors que cette structure est impliquée dans la valence émotionnelle globale d'un stimulus olfactif.

L'ensemble de ces résultats tend à montrer que l'amygdale participe aux traitements hédoniques et émotionnels des stimuli olfactifs. Les études portant sur la relation entre activation de l'amygdale et valence hédonique s'accordent sur le fait que cette structure est un site de représentation du spectre complet de la valence hédonique des odeurs (Jin et al., 2015). Pourtant, Fournel et al., (2016) indique que, plutôt que l'hédonicité en tant que telle, l'amygdale serait associée aux propriétés trigéminales des odeurs telles que l'irritation ou la douleur.

Il paraît alors judicieux de raisonner plutôt en termes d'interaction que de lien, lorsqu'il est question de l'activation de l'amygdale à la suite d'une stimulation olfactive de valence hédonique positive ou négative.

3. Rôle du cortex olfactif secondaire

A. Cortex orbito-frontal (COF)

L'une des premières études à investiguer le lien entre olfaction et activations cérébrales est celle de Zald et Pardo (1997). Ils démontrent que l'activité dans le cortex orbito-frontal gauche est plus importante à la suite d'une stimulation olfactive désagréable. En effet, le flux sanguin local augmente fortement dans cette région après une stimulation olfactive aversive. Un phénomène similaire, d'envergure cependant moins importante, se produit également lorsqu'une odeur moins aversive est présentée. Par la suite, des travaux menés en TEP (Zatorre et al., 2000) stipulent que le COF droit est activé lors d'une tâche d'évaluation hédonique et d'intensité olfactive et ce, quelle que soit la valence hédonique de l'odeur. Ainsi, l'activation du COF droit semble être associée à la tâche en elle-même. En parallèle, d'autres auteurs suggèrent que la tâche de jugement hédonique olfactive induit une activation plus importante dans le COF gauche par rapport au COF droit, sans distinction de la valence hédonique agréable/désagréable de l'odeur (Royet et al., 2001). La question de savoir si l'activation est identique ou non dans le cas d'une odeur présentée *vs.* une odeur imaginée se pose alors. La comparaison des activations du COF dans le cas où l'odeur est présentée ou imaginée, montre que lorsque l'odeur est présentée, l'activité dans le COF est plus importante que dans le cas d'odeur imaginée (Bensafi et al., 2007). Dans leurs études en IRMf, les équipes d'Anderson et al. (2003) et de Rolls et al. (2003) ont examiné l'activité du signal BOLD en réponse à la fois à des odeurs plaisantes et déplaisantes. Ils ont ainsi observé que la comparaison de stimuli olfactifs plaisants et déplaisants révèle des activations dans la partie médiane du gyrus orbito-frontal. Un contraste

opposé (i.e., comparaison entre stimuli olfactif déplaisant vs. plaisant) a quant à lui démontré que les activations sont localisées de manière plus importante dans la partie latérale du gyrus orbito-frontal. Des corrélations complémentaires démontrent également l'existence d'une relation significative entre la valence hédonique subjective positive et l'activité du COF médian, et entre la valence hédonique subjective négative et l'activité du COF latéral. Ce phénomène est démontré de nouveau lors d'une étude visant à mesurer les effets des informations cognitives sémantiques sur les réponses neuronales lors de la présentation d'odeurs (de Araujo et al., 2005). Les auteurs montrent alors une activation plus importante dans le COF médian après une stimulation avec l' α -ionone (odeur florale), comparativement à une stimulation olfactive avec l'octanol (odeur déplaisante). Une activation plus importante dans le cortex orbito-frontal médian et latéral après la présentation d'odeurs négatives est également retrouvée, bien qu'aucune corrélation ne soit établie entre l'évaluation hédonique et le signal BOLD dans les régions du COF médian, inférieur et latéral (Reske et al., 2010).

B. Insula

L'une des premières études menée en IRMf sur l'insula et la perception olfactive a été réalisée par une équipe américaine (Fulbright et al., 1998). Ils ont ainsi observé qu'une odeur plaisante pouvait activer de manière plus importante l'insula gauche qu'une odeur déplaisante. Cependant, d'autres études menées par la suite (Royet et al., 2003) ont révélé que les odeurs désagréables induisaient des réponses BOLD plus importantes au niveau de l'insula ventrale que les odeurs agréables ; et que les odeurs très aversives activaient sa partie antérieure alors que les odeurs agréables une partie plus postérieure de l'insula (Wicker et al., 2003). Enfin, l'insula gauche antérieure et postérieure semblent être plus activées en réponse à la perception d'une odeur déplaisante par rapport à une odeur plaisante selon Bensafi et ses collaborateurs (Bensafi et al., 2007). Ces résultats corroborent l'étude de Heining et al., (2003) selon laquelle les odeurs « dégoûtantes » activent de manière plus importante l'insula antérieure droite. De plus, il est montré que l'insula est fréquemment associée au traitement du dégoût (Chapman & Anderson, 2012). Ainsi, la valence émotionnelle du stimulus olfactif apparaît comme un élément clef dans l'activation de l'insula (Sorokowska et al., 2016; pour une revue, voir Roy-Côté et al., 2021), bien que dans certains cas, le cortex insulaire semble activé à la fois pour des odeurs plaisantes et déplaisantes (Katata et al., 2009).

D'autres travaux menés sur le rôle de l'insula dans la perception olfactive montrent que la partie antérieure de cette structure semble être davantage activée au début d'une stimulation olfactive, tandis que sa partie postérieure serait recrutée à la fin d'une stimulation prolongée (Billot et al.,

2011). Par la suite, en cherchant à déterminer les aires cérébrales impliquées dans la régulation émotionnelle des odeurs, ces mêmes auteurs montrent que la partie antérieure droite de l'insula est plus activée chez des participants essayant de diminuer l'intensité de l'émotion ressentie (Billot et al., 2017). En parallèle, il est indiqué que les odeurs alimentaires activeraient l'insula de manière plus importante en comparaison avec des odeurs non alimentaires (Sorokowska et al., 2017).

C. Hypothalamus

Chez de nombreuses espèces animales, l'hypothalamus joue un rôle prépondérant dans les comportements sociaux, en particulier sexuels et de reproduction, qui sont associés à la perception des phéromones (e.g., Barfield, 1979; Matsuda et al., 2017). Chez l'Homme, le rôle des phéromones est encore discuté (Ye et al., 2021) mais plusieurs études ont montré une activation des noyaux hypothalamiques à la suite d'exposition à certaines odeurs corporelles humaines.

Ainsi, une étude menée par IRMF au début des années 2000 (Savic et al., 2001) montrent que les odeurs corporelles associées aux sécrétions axillaires, contenant des composés semblables aux hormones sexuelles telles que les œstrogènes (oestra 1,3,5(10),16 tetraen 3 ol) et l'androsténone (4,16 androstadiene 3one), influencent l'activité cérébrale de l'hypothalamus, et ce de manière différente selon le sexe. Ainsi, il est indiqué qu'à la suite d'une exposition à une odeur corporelle contenant des molécules d'œstrogènes, les hommes présentent une activité corticale plus importante au niveau de la région hypothalamique alors que chez les femmes cette activité se situe dans la région olfactive. L'inverse est retrouvé pour la molécule d'androsténone, à savoir que la molécule d'androsténone active la région hypothalamique chez les femmes et, dans une moindre mesure, la région olfactive chez les hommes (Savic et al., 2001).⁹

Les molécules d'androsténone et d'œstrogène ne sont naturellement pas l'unique source d'activation de la zone hypothalamique en olfaction. Des stimuli olfactifs plus « communs » peuvent aussi être à l'origine d'une activation de l'hypothalamus. C'est le cas par exemple du polysantol (odorant artificiel aux notes de bois de santal) (Frasnelli et al., 2010) ainsi que de nombreuses odeurs plaisantes et déplaisantes telles que la menthe, la rose, l'oignon, l'acide butyrique ou encore l'acide isovalérique (Royet et al., 2000). Certains auteurs stipulent

⁹L'existence d'une activation plus importante au niveau de l'hypothalamus en réponse à de fortes concentrations d'androstérone chez les filles prépubères et les adolescentes, en comparaison aux garçons, est également rapportée dans la littérature (Burke et al., 2014).

d'ailleurs que la zone hypothalamique serait activée lors d'une tâche de jugement hédonique olfactif (Zatorre et al., 2000).

4. Rôle des autres structures cérébrales

D'autres aires cérébrales tiennent un rôle important dans le traitement de l'hédonicité olfactive. C'est le cas par exemple du cortex cingulaire antérieur qui est impliqué dans le traitement émotionnel des odeurs. Ainsi, d'après plusieurs auteurs (Francis et al., 1999; Savic et al., 2000; Savic, 2002; Kepler et al., 2022) le cortex cingulaire antérieur est activé à la suite de stimulations olfactives agréables (vanille, eugénol, huile de lavande...) mais aussi désagréables (butanol, acétone). Pourtant, Bensafi et al., (2012) observent l'activation de cette zone uniquement dans le cas de stimulations plaisantes. Selon d'autres auteurs (Rolls et al., 2003), il n'y a pas de différence significative d'activation selon la valence hédonique de l'odeur mise en jeu. Certains approfondissent le sujet en montrant l'implication du cortex cingulaire antérieur en réponse à des stimulations olfactives trigéminales (Lombion et al., 2008). L'activation de ce cortex est également retrouvé chez le primate (singe) en réponse à l'odeur d'herbe (mélange cis-3-hexenol et trans-2-hexenal) (Sasabe et al., 2003). L'ensemble de ces résultats suggère alors que le cortex cingulaire antérieur pourrait être activé en réponse à des stimulations olfactives bimodales (Savic, 2002), c'est-à-dire activant à la fois le système olfactif et trigéminal, et ce, indépendamment de la valence hédonique de l'odeur.

Certains travaux mentionnent l'implication de l'aire tegmentale ventrale ainsi que du tubercule olfactif dans le traitement émotionnel des odeurs. En effet, Bensafi et al., (2012) mettent en évidence l'activation de l'aire tegmentale ventrale en réponse à des stimuli olfactifs plaisants. Une étude en optogénétique¹⁰ réalisée chez la souris démontre que la voie tubercule olfactif-aire tegmentale ventrale est impliquée non seulement dans de nombreux processus de récompenses naturels mais aussi dans différents types de préférence dont la préférence olfactive (Zhang et al., 2017b). Les auteurs ont ainsi montré que la stimulation optogénétique de cette voie cérébrale permet de générer une préférence pour une odeur neutre ou encore d'abolir l'aversion d'une odeur déplaisante.

¹⁰L'optogénétique consiste à insérer dans le génome d'une cellule un gène codant une protéine photosensible (e.g., opsine). Les protéines produites ensuite activés à la suite d'une exposition à une longueur d'onde spécifique.

IV. Évaluation de l'hédonicité olfactive

Les réponses émotionnelles aux odeurs se manifestent à différents niveaux (modification de l'état physiologique, expressions faciales...etc.) ce qui implique le fait que la perception hédonique olfactive peut être évaluée à l'aide de nombreuses méthodes, selon le niveau qui souhaite être étudié. La méthode la plus couramment utilisée est basée sur des mesures subjectives avec l'utilisation d'échelles d'auto-évaluation du type échelle de Likert ou échelle visuelle analogique et des questionnaires. D'autres méthodes peuvent être également utilisées afin d'obtenir des données objectives : mesures non verbales (expressions faciales et électromyographie), réponse électrodermale, activité cardiaque, électroencéphalographie, potentiels évoqués, imagerie cérébrale. La réponse motrice du « sniff » peut également être évaluée comme un reflet de l'hédonicité olfactive (Bensafi et al., 2003, 2007b; Ferdenzi et al., 2015) . Récemment, il a été mis en évidence l'existence d'une relation entre l'hédonicité olfactive et cinq paramètres liés au comportement motivé : la vitesse à laquelle l'individu approche le flacon contenant l'odeur près de son nez et celle à laquelle il l'éloigne, la distance entre le flacon et le nez lors de l'évaluation hédonique, le nombre d'échantillonnage (i.e., nombre de fois que l'individu approche le flacon de son nez pour sentir à nouveau l'odeur) et la distance de retrait (i.e., distance maximale entre le nez et le flacon après avoir sentie l'odeur) (Chalençon et al., 2022).

Les principaux outils de mesures sont détaillés dans les sections suivantes.

1. Mesures subjectives

A. Échelles

Il existe différents types d'échelles psychométriques d'auto-évaluation permettant d'évaluer l'hédonicité olfactive. Les plus connues sont présentées dans cette sous-partie, à savoir l'échelle de Likert, l'échelle visuelle analogique et l'échelle SAM (Self-Assessment Manikin).

Échelle de Likert

L'échelle de Likert est une échelle discrète, c'est-à-dire qu'elle emploie uniquement des chiffres entiers entre des valeurs négatives et/ou positives. Généralement, pour chaque graduation, l'échelle dispose d'items permettant aux participants de nuancer leur ressenti vis-à-vis de l'odeur perçue, et le sujet n'a alors pas connaissance de la présence des graduations numériques. Le participant a pour consigne de cocher à l'aide d'une croix, un seul item parmi ceux proposés qui correspond le mieux à son ressenti (Figure 21).

**Exemple d'échelle de Likert présentée
aux sujets**

	Très plaisant	Plaisant	Neutre	Déplaisant	Très déplaisant
Odeur 1					
Odeur 2					

**Exemple d'échelle de Likert analysée par
l'expérimentateur**

	- 2	- 1	0	+ 1	+ 2
Odeur 1					
Odeur 2					

Figure 21 : Exemple d'échelle de Likert utilisée en recherche.

Dans le domaine de l'olfaction, plusieurs déclinaisons de l'échelle de Likert sont possibles, ce qui amène les différentes équipes à créer leurs propres échelles selon leurs besoins, bien que certaines versions soient réutilisées par la suite. Parmi les différentes échelles de Likert utilisées, certains travaux utilisent des échelles de Likert en 11 points, graduées de -5 « très déplaisant » à +5 « très plaisant » en passant par 0 (Distel et al., 1999), en 10 points, bornés entre +1 « très déplaisant » et +10 « très plaisant » (Coppin et al., 2010), en 9 points, allant de +1 à +9 (Doty et al., 1984a) ou encore en 5 points, bornés entre -2 « répugnant » ou « n'aime pas beaucoup » à +2 « plaisant » ou « aime beaucoup » (Masago et al., 2001; Cumming et al., 2011). Naturellement, ce manque de standardisation conduit à des difficultés d'interprétations et de comparaisons des résultats entre les différentes études. L'échelle de Likert est principalement utilisée pour obtenir des notes d'appréciation pour des odorants donnés. Par la suite, cela permet à l'expérimentateur de classer les odorants en fonction des réponses apportées par les participants, mais aussi de dégager les informations essentielles en lien avec le but du projet mené et de les relier avec d'autres techniques comme la réponse électrodermale, par exemple.

Échelle visuelle analogique

L'échelle visuelle analogique (EVA) est une échelle de réponse psychométrique permettant d'évaluer et de quantifier des caractéristiques et/ou des attitudes subjectives qui ne peuvent, par conséquent, être mesurées directement. L'échelle présentée au sujet est représentée par une ligne droite, dont l'une des extrémités correspond à la dimension désagréable de l'odeur (e.g., « extrêmement déplaisante », « --- ») et l'autre à la dimension agréable (e.g., « extrêmement

plaisante » « +++ »), sur laquelle est positionnée un curseur. Lors d'une évaluation hédonique, le participant doit, le long de la ligne, positionner le curseur à l'endroit qu'il estime représenter au mieux l'hédonicité de l'odeur perçue. En réalité, cette ligne droite correspond à une ligne graduée selon des bornes définies, par exemple entre -100 et +100. À la fin de l'évaluation, la position du curseur sur la ligne correspond à la valence hédonique de l'odeur perçue par le participant (Figure 22).

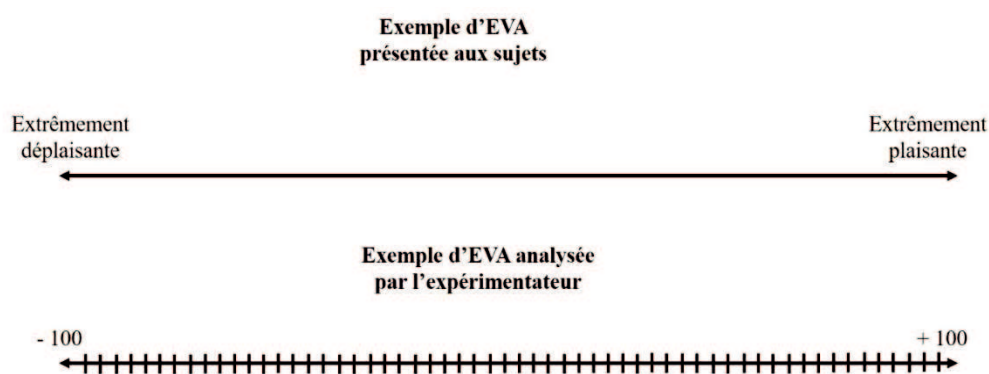


Figure 22: Exemple d'échelle visuelle analogique utilisée en recherche.

L'EVA est une échelle utilisée et adaptée dans de nombreux contextes scientifiques (e.g., douleur, humeur, ...) dont la validité et la fiabilité ont été démontrées à plusieurs reprises (Luria, 1975; DeLoach et al., 1998; Bijur et al., 2001; Di Benedetto et al., 2005; Wibbenmeyer et al., 2011; Fujio et al., 2019). C'est également l'une des techniques couramment utilisée pour l'évaluation hédonique olfactive (Markovic et al., 2007; Prescott & Wilkie, 2007; Thuerauf et al., 2008; Clepce et al., 2010; Ishinaga et al., 2018), bien que deux autres versions de cette échelle existent, à savoir l'échelle d'évaluation graphique (EG) et l'échelle d'évaluation numérique (EN) (Wewers & Lowe, 1990).

L'EG se compose d'une ligne droite, verticale ou horizontale, sur laquelle sont placés des descripteurs (e.g., léger, modéré, sévère) de manière régulière (Figure 23). L'EG, utilisée initialement pour évaluer la douleur, correspond à une combinaison entre une échelle ordinale de descripteurs verbaux et une EVA. Elle peut être avantageuse puisqu'elle permet d'apporter une aide supplémentaire au participant dans la mesure où les descripteurs aide l'individu à décider où positionner son évaluation sur la ligne (Scott & Huskisson, 1976). Cependant, ces auteurs ont constaté que lorsque les descripteurs sont répartis sur toute la longueur de la ligne, la distribution des scores est affectée par la position des descripteurs verbaux sur la ligne. Au contraire, si les descripteurs sont placés à intervalles réguliers sur la ligne, une distribution plus uniforme des scores est obtenues (Figure 23). En ce qui concerne l'EN (échelle d'évaluation numérique), c'est une EVA sur laquelle sont disposés de manière régulière des nombres, allant

par exemple de 1 à 20 dans le cas de l'évaluation clinique de la douleur (Hardy et al., 1952). Il est mentionné que, l'ajout d'un étalonnage numéroté à l'EVA participe à la compréhension et à l'utilisation de l'échelle visuelle analogique (Scott & Huskisson, 1976).

Naturellement, l'EN et l'EG ne sont pas les seuls exemples d'échelles psychométriques similaire à l'EVA. L'échelle de magnitude affective étiquetée (Green et al., 1993, 1996) ou l'échelle de rapport de catégorie (Borg, 1982, 1990) en sont d'autres exemples.

Certains logiciels employés dans les domaines de l'analyse sensorielle et de la recherche fondamentale en olfaction (e.g., FIZZ Biosystems[®]) permettent la création de ce type d'échelle facilitant alors sa conception et l'analyse ultérieure des données.

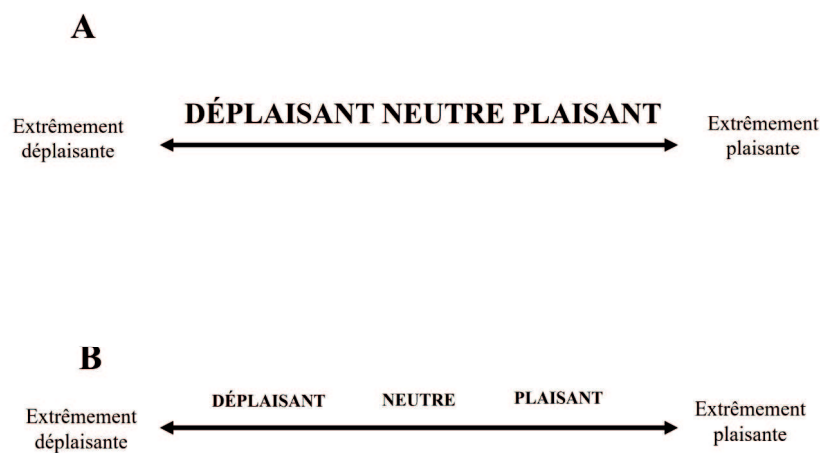


Figure 23: Exemple de l'échelle d'évaluation graphique.
Adapté de Wewers & Lowe, (1990).

Échelle SAM

L'échelle SAM (Self-Assessment Manikin) est une technique d'évaluation picturale non verbale permettant la mesure des dimensions du plaisir, de l'excitation et de la dominance associés aux réactions affectives d'une personne à la suite de diverses stimulations (olfactives, gustatives, visuelles...) (Bradley & Lang, 1994). L'échelle SAM est composée d'une série de caractères graphiques abstraits disposés horizontalement selon une échelle de 9 points, bien qu'il existe des variantes à 5 ou 7 points. Le plaisir est mesuré entre un froncement de sourcils et un sourire, l'excitation entre une figure endormie et une figure très éveillée montrant une explosion progressive au centre, tandis que la dominance est mesurée entre un personnage très petit à un personnage très grand (Figure 24). Bien qu'elle soit moins souvent utilisée dans la littérature que les échelles visuelles analogiques et de Likert, l'échelle SAM peut être utilisée pour évaluer l'hédonicité olfactive aussi bien chez les enfants que chez les adultes (e.g., Bensafi et al., 2007;

Bestgen et al., 2015; Choi et al., 2017) mais également dans des populations pathologiques comme la schizophrénie par exemple (e.g., Kamath et al., 2013; Moberg et al., 2003).

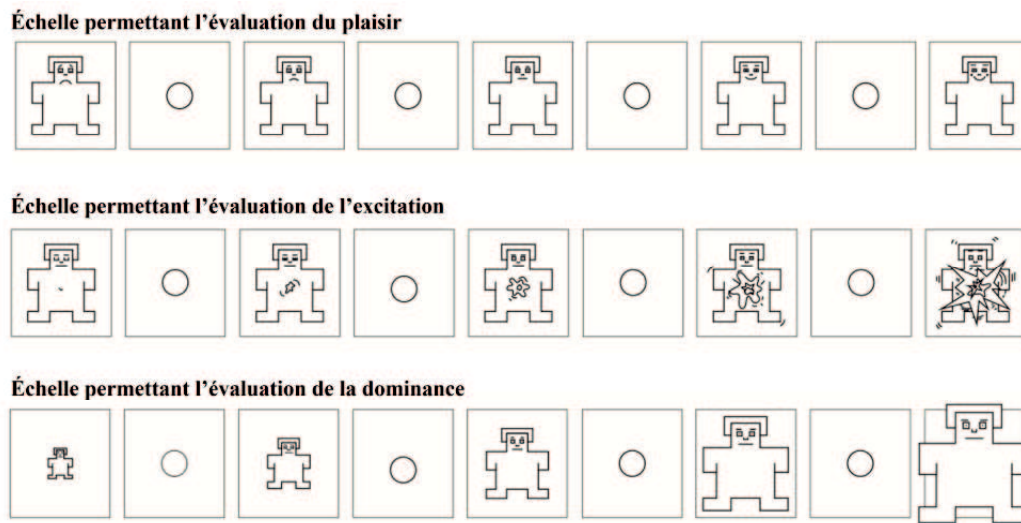


Figure 24: The Self-Assessment Manikin (SAM).

Adapté de Betella & Verschure, (2016).

En s'inspirant de l'échelle SAM, Betella & Verschure, (2016) ont développé l'Affective Slider (AS), un outil numérique d'auto-évaluation composé de deux curseurs permettant d'évaluer les dimensions du plaisir et de l'excitation dans un certain nombre d'expériences impliquant des évaluations émotionnelles (Figure 25). Les auteurs expliquent que cette échelle ne nécessite pas d'instructions écrites car le curseur associé aux smileys disposés de part et d'autre de l'échelle parle d'elle-même. Par ailleurs, afin d'éviter des biais cognitifs liés aux connotations émotionnelles des couleurs, les auteurs ont intentionnellement fait le choix de présenter l'AS en utilisant une palette chromatique neutre (noir et blanc).

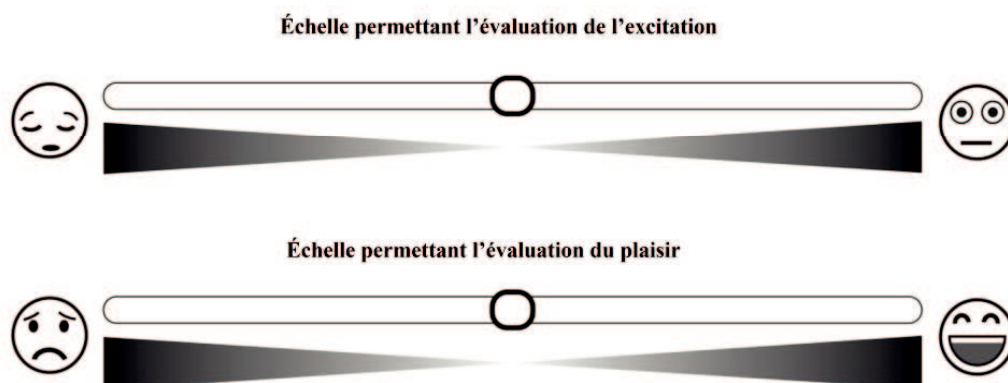


Figure 25: The Affective Slider.

Adapté de Betella & Verschure, (2016).

B. Questionnaires

L'une des autres techniques permettant d'évaluer l'hédonicité olfactive est l'utilisation de questionnaires. Il existe différents questionnaires d'auto-évaluation traitant de l'hédonicité au sens général, c'est-à-dire qui mesurent la capacité à ressentir le plaisir dans diverses situations de la vie (Tableau 5). Plusieurs des questionnaires originaux ont par la suite été adaptés dans différents pays comme c'est le cas par exemple pour la Temporal Experience Pleasure Scale déclinée en différentes versions (e.g., Chan et al., 2010, 2012; Li et al., 2015; Rosar et al., 2022).

Auteurs	Nom du questionnaire
Gard et al., 2006	The Temporal Experience Pleasure Scale (TEPS)
Olivares et al., 2005	The self-assessment anhedonia scale (SAAS)
Snaith et al., 1995	The Snaith-Hamilton Pleasure Scale
Gilbert et al., 2009	The Social Safeness and Pleasure Scale
Masselink et al., 2019	The Domains Of Pleasure Scale (DOPS)

Tableau 5: Exemple de questionnaires utilisés chez l'adulte pour mesurer le plaisir.

Dans la littérature, les questionnaires disponibles et validés actuellement en lien avec l'hédonicité olfactive se basent principalement sur les réponses affectives aux odeurs dans la vie quotidienne, et mêlent à la fois attention, mémoire et plaisir olfactif (Tableau 6) (Han et al., 2021). C'est le cas par exemple d'un questionnaire (Affective Impact of Odors, AIO) visant à étudier l'impact des odeurs sur l'appréciation de lieux, de personnes, de nourritures ou encore de cosmétique, dans lequel l'hédonicité olfactive n'est pas évaluée explicitement mais au travers de diverses situations sensorielles (Wrzesniewski, 1999) (e.g., « Lorsque vous appréciez un nouvel aliment, est-ce en partie parce que vous appréciez son odeur ? », « Lorsque vous appréciez une nouvelle personne que vous venez de rencontrer, est-ce en partie parce que vous appréciez son odeur ? »). Pour chacune des questions, le participant coche un item parmi plusieurs proposés, à savoir jamais, rarement, parfois, toujours, afin de nuancer ses réponses selon son expérience. Toutefois, ce questionnaire ne permet pas de quantifier l'hédonicité olfactive. De même que l'AIO, l'Odor Awareness Scale (OAS) (Smeets et al., 2008), est un questionnaire conçu pour évaluer les différences individuelles dans la perception olfactive au travers de différentes expériences sensorielles retrouvées dans la vie quotidienne (e.g., « Lorsque vous marchez dans la forêt, accordez-vous de l'importance aux odeurs qui vous entourent ? », « Lorsque vous rendez visite à quelqu'un, remarquez-vous les odeurs présentes

dans sa maison ? »). D'autres questionnaires ont également été développés pour mesurer les réponses émotionnelles et cognitives aux odeurs (Odours in Everyday Life Questionnaire) (Cupchik et al., 2005) ainsi que l'importance subjective des odeurs dans la vie quotidienne (The Importance of Olfaction Questionnaire) (Croy et al., 2010).

En parallèle, Chrea et al., (2009) ont développé la Geneva Emotion and Odor Scale (GEOS), un questionnaire permettant de mesurer l'expérience affective subjective suscitée par les odeurs quotidiennes. Ce questionnaire nécessite la présentation d'odeurs aux participants qui sont alors amenés à décrire des sentiments associés à chacune des odeurs présentées. Pour cela, les participants évaluent l'intensité de plusieurs états émotionnels évoqués par l'odeur à l'aide d'une liste de termes correspondant à différents types d'émotions (Annexe 1).¹¹ Différentes versions de ce questionnaire se sont succédées pour pouvoir l'appliquer à différentes cultures. Ainsi, le Liverpool Emotion and Odor Scale (LEOS) et le Singapore Emotion and Odor Scale (SEOS) ont été conçus respectivement pour les populations britannique et singapourienne (Ferdenzi et al., 2011). Ces auteurs ont par la suite établi une version universelle du questionnaire, le Universal Emotion and Odor Scale (UniGEOS), pouvant être utilisé dans différentes régions du monde (Ferdenzi et al., 2013a).

Par la suite, la Body Odor Disgust Scale (BODS) a été développée afin d'évaluer la sensibilité au dégoût des odeurs corporelles telles que celles de la sueur, des pieds, de l'haleine, des organes génitaux, de l'urine, des gaz et des excréments (Liuzza et al., 2017a). Les éléments de l'échelle sont présentés sous forme de scénarios hypothétiques dans lesquels les participants doivent s'imaginer en train de percevoir chacune des odeurs corporelles provenant soit d'eux-mêmes, soit d'autres personnes (e.g., « Vous êtes seul(e) chez vous et vous remarquez que le T-shirt que vous portez sent fortement la sueur », « Vous utilisez les toilettes après un inconnu et remarquez que la pièce sent fortement ses excréments. »). Les participants doivent alors évaluer dans quelle mesure chaque scénario suscite du dégoût en utilisant une échelle de Likert allant de 1 (« pas dégoûtant ») à 5 (« extrêmement dégoûtant »).

Plus récemment, une étude a mis au point la Chemosensory Pleasure Scale (Zhao et al., 2019), un questionnaire permettant de mesurer le plaisir anticipatoire et consommatoire associé aux odeurs et aux saveurs. Autrement dit, l'hédonicité olfactive et gustative est évaluée à l'aide de douze items dont certains sont associés au plaisir consommatoire et d'autres au plaisir anticipatoire (Annexe 2). Pour chaque item, le participant coche la case correspondant le mieux

¹¹ Au total, ce sont trente-six termes qui composent ce questionnaire répartis en six catégories. Lors de la phase d'évaluation, chaque terme est évalué à partir d'une échelle de 10cm bornée entre « pas du tout intense » et « très intense ».

à son ressenti parmi six comme « tout à fait vrai » « relativement vrai », « un peu vrai » ... etc. Plus le score obtenu est élevé, plus le plaisir olfactif et gustatif ressenti par le participant est important. Bien que les différents questionnaires susmentionnés permettent une évaluation hédonique des odeurs plus spécifique, à ce jour aucun questionnaire n'est établi de manière à 1) permettre une évaluation subjective de l'évaluation hédonique des odeurs à l'aide d'items mettant en jeu des odeurs issues d'expériences sensorielles quotidiennes (e.g., « lorsque je me promène en ville, je trouve l'odeur.... ») et 2) permettre une évaluation plus nuancée de l'hédonicité, comme par exemple le remplacement des cases d'évaluation (i.e., « tout à fait vrai », « relativement vrai »...etc) par une échelle graduée.

Auteurs	Nom du questionnaire
Wrzesniewski, 1999	The Affective Impact of Odor (AIO)
Cupchik et al., 2005	The Odours in Everyday Life Questionnaire (OELQ)
Smeets et al., 2008	The Odor Awareness Scale (OAS)
Chrea et al., 2009	The Geneva Emotion and Odor Scale (GEOS)
Croy et al., 2010	The Importance of Olfaction Questionnaire (IOQ)
Ferdenzi et al., 2011	The Liverpool Emotion and Odor Scale (LEOS) The Singapore Emotion and Odor Scale (SEOS)
Ferdenzi et al., 2013	The Universal Emotion and Odor Scale (UniGEOS)
Liuzza et al., 2017	The Body Odor Disgust Scale (BODS)
Zhao et al., 2019	The Chemosensory Pleasure Scale (CPS)

Tableau 6 : Liste des différents questionnaires utilisés pour évaluer les réponses affectives aux odeurs

2. Mesures des réponses non verbales : cas des expressions faciales

Les réponses comportementales induites par une stimulation émotionnelle peuvent inclure un nombre varié de réactions telles qu'un sourire, une grimace, un rire, un soupir, ainsi que d'autres réponses en fonction des normes sociétales/culturelles et de la personnalité de l'individu (Anon, 2019). Pour Ekman, chaque émotion possède un pattern de réactions/expressions spécifiques (Ekman, 1992). Ces réactions comportementales appartiennent généralement à différents aspects comme les expressions faciales (e.g., sourire, froncement de sourcils) et vocales (e.g., cri, rire), la posture (e.g., bras levés, dos courbé) et les actions (e.g., fuite). C'est par l'intermédiaire de ces réactions, et en particulier des expressions faciales, que l'Homme est

capable d'identifier les émotions de ses pairs et ce, de manière universelle (Darwin, 1872; Ekman et al., 1972).

L'une des méthodes utilisées pour quantifier les expressions faciales repose sur l'activité musculaire faciale, aussi connue sous le nom d'électromyographie. Cette technique utilise des électrodes disposées directement sur le visage du sujet au niveau des muscles dont l'expérimentateur souhaite enregistrer l'activité (e.g., muscles zygomatiques, muscles corrugateurs). Les électrodes, reliées à un moniteur, enregistrent le signal obtenu qui est ensuite filtré et amplifié pour permettre une meilleure interprétation. Cette technique est généralement peu invasive et indolore bien que parfois, des aiguilles peuvent être insérées directement dans la fibre musculaire pour obtenir un meilleur signal.

Un certain nombre d'études ont ainsi mis en évidence que les émotions peuvent être identifiées en étudiant l'activité musculaire de la face grâce à l'électromyographie alors que ces mouvements musculaires sont imperceptibles à l'œil nu (Dimberg, 1990), et qu'une stimulation olfactive peut provoquer des contractions musculaires au niveau de différentes parties du corps, en particulier dans le muscle trapèze situé en haut du dos (Schwartz, 1979). Plus récemment, certains travaux ont montré que les muscles faciaux, notamment les muscles zygomatiques responsables du sourire et les muscles corrugateurs responsables du haussement des sourcils, répondent à différentes stimulations sensorielles hédoniques (i.e., olfactive, visuelle, gustative ...) (Armstrong et al., 2007; Ree et al., 2020; Sato et al., 2020, 2021). Par exemple, il est démontré que l'activation du muscle *corrugator supercilii* est associée à des expériences négatives (Lang et al., 1993; Bradley et al., 2001), et que l'activation du muscle facial *lebiator labii* est associée aux expériences de dégoût (Vrana, 1993; Chapman et al., 2009). Grâce à ces données, les études menées dans le domaine de l'olfaction peuvent se baser sur l'activité électromyographique des muscles faciaux pour étudier l'hédonicité olfactive. Ainsi, les odeurs déplaisantes induisent une activité musculaire plus importante des muscles corrugateurs (Jäncke & Kaufmann, 1994; Bensafi et al., 2002b; Soussignan et al., 2005).

Bien que l'activité myographique faciale repose principalement sur l'utilisation de l'électromyogramme, certains logiciels d'analyse des émotions se basent sur cette activité pour analyser et déterminer les émotions faciales. C'est le cas par exemple du Facial Action Coding System (FACS) (Ekman & Friesen, 1978) ou encore du FaceReader Noldus® (Noldus Information Technology, Wageningen, Pays-Bas) (e.g., Bartkiene et al., 2021; de Wijk et al., 2012; He et al., 2012). Mis en place par Ekman à la fin des années 1970, le FACS est une technique de mesure basée sur l'anatomie des mouvements perceptibles des muscles faciaux.

Cette mesure repose sur l'identification d'unité d'action (UA) définies comme étant un ensemble des plus petites modifications faciales observables résultant de l'activité d'un seul muscle ou d'un groupe musculaire (Soussignan et al., 2013). Chaque unité d'action est désignée par un code numérique et est scoré sur la base d'un changement transitoire précis de la forme et de la localisation des traits du visage. Chez l'adulte, Ekman & Friesen, (1978) ont répertorié 44 unités d'action possibles. En olfaction, ce logiciel a été utilisé pour étudier, par exemple, la réactivité faciale face à des odeurs agréables et désagréables chez des enfants âgés de 5 à 12 ans dans une condition de solitude (sans présence d'adulte) ou de présence sociale (en compagnie d'un adulte inconnu pour l'enfant) (Soussignan & Schaal, 1996). Les auteurs montrent ainsi que les enfants présentent des configurations faciales qui varient en fonction de la valence hédonique de l'odeur (agréable vs. désagréable) et de la condition sociale (avec vs. sans adulte). Par exemple, ils ont montré que les filles sourient davantage que les garçons, mais que la différence entre les deux sexes n'est significative qu'en réponse à des odeurs désagréables dans la condition de présence sociale. Ces mêmes auteurs (Soussignan et al., 1999) indiquent également que, chez les nourrissons, le dégoût est plus souvent évoqué par l'odeur de différents laits infantiles (familiers ou non) que par les autres stimuli olfactifs (e.g., vanilline, eau distillée) en phase postprandiale. Chez les adultes et à titre d'exemple, il est montré que les odeurs (et les stimuli gustatifs) déplaisants suscitent des réactions faciales négatives (abaissement du front, relèvement de la lèvre supérieure et abaissement du coin des lèvres). À l'inverse, le goût sucré agréable suscite des réactions positives (suction des lèvres), alors que les odeurs agréables n'en ont pas suscité (Weiland et al., 2010).

Basé sur la technologie du FACS, le Facereader Noldus® est un logiciel permettant la reconnaissance des micro-expressions des muscles faciaux et ainsi d'en déduire les six émotions de base associées à savoir la joie, la tristesse, la colère, la surprise, la peur et le dégoût. Certains travaux ont ainsi examiné l'effet de la consommation de chocolats noirs de différentes origines sur les émotions induites chez les consommateurs (Bartkiene et al., 2021), et d'autres ont tenté de savoir si la consommation de différentes confiseries pouvaient être à l'origine d'expressions faciales différentes (Juodeikiene et al., 2014). Les résultats de ces études montrent que selon l'origine du chocolat consommé, les émotions sont plus intenses chez les consommateurs (Bartkiene et al., 2021) et que les expressions faciales sont différentes selon la confiserie présentée (Juodeikiene et al., 2014). Le logiciel Facereader Noldus® est notamment utilisé dans les études de marketing et de préférence alimentaire chez le consommateur (Głuchowski et al., 2021; Savela-Huovinen et al., 2021) ou encore en médecine (Yang et al., 2022). Ainsi, ce

logiciel apparaît comme un outil fiable sur lequel pourront reposer de futures études menées sur les réponses émotionnelles olfactives.

3. Mesures psychophysologiques

A. Réponse électrodermale

La réponse électrodermale ou variation de conductance cutanée correspond à la mesure de l'activité électrique des glandes sudoripares eccrines localisées notamment dans les paumes des mains et des pieds, et varie selon les situations mettant en jeu des émotions. Les glandes eccrines sont sous le contrôle du système nerveux sympathique qui, lors de son activation, induit une sécrétion plus abondante de sueur hydrique. Ceci provoque des variations de concentrations à la surface de la peau induisant alors des changements de conductance cutanée (mesurée en μS) mesurables. Chaque glande activée se comporte comme un circuit électrique de sorte que l'augmentation de la conductance cutanée est proportionnelle au nombre de glandes activées. L'activité électrique qui en découle varie selon l'intensité de l'émotion ressentie par le sujet, autrement dit plus l'intensité de l'émotion est importante, plus l'activité électrique cutanée augmente, donc plus la conductance cutanée est importante (Sequeira et al., 2009). Ceci se traduit, graphiquement, par une élévation soudaine de la conductance cutanée quelques secondes après la présentation du stimulus jusqu'à un pic. Le retour à l'état de base est ensuite progressif (Figure 26). Pour effectuer une mesure, des électrodes sont fixées à la surface de la peau au niveau de la partie distale de l'index et du majeur de la main non dominante du sujet. Les électrodes, préalablement enduites de gel isotonique conducteur, sont reliées *via* un câble à un boîtier permettant d'amplifier le signal, lui-même relié à un ordinateur comportant le logiciel de lecture pour permettre la mesure.

Cette mesure est essentielle en olfaction dans le sens où les odeurs sont de puissants déclencheurs émotionnels. De ce fait, un certain nombre d'études emploie cette technique afin de soutenir leurs données subjectives (e.g., Bensafi et al., 2002a, 2002c; Brauchli et al., 1995; Glass et al., 2014; He et al., 2016; Jacquot et al., 2018). Les principaux résultats démontrent que l'amplitude de la conductance cutanée augmente lorsqu'une odeur est évaluée déplaisante comme c'est le cas par exemple pour l'acide isovalérique (Brauchli et al., 1995), l'odeur de vomis (Glass et al., 2014), une odeur de poisson (He et al., 2014, 2016), l'isothiocyanate d'allyle (Brand et al., 2002) ou encore la triméthylamine (Brand et al., 2000; Brand & Jacquot, 2001). En revanche, elle diminue lorsque l'odeur est évaluée agréable (e.g., limonène, alcool phényle éthylque, acétate d'isoamyle...) (Bensafi et al., 2002a; Royet et al., 2003; Hoffmann-Hensel & Freiherr, 2016; Seet et al., 2020). Effectivement, ces auteurs (Bensafi et al., 2002a)

établissent une relation négative entre l'évaluation hédonique des odeurs et la réponse électrodermale. De même, il a été mis en évidence que la durée de la réponse est plus courte après une stimulation avec des odeurs agréables, comparé aux odeurs désagréables (Alaoui-Ismaili et al., 1997b). Cependant, plusieurs études ne montrent aucune différence ni de relation entre l'amplitude de la réponse électrodermale et l'évaluation hédonique de différents odorants agréables et désagréables (menthol, pyridine, cinnéole, acétate d'isoamyle...) (Bensafi et al., 2002c, 2002b; Møller & Dijksterhuis, 2003; Baer et al., 2018). L'étude menée par Jacquot et al., (2018) explique également que pour l'odeur d'essence, les participants sensibles au mal des transports présentent une réponse électrodermale plus longue (i.e., délai entre le début de la réponse et le pic de l'amplitude plus long) que les participants non sensibles au mal des transports (5.98 vs. 3.22 secondes).

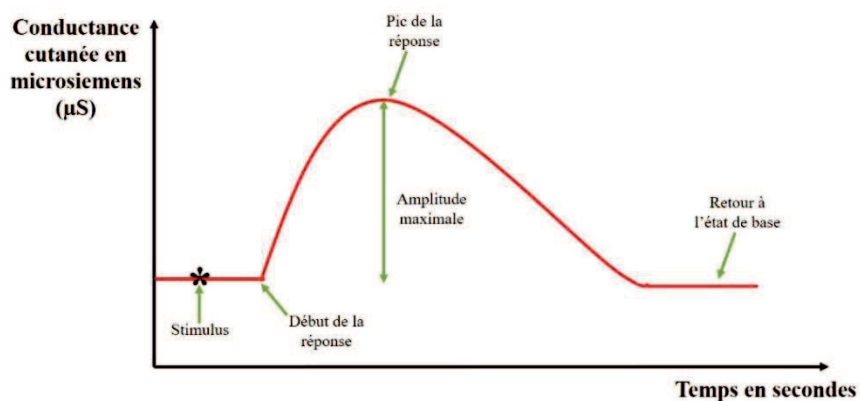


Figure 26: Schéma d'une réponse électrodermale.

B. Fréquence cardiaque

La fréquence cardiaque correspond à l'activité électrique du cœur mesurée en battements par minute (bpm). Elle est régulée par le système nerveux autonome et s'établit donc de façon totalement involontaire. La mesure de la fréquence cardiaque est réalisée par l'intermédiaire d'un électrocardiogramme (ECG). Habituellement, en recherche, deux à trois électrodes sont placées sur le participant, après les avoir enduites de gel conducteur électrolytique : soit une à l'intérieur de chaque poignet du participant (zone électro négative) et une au niveau de la cheville gauche du sujet (zone électro positive), soit une à l'intérieur du poignet droit et une au niveau de la cheville gauche. Les électrodes sont reliées à un moniteur qui amplifie le signal obtenu afin d'avoir des données interprétables.

Le rythme cardiaque varie constamment au cours de la journée en fonction de l'activité du sujet et il se modifie également lors d'un processus émotionnel (Dishman et al., 2000). La mesure de la fréquence cardiaque en olfaction apparaît donc essentielle et plusieurs travaux ont ainsi

cherché à mettre en relation les variations de fréquence cardiaque et l'hédonicité olfactive. Il a été mis en évidence que la variation de la fréquence cardiaque est corrélée négativement avec le score hédonique de l'odeur, c'est-à-dire que plus l'odeur est perçue comme plaisante, plus la fréquence cardiaque diminue et inversement (i.e., la fréquence cardiaque augmente pour les stimuli déplaisants) (Amoore & Venstrom, 1966; Alaoui-Ismaïli et al., 1997a; Bensafi et al., 2002c; Delplanque et al., 2009; Pichon et al., 2015; He et al., 2016; Gudziol et al., 2022). Par exemple, la fréquence cardiaque est plus élevée lorsque de l'acide isovalérique (i.e., odeur déplaisante) est présenté par rapport à une condition sans odeur (Bensafi et al., 2002b). Une accélération de la fréquence est aussi observée lorsque de l'acide propionique, évalué extrêmement déplaisant, est présenté aux participants (Alaoui-Ismaïli et al., 1997a). Par la suite, des résultats similaires ont été obtenus pour d'autres odeurs déplaisantes (e.g., acide isobutyrique, acide caproïque, cuir, durian...) : ces odeurs induisent une décélération cardiaque plus faible que les odeurs plaisantes (e.g., lavande, lilas, acétate d'isoamyle, miel...) (Pichon et al., 2015). En utilisant une odeur de poisson (i.e., déplaisante) et une odeur d'orange (i.e., plaisante), He et al., (2014) ont également montré que la stimulation avec l'odeur de poisson provoque une accélération plus importante de la fréquence cardiaque chez les participants, comparativement à l'odeur d'orange.

C. *Électroencéphalographie (EEG)*

EEG classique

L'EEG permet d'enregistrer l'activité électrique corticale spontanée, correspondant aux différents rythmes cérébraux (gamma, bêta, alpha, thêta et delta) au niveau des neurones pyramidaux. L'activité électrique enregistrée, sous forme d'ondes cérébrales désignant les différentes phases des rythmes cérébraux, provient de l'excitation des neurones qui provoque l'ouverture des canaux ioniques au niveau des synapses, et à leur synchronisation dans le temps. L'obtention d'un signal EEG est permis par la pose d'électrodes enduites de pâte conductrice directement à la surface du scalp. Le nombre d'électrodes utilisées est en général de 64 électrodes. Néanmoins, il est possible de retrouver des enregistrements EEG avec un nombre plus important d'électrodes pouvant atteindre 256 (EEG haute densité) (e.g., Tannou et al., 2021) ou à l'inverse, un nombre plus faible (e.g., Seeck et al., 2017). Les électrodes sont reliées à un boîtier amplificateur lui-même relié à un ordinateur, permettant alors l'enregistrement du signal électrique cortical.

À la fin du siècle dernier, plusieurs études mettent en avant une altération du signal électrique cortical obtenu par EEG à la suite d'une exposition aux odeurs (Lorig & Schwartz, 1988;

Klemm et al., 1992; Martin, 1998). Bien que ces altérations soient fréquemment rapportées, les schémas de variation ne sont pas identiques (Martin, 1998). Ainsi, certains auteurs rapportent des modifications au niveau des rythmes thêta tandis que d'autres font état de changements dans les rythmes alpha (désynchronisation). Plus récemment, il a été démontré que l'hédonicité olfactive est à l'origine de ces modifications (Kroupi et al., 2014). Par exemple, les odeurs plaisantes engendrent une augmentation de l'activité cérébrale au niveau des bandes alpha, bêta et gamma dans les régions centrales, pariétales et occipitales du système nerveux central. Au contraire, les odeurs déplaisantes provoquent une activité cérébrale plus importante dans les régions frontales et centrales du système nerveux et ce, pour l'ensemble des rythmes cérébraux (Kroupi et al., 2014). De ce fait, l'EEG apparaît comme étant un moyen d'analyse objectif permettant de comparer des données subjectives et un signal électrique cortical.

Potentiels évoqués

À la différence des rythmes cérébraux, les potentiels évoqués correspondent à une activité électrique corticale provoquée. Lors d'une stimulation neurosensorielle externe (image, son, lumière, odeur...) ou d'une activité motrice, l'excitation neuronale engendre des mouvements ioniques entre les milieux extra et intra cellulaires des neurones pyramidaux. Ceci produit alors des modifications de potentiels électriques qui deviennent enregistrables à l'aide d'un EEG, ce sont les potentiels évoqués. En raison de leur petite taille (i.e., amplitude de $10\mu\text{V}$ environ), les potentiels évoqués sont cachés dans le bruit de fond de l'activité électrique corticale spontanée (amplitude de $100\mu\text{V}$ voire plus). De ce fait, il est nécessaire de répéter successivement un grand nombre de fois la stimulation afin d'en faire une moyenne lors de l'analyse des données. Les potentiels évoqués sont illustrés par des ondes positives et négatives formant des pics, également appelés composantes. Ces dernières correspondent à 1). l'amplitude ; relative à la grandeur de l'onde ; 2). la latence qui est relative à l'intervalle de temps entre l'application d'un stimulus et sa réponse, puis 3). la polarité définie par le potentiel d'action qui est soit plus positif (onde positive P), soit plus négatif (onde négative N) que le potentiel de repos. Généralement, la lettre correspondant à la polarité est accompagnée d'un nombre qui indique la position de la composante dans l'onde (e.g., P1, P2, N1, N2 ... etc.), c'est-à-dire son temps d'apparition (en millisecondes) après la stimulation (e.g., P100 correspond à une composante positive apparaissant 100 ms après la stimulation). Il existe deux types de composantes : la composante précoce et la composante tardive. La première est dite obligatoire, c'est-à-dire qu'elle se produit systématiquement à la suite d'une stimulation sensorielle, et reflète les caractéristiques

physiques du stimulus. La composante tardive quant à elle est liée aux processus cognitifs comme l'évaluation émotionnelle du stimulus par exemple (Kobal et al., 1992).

À la suite d'une stimulation olfactive, le tracé d'un potentiel évoqué peut être décomposé en plusieurs composantes. Celles-ci correspondent alors à différents niveaux de traitement (Pause et al., 1996b). Ainsi, les composantes N1 et P2 sont modulées par la concentration du stimulus tandis que les composantes P3-1 et P3-2 varient selon l'importance subjective du stimulus. Ces résultats montrent l'intérêt de l'analyse des potentiels évoqués dans le cadre d'études portant sur l'hédonicité olfactive. C'est ainsi qu'il a été montré, par exemple, qu'un odorant déplaisant comme le sulfure d'hydrogène induit un temps de latence plus court et une amplitude plus grande de la composante P2, comparativement à un odorant plaisant comme la pêche (Croy et al., 2013). Des résultats similaires ont été observés dans les années 1990 avec le sulfure d'hydrogène (odorant déplaisant) et la vanilline (odorant plaisant) (Kobal et al., 1992). D'autres travaux stipulent que l'amplitude de la composante P3 est plus grande après la présentation d'une odeur plaisante (limonène, odeur d'orange) qu'après celle d'une odeur déplaisante (eugénol, odeur de clou de girofle) (Masago et al., 2001). Récemment, il a été mis en évidence qu'une réponse neuronale apparaît environ 300ms après une stimulation olfactive déplaisante contre 500ms dans le cas d'une odeur plaisante (Kato et al., 2022). Ces auteurs suggèrent ainsi que les aspects perceptifs des odeurs, en particulier la valence hédonique de l'odeur (agréable/désagréable), possède une dynamique spatio-temporelle différente.

D. Imagerie

L'imagerie cérébrale, également appelée neuro-imagerie, regroupe un ensemble de techniques basées sur des phénomènes physiques (radioactivité, résonance magnétique...) afin d'obtenir des images structurelles et fonctionnelles du système nerveux central. Il existe différents types d'imagerie cérébrale comme la tomographie par émission mono-photonique (TEMP), la tomographie par émission de positons (TEP) ou l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf).

IRMf

L'IRMf, est une technique d'imagerie cérébrale basée sur le traitement et l'analyse d'un signal électromagnétique à partir de l'effet BOLD (Blood Oxygen Level Depend). L'hémoglobine existe sous deux formes : une liée à l'oxygène assurant le transport de l'oxygène des poumons vers les tissus, l'oxyhémoglobine, et une autre liée au dioxygène rejeté par les tissus, la désoxyhémoglobine. Cette dernière possède la particularité d'être paramagnétique, ce qui

signifie que, sous l'action d'un champ magnétique, elle acquiert une « aimantation » dirigée dans le sens du champ magnétique appliquée. L'effet BOLD mesuré par IRMf détecte ce changement magnétique. Lors d'une activité cérébrale ou d'une stimulation externe, un phénomène hémodynamique se produit : le débit sanguin local augmente rapidement ce qui induit une augmentation d'oxygène et d'oxyhémoglobine ainsi qu'une diminution de la désoxyhémoglobine dans les capillaires sanguins. Cependant, le débit sanguin et le taux d'oxygène sont proportionnellement plus importants que les besoins réels du neurone activé. De ce fait, le sang veineux est suroxygéné : le taux d'oxygène sanguin augmente et donc celui de l'oxyhémoglobine aussi, tandis que le taux de désoxyhémoglobine diminue progressivement. C'est donc la diminution du taux de désoxyhémoglobine qui est mesurée par IRMf.

Dans le domaine de l'olfaction, de nombreuses études utilisent cette méthode afin de déterminer l'effet de la valence hédonique sur les différentes activations corticales (Royet et al., 2003; Bensafi et al., 2007b; Xiao et al., 2020; Ruser et al., 2021). Par exemple, Royet et al., (2003) ont pu montrer que l'insula ventrale, le cortex piriforme et l'amygdale sont plus activés par des odeurs déplaisantes que des odeurs plaisantes. Ces données ont été précisées par l'étude de Bensafi et al., (2007b) dont les résultats indiquent que les odeurs déplaisantes induisent une activité plus importante dans le cortex piriforme gauche et l'insula gauche que des stimuli olfactifs plaisants. Le traitement cortical de l'hédonicité olfactive étant connu (Cf. Traitement cortical), l'IRMf peut être couplée aux mesures subjectives (e.g., échelles, questionnaires) afin d'en soutenir les résultats.

TEP et TEMP

La tomographie par émission de positons et mono-photoniques sont des méthodes de médecine nucléaire permettant d'analyser l'activité métabolique d'un organe cible, ici du système nerveux central. Cette analyse est permise par les émissions produites par les positons issus de la désintégration d'un radiotracer (ici une substance radioactive ayant la capacité d'émettre des positons) injecté au sujet en amont de l'examen. Lorsque les positons rencontrent les électrons provenant des tissus environnants, ils se désintègrent en deux photons. C'est cette désintégration qui est détectée par la TEP. À l'inverse, la tomographie par émission mono-photonique enregistre l'émission de photons issue d'un produit radioactif, injecté en amont au sujet et capable d'émettre un rayonnement gamma (i.e., émission de photons). Le radiotracer utilisé en TEP dépend de ce que l'expérimentateur souhaite étudier. Ainsi, l'étude de la consommation du glucose par le cerveau nécessite l'utilisation d'un radiotracer dont l'isotope

radioactif est le Fluor¹⁸ (¹⁸F-FDG). En revanche, l'injection du radio isotope O¹⁵ (Oxygène¹⁵) permet de visualiser le débit sanguin cérébral local (Baciu, 2011). En TEMP, les radiotraceurs sont sélectionnés selon le même principe (e.g., Thallium²⁰¹, Iode¹²³...).

En neurosciences cognitives, la TEP a rapidement été remplacée par l'IRMf. Pourtant, avant son arrivée, la TEP a été l'un des principaux moyens utilisés afin d'étudier l'activité cérébrale, en particulier dans le domaine de l'olfaction. Ainsi, il a été montré que des odeurs aversives induisent de fortes activations dans le cortex orbitofrontal et l'amygdale gauche (Zald & Pardo, 1997; Zald et al., 1998) ou lors d'une évaluation hédonique (Royet et al., 2000). La tomographie par émission de positons est donc une méthode d'imagerie cérébrale dont l'utilisation reste possible dans le cadre de l'étude de l'hédonicité olfactive. Concernant la TEMP, certains travaux en olfaction rapportent que son utilisation est relativement simple et qu'elle permet d'obtenir des informations objectives sur la perfusion cérébrale (Di Nardo et al., 2000). Plus récemment, une étude montre que, chez des patients souffrant de troubles olfactifs, la migration du Thallium²¹³ des fosses nasales jusqu'au bulbe olfactif est plus faible que chez les patients sains (Shiga et al., 2013). Autrement dit, les auteurs démontrent que la fonction périphérique du nerf olfactif est réduite chez des personnes atteintes de dysfonctionnements olfactifs. Toutefois, la littérature ne rapporte aucune étude concernant l'hédonicité olfactive en TEMP.

V. Variabilité

L'une des questions centrales dans la littérature scientifique concernant l'olfaction est la variabilité de la perception hédonique. Tandis que certaines études démontrent que l'hédonicité olfactive peut-être prédite (Soussignan et al., 1997; Khan et al., 2007), d'autres évoquent des modifications dans la perception hédonique olfactive selon plusieurs paramètres tels que la présence de pathologies, l'environnement expérimental, ou encore la concentration du stimulus (e.g., Ayabe-Kanamura et al., 1997; Atanasova et al., 2010; Li et al., 2019). Ces derniers résultats suggèrent donc un haut degré de flexibilité de la dimension hédonique des odeurs. Autrement dit, l'attribution d'un caractère plaisant ou, au contraire déplaisant à une odeur perçue n'est pas universel, mais liée à une pluralité de facteurs comme l'âge, le sexe, l'état émotionnel, la fréquence d'exposition à l'odorant, l'environnement expérimental, la concentration du stimulus, la qualité olfactive ... etc. (Rouby et al., 2009). L'ensemble de ces paramètres peuvent être regroupés en trois catégories : le stimulus olfactif (concentration, qualité...), l'individu qui perçoit (âge, sexe, état émotionnel...) et le contexte (fréquence d'exposition, environnement expérimental...). Les différents facteurs de variabilité sont exposés dans la présente section selon leur catégorie.

1. En fonction du stimulus

A. Concentration / intensité

Le principal facteur intervenant dans l'hédonicité olfactive est la concentration de l'odorant (i.e., rapport entre la quantité d'odorant en solution / dans l'air et le volume de la solution / air), liée irréfutablement à l'intensité perçue. En effet, plus la concentration de l'odorant augmente plus l'intensité augmente aussi (Henion, 1971; Moskowitz et al., 1976), ce qui explique que concentration et intensité peuvent parfois être confondues. Bien que ces deux notions soient proches, elles n'en restent pas moins différentes. La concentration correspond aux propriétés chimiques de l'odorant tandis que l'intensité est le fruit de la perception permise par le système nerveux.

D'anciens travaux stipulent l'existence de deux relations distinctes entre hédonicité olfactive et concentration du stimulus. La première est, dans le cas d'une odeur agréable, une augmentation conjointe de l'hédonicité olfactive et de la concentration de l'odorant suggérant une augmentation de la valence hédonique avec l'intensité. De la même façon, dans le cas d'une odeur déplaisante, la note hédonique diminue avec l'augmentation de la concentration (Doty, 1975a; Moskowitz et al., 1976). La seconde est celle d'une augmentation de la valence hédonique jusqu'à une valeur maximale pour une concentration intermédiaire suivie d'une diminution progressive de cette valence hédonique alors que la concentration continue de croître (Doty, 1975; Moskowitz et al., 1976) (Figure 27). Ces deux relations ont été requestionnées récemment par les études de Li et al., (2019) et de Baccarani et al., (2021). Les travaux de Li et al., (2019) évaluent l'hédonicité de trois odorants, l'acétate de butyle, le diméthylsulfure et le limonène, en fonction de leur concentration. Pour l'acétate de butyle et le diméthylsulfure, les résultats montrent que la valence hédonique diminue lorsque la concentration augmente et l'odeur perçue est systématiquement désagréable. En revanche, pour le limonène, la valence hédonique augmente avec la concentration et l'odeur perçue est agréable, avant de diminuer lorsque l'odorant devient trop concentré et dans ce cas, l'odeur est évaluée comme étant désagréable. Dans l'étude de Baccarani et al., (2021) utilisant des arômes alimentaires de fraise, de lavande et de citron, les données obtenues indiquent que plus la concentration augmente, plus les odeurs sont perçues plaisantes, quelle que soit l'odeur et que, l'intensité perçue augmente avec la concentration de l'odorant.

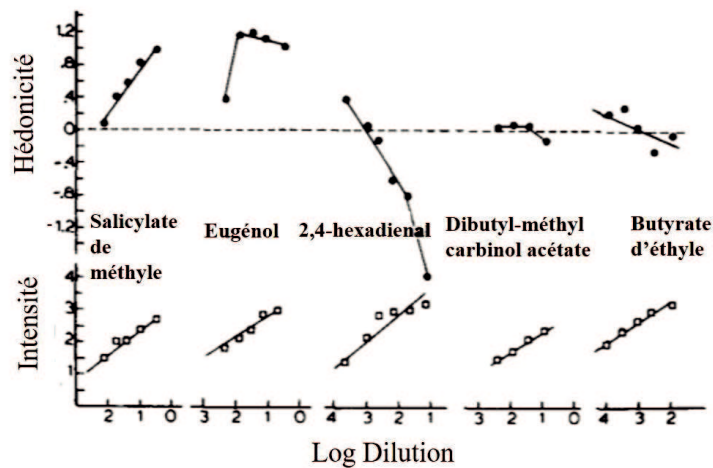


Figure 27 : Relation entre l'hédonicité, l'intensité et la concentration des odorants
Adapté de Moskowitz et al., 1976.

Étant donné qu'une corrélation positive entre concentration et intensité est souvent établie, certains auteurs s'intéressent à la relation entre intensité perçue et hédonicité olfactive, sans prendre en considération la concentration. C'est ainsi que dans l'étude récente de Sollai et al., (2020) l'intensité et l'hédonicité de l'odeur de banane sont évaluées à partir d'un feutre imprégné par cette odeur. Les résultats montrent que l'hédonicité est corrélée positivement à l'intensité perçue (Sollai et al., 2020). Autrement dit, plus la valence hédonique de l'odeur est importante, plus l'intensité perçue, l'est également. Ce type de résultats a également été obtenu dans des études antérieures avec d'autres panels d'odorants (e.g., café, anis, bacon, basilic, cannelle, cheddar ... etc.) (Distel et al., 1999; Moss et al., 2016).

B. Qualité

La qualité olfactive correspond à la provenance et au type de l'odeur (odorant chimique, odorant naturel, mélange, odeurs corporelles...), à ses caractéristiques sensorielles (floral, fruité, boisé, ... etc.) et / ou à ses propriétés olfactives et trigéminales (irritante, piquante...). Elle se réfère également à l'objet auquel l'odeur est associée (e.g., odeur de rose, odeur du pain chaud, odeur de poubelle, odeur de sueur / haleine... etc.) et constitue une autre source de variabilité de l'hédonicité olfactive.

À la fin des années 1970, des travaux indiquent que la nature trigéminal des odorants est susceptible de modifier la valence hédonique de l'odeur (Doty et al., 1978a). Ainsi, la valence hédonique des odorants ayant un caractère trigéminal important est plus faible. Ces résultats sont confortés dans une récente étude suggérant que les caractéristiques trigéminales des odorants modifient la façon dont les individus catégorisent les odeurs perçues, c'est-à-dire que

plus les odeurs sont irritantes, plus elles sont catégorisées avec des labels négatifs (Licon et al., 2018).

Une grande partie des études sur l'hédonicité olfactive porte sur les odeurs corporelles, et en particulier sur l'impact de leur origine (i.e., féminine ou masculine) sur l'évaluation hédonique. Ainsi, l'odeur corporelle axillaire féminine est perçue moins déplaisante et plus douce que l'odeur axillaire masculine (Doty et al., 1978c). De la même façon, l'odeur de l'haleine issue de donneurs féminins est évaluée comme étant plus agréable que celle issue de donneurs masculins (Doty et al., 1982). Pourtant, d'autres travaux démontrent un phénomène inverse. Lorsque des cotons sont placés sous les aisselles de « donneurs » féminins et masculins en amont d'un exercice physique intense puis présentés à des participants « juges », ceux-ci évaluent les odeurs féminines comme étant moins agréables que celles des hommes, indépendamment du sexe du juge (Mutic et al., 2016).

Plusieurs études se sont intéressées à la relation qui s'établit entre la qualité, l'hédonicité et les notes olfactives. Ainsi Seo et al., (2009) montrent que les odeurs de produits laitiers sont plus appréciées par les participants lorsqu'ils possèdent les caractéristiques sensorielles « doux », « acide », « fermenté » et « riche ».¹² De même, l'existence d'une relation positive entre le nombre de notes olfactives attribuées aux molécules odorantes et l'hédonicité olfactive est démontrée, c'est-à-dire que plus l'odeur possède de notes olfactives différentes (e.g., fruitée, boisée, florale... etc.), plus la valence hédonique de l'odeur est importante (Kermen et al., 2011). D'autres (Sollai et al., 2020) stipulent qu'une banane fraîche possède 43 composés chimiques différents évoquant chacun des notes olfactives plus ou moins similaires (e.g., banane, sucré, tropical...). Cet exemple sous-entend que le nombre de composés chimiques présents dans un odorant pourrait avoir un impact sur l'hédonicité olfactive et que par conséquent, selon la composition chimique de l'odorant utilisé (arôme, molécule unique, mélange...), la valence hédonique de l'odeur différerait.

Les caractéristiques sensorielles de l'odeur sont étroitement liées à la structure de l'odorant (Licon et al., 2019), c'est-à-dire qu'une note olfactive donnée peut être associée à une composition chimique spécifique, ce qui est susceptible de modifier la valence hédonique. C'est ainsi que plusieurs études, présentées ci-dessous, ont tenté de déterminer le lien entre l'hédonicité olfactive et la structure et les propriétés physico-chimique de l'odorant.

¹²D'ailleurs, l'odeur du produit laitier la plus appréciée par les participants dans cette étude est celle comportant les quatre attributs sensoriels cités précédemment (« doux », « acide », « fermenté » et « riche »), à savoir l'odeur du yaourt.

C. Structure moléculaire et propriétés physico-chimiques

La structure moléculaire des odorants, autrement dit l'arrangement tridimensionnel des atomes composant une molécule odorante, leur confère leurs caractéristiques physico-chimiques propres telles que leur poids moléculaire, leur solubilité ou encore leur pression de vapeur. Plusieurs études se sont intéressées au lien entre les propriétés physico-chimiques des molécules odorantes et leur perception hédonique. Concernant le poids moléculaire, une étude (Joussain et al., 2011) montre que plus le poids moléculaire est important, plus l'odorant est évalué plaisant. Par ailleurs, des travaux prédictifs basés sur le poids moléculaire, la structure et l'hédonicité de l'odorant montrent également que la taille, mais aussi le type d'atomes composant les molécules odorantes, sont susceptibles d'induire des variations d'hédonicité olfactive (Zarzo, 2011). Plus précisément, les molécules odorantes ayant le poids moléculaire le plus élevé ainsi que celles contenant des atomes d'oxygène (sauf pour les acides carboxyliques) sont susceptibles d'être jugées plus plaisantes que des odorants ayant un faible poids moléculaire ou ne contenant pas d'atomes d'oxygène. Ces données semblent cohérentes avec le fait que, par exemple, les esters comme l'acétate d'isoamyle (i.e., odeur de banane) ou le propanoate de méthyle (i.e., odeur de pomme), et les cétones tels que le para-hydroxy-phénylbutanone (i.e., odeur de framboise) sont généralement perçues comme agréables.¹³ Pour compléter ces données, plusieurs équipes ont développé des algorithmes informatiques, à partir d'un vaste ensemble de données psychophysiques, pour tenter de prédire les attributs sensoriels des molécules olfactives en fonction de leurs caractéristiques physico-chimiques (Keller et al., 2017). La modélisation des résultats démontre que le programme informatique peut prédire avec précision l'hédonicité, mais également l'intensité et les notes sensorielles des odorants. Des travaux antérieurs basés sur des modèles mathématiques (Khan et al., 2007) ont également permis de démontrer que la valence hédonique des odeurs peut être prédite selon les propriétés physico-chimiques de l'odorant.

À la suite des travaux de Khan et al., (2007), une équipe française (Mandairon et al., 2009) fait l'hypothèse que, si la valence hédonique olfactive est en partie gravée dans les propriétés physico-chimiques des odorants, alors d'autres espèces animales, comme la souris par exemple, pourraient avoir des préférences olfactives similaires à celles de l'Homme. Pour la première fois, leurs travaux ont démontré que les préférences olfactives chez l'Homme et chez la souris

¹³ Ces composés chimiques possédant une masse molaire importante et plusieurs atomes d'oxygène dans leur structure moléculaire.

étaient similaires suggérant ainsi que la valence hédonique des odeurs est en partie ancrée dans la structure physico-chimique de l'odorant.

Pourtant, l'importante diversité des odorants présents dans l'environnement laisse penser que la perception olfactive ne peut pas être prédite uniquement sur la base des propriétés physico-chimiques des odorants (Agapakis & Tolaas, 2012). En effet, ces auteurs montrent que de petits changements dans la structure de l'odorant ou l'addition d'un groupement fonctionnel dans le squelette moléculaire peuvent induire des modifications de perception de l'odeur de telle sorte que, les modèles de prédiction proposés au cours des dernières années ne peuvent pas présager ces variations hédoniques. Pourtant, quelques études soutiennent l'idée que, selon l'agencement tridimensionnel des molécules odorantes, la valence hédonique des odeurs peut être prédite (Haddad et al., 2010). Ainsi, plus la molécule odorante serait complexe d'un point de vue moléculaire, plus elle serait perçue comme étant agréable ; à l'inverse, moins la structure serait complexe, plus l'odeur serait évaluée comme étant désagréable (Kermen et al., 2011; Keller & Vosshall, 2016). Même si cette prédiction s'avère exacte pour beaucoup d'odorants, certaines molécules olfactives aux structures moléculaires très complexes comme le 4-méthylsulfanylpentan-2-one (odeur soufrée) par exemple, sont extrêmement déplaisantes (Brand, 2020). D'ailleurs, il est admis que plus les molécules sont composées d'atomes de soufre, plus elles sont associées à des descripteurs sensoriels négatifs tels que « ail », « poisson » ou « pourri » et par conséquent à une valence hédonique déplaisante (Keller & Vosshall, 2016). Comme évoqué dans la partie précédente (Cf. Qualité), les odeurs ayant un fort caractère trigéminal sont perçues moins agréables (Doty et al., 1978), comme c'est le cas par exemple pour le camphre qui pourtant possède une structure moléculaire pour le moins complexe.

La relation qui s'établit entre l'odeur et sa structure moléculaire apparaît très complexe puisque d'une part des odorants très proches au niveau moléculaire peuvent évoquer des odeurs différentes (c'est le cas des énantiomères comme la D-carvone et la L-carvone correspondant respectivement aux odeurs d'aneth et de menthe poivrée) tandis que des molécules différentes peuvent engendrer une perception olfactive identique (e.g., géranol et alcool phényl éthylique pour l'odeur de rose), ce qui est à même d'induire des différences et / ou des similarités dans la valence hédonique de l'odeur perçue.

2. En fonction de l'individu

A. Sexe

Les travaux réalisés dans le domaine de l'olfaction rapportent souvent de meilleures capacités olfactives chez la femme que chez l'homme (Cf. Chapitre 2 : La perception olfactive humaine).

Cette différence homme/femme est également présente au niveau de la perception hédonique olfactive (Bontempi et al., 2021). Ce facteur de variabilité est traité dans la partie VI. Question du sexe dans l'hédonicité olfactive (p.122).

B. Âge

L'âge est un facteur déterminant dans la perception olfactive, notamment au niveau de la sensibilité (Cf. Chapitre 2. Perception olfactive). C'est aussi l'un des facteurs jouant un rôle majeur dans la variabilité hédonique olfactive.

À la fin des années 1990, les études indiquent que les enfants âgés de moins de cinq ans, soit n'émettent pas de réaction d'aversion lorsque des molécules odorantes évaluées déplaisantes chez l'adulte, leur sont présentées (Soussignan & Schaal, 1996), soit qu'ils présentent des réponses hédoniques olfactives similaires aux adultes (Schmidt & Beauchamp, 1998).

Récemment, il a été montré alors que peu importe l'âge des bébés (entre 8 et 22 mois), ces derniers passent moins de temps à mâchouiller le biberon contenant une odeur déplaisante qu'une odeur plaisante (Wagner et al., 2013).¹⁴ Les résultats de cette étude suggèrent alors que les jeunes enfants présentent une aversion pour les odeurs désagréables. Toutefois, il convient de préciser que les odeurs déplaisantes utilisées dans cette étude possèdent une composante trigéminal importante. D'autres études menées chez des enfants âgés entre cinq et sept ans font remarquer que, pour des odeurs plaisantes, la valence hédonique est plus importante, comparé à des adultes (Bensafi et al., 2007a) et à des enfants plus âgés (11-12ans) (Brothánková et al., 2020). Dans le cas d'odeurs déplaisantes (e.g. sueur masculine), les odeurs sont perçues moins déplaisantes en comparaison avec des adolescents (âge moyen = 16 ans) (Stevenson & Repacholi, 2003). Ces études soulèvent donc l'importance de l'âge dans les réponses hédoniques olfactives, et suggèrent que ces réponses pourraient être le fruit d'apprentissage.

Chez les adultes, l'hédonicité olfactive varie également en fonction de l'âge. Par exemple, lorsque des participants d'âges différents évaluent l'hédonicité des odeurs de lavande et de menthe poivrée à partir d'une échelle de Likert, les plus âgés (âge moyen = 66,4 ans) évaluent ces odeurs comme plus plaisantes comparés aux participants plus jeunes (âge moyen = 23,9 ans) (Wang et al., 2005). Cependant, l'hédonicité olfactive peut augmenter pour certaines odeurs (odeur de rose, odeur de clou de girofle) et rester inchangée pour d'autres (odeur de banane, de café, d'anis, de pomme, d'ananas ou encore de citron) lorsque l'âge des participants

¹⁴Wagner et al., (2013) ont placé des bandes de tissus odorisées soit par un odorant plaisant (e.g., pomme, fraise, vanilline, pêche-abricot) soit par un odorant déplaisant (e.g., triméthylamine, acide butyrique, diméthylsulfure, 3-isobutyl-2-méthoxy-pyrazine) dans des biberons puis les ont présentés à des bébés âgés entre 8 et 22 mois.

augmente (Markovic et al., 2007). Les résultats d'une étude comparative (Joussain et al., 2013) montrent que les personnes âgées évaluent les odeurs plaisantes comme étant moins plaisantes que les personnes jeunes ; toutefois ce phénomène n'est pas retrouvé pour les odeurs déplaisantes. Des travaux basés sur l'évaluation hédonique de 50 odorants différents au sein d'une population de participants jeunes (moyenne âge = 24.8 ans) et âgés (moyenne âge = 70.23 ans) indiquent que, comparé aux personnes jeunes, les personnes âgées évaluent les odeurs désagréables moins déplaisantes (Vieillard et al., 2020). Les auteurs suggèrent que ce phénomène serait provoqué par une diminution du jugement émotionnel face aux odeurs chez les personnes âgées qui serait à l'origine d'une évaluation hédonique moins négative. L'ensemble des études citées précédemment tend à montrer un biais de positivité, faisant référence à la différence dans chaque groupe d'âge entre les conditions expérimentales émotionnelles (positives ou négatives) et une condition de base. C'est ainsi que par rapport aux adultes plus jeunes, les adultes plus âgés montrent une préférence pour les informations positives par rapport aux informations neutres (Carstensen & DeLiema, 2018).

C. État physiologique

Statut hormonal

Grossesse

Une très grande majorité de femmes enceintes indique que leur perception olfactive change au cours de leur grossesse. Selon certaines études, près de trois-quarts des femmes enceintes évaluent leur sensibilité aux odeurs comme étant plus importante qu'à l'accoutumée (Nordin et al., 2004b; Cameron, 2007). Ainsi, les femmes enceintes ont une sensibilité olfactive accrue par rapport aux femmes contrôles, notamment en fin de grossesse voire durant les six semaines suivant l'accouchement (Ochsenbein-Kölble et al., 2007).

Cette modification de la perception olfactive pendant la grossesse, concerne-t-elle également l'hédonicité olfactive ? Dans une étude réalisée auprès de plus de 10 000 femmes enceintes (Gilbert & Wysocki, 1991), certains odorants (e.g., galaxolide, eugénol, et mercaptan) sont perçus moins plaisants par les femmes enceintes que par les femmes témoins. Sur cinq cents femmes enceintes, les trois-quarts d'entre elles déclarent que les odeurs perçues sont plus déplaisantes (sueur, nourriture en général, cigarette ...), et moins d'un quart estiment que les odeurs sont plus agréables (fleurs, bois, parfum, fruits) (Cantoni et al., 1999). Des travaux visant à étudier le lien entre la perception olfactive et les nausées présentes pendant la grossesse montrent que l'ensemble des femmes enceintes de l'étude (n = 55) évaluent les odeurs comme étant plus désagréables que les hommes (n = 48), bien qu'aucune différence ne soit constatée

entre le groupe de femmes témoins et celui de femmes enceintes (Swallow et al., 2005). Ceci témoigne du fait que la variabilité de la perception hédonique des odeurs retrouvée pendant la grossesse pourrait dépendre de l'odeur mise en jeu. Par exemple, l'odeur de noisette est perçue comme étant plus déplaisante par les femmes enceintes, tandis que les odeurs d'anis, de parfum ou de clou de girofle sont perçues plus plaisantes (Laska et al., 1996), indépendamment du stade de la grossesse considéré. Quelques années plus tard, Kölbl et al., (2001) observent des résultats similaires : certaines odeurs telles que l'odeur de cigarette, de café et de rhum, sont perçues plus désagréables par des femmes enceintes en comparaison avec des femmes témoins. En revanche, les auteurs (Kölbl et al., 2001) indiquent que ce phénomène se produirait au cours du premier trimestre de grossesse. L'hypothèse soulevée par les auteurs serait que la modalité olfactive servirait de signal d'alerte vis-à-vis de substances possiblement néfastes pour l'embryon. Des études supplémentaires sur l'hédonicité olfactive au cours de la grossesse sont nécessaires afin d'obtenir des résultats plus pertinents.

Cycle menstruel

L'une des principales raisons d'une modification de la perception olfactive au cours de la grossesse pourrait dépendre du statut hormonal. En effet, les taux d'œstrogène et de progestérone augmentent constamment tout au long de la grossesse (Tran, 2005) et sont par conséquent plus élevés que chez la femme non enceinte. Ces modifications hormonales survenant au cours de la vie d'une femme sont connues pour jouer un rôle non négligeable dans la perception olfactive, comme au niveau de la sensibilité par exemple (Hummel et al., 1991; Derntl et al., 2013; Stanić et al., 2021). Ceci amène à penser que l'hédonicité olfactive peut être également impactée par ces variations de taux d'hormones. Les résultats de l'étude d'Hummel et al., (1991) indiquent que, pendant la phase d'ovulation, les femmes évaluent l'odeur d'androsténone comme plus agréable alors que ce n'est pas le cas pour la nicotine ou l'alcool phényl éthylique (PEA, odeur de rose). Ces données sont soutenues par une autre étude démontrant que l'androsténone est évaluée plus plaisante au moment de la phase d'ovulation chez des femmes qui ne prennent pas de contraception orale (Grammer, 1993). De la même manière, les femmes en phase ovulatoire et lutéale utilisent plus de descripteurs hédoniques à valence positive (e.g., doux, floral, fruité ...) pour établir le profil hédonique du citral (odeur de citron) que lors de la phase folliculaire (Pause et al., 1996a).

Ménopause

S'il est démontré que l'hédonicité olfactive fluctue selon le taux d'hormones, la question de l'hédonicité olfactive se pose également pour la femme ménopausée. La ménopause se caractérise par l'arrêt du cycle menstruel et s'accompagne d'une variété de changements biologiques et hormonaux (Santoro et al., 2015) pouvant entraîner des symptômes dépressifs (Cohen et al., 2006).

Dans le domaine de l'olfaction, seules quelques études ont été menées chez les femmes ménopausées. Ces études portent principalement sur la fonction olfactive générale (i.e., sensibilité, discrimination et identification) et indiquent que celle-ci est diminuée par rapport à des femmes non ménopausées (Savović et al., 2002; Lee et al., 2019; Singh et al., 2019). Les travaux consacrés à l'hédonicité olfactive lors de la ménopause sont encore plus rares. Pourtant, lors de ce changement hormonal, certaines femmes souffrent d'anhédonie, c'est-à-dire une perte de la capacité à ressentir du plaisir. Ce symptôme, présent fréquemment dans la dépression, est donc à même d'induire des modifications considérables au niveau de la perception olfactive, et en particulier au niveau de l'évaluation hédonique des odeurs. En effet, lorsque des femmes ménopausées sont soumises à des tests olfactifs au cours desquels elles évaluent différents odorants, celles ayant un faible degré d'anhédonie évaluent les odeurs comme étant plus agréables ou neutres que déplaisantes (Pouliot et al., 2008). Autrement dit, plus les femmes ménopausées sont anhédoniques, moins elles sont susceptibles d'évaluer les odeurs comme étant plaisantes.

À l'heure actuelle, la relation entre hormones et hédonicité olfactive n'est pas clairement établie. Des études complémentaires sont nécessaires afin d'apporter une meilleure compréhension de cette interaction.

État de satiété

Un autre aspect central de la perception hédonique concerne les odeurs alimentaires et le statut nutritionnel. En effet, les états de faim et de satiété sont d'importants modulateurs de la valence hédonique olfactive. Ainsi, une odeur provenant d'un aliment qui vient d'être ingéré est perçue comme moins plaisante alors que celle d'un aliment non ingéré reste inchangée (O'Doherty et al., 2000; Brondel et al., 2007). Ainsi, l'ingestion continue de morceaux de chocolat, stimulant à la fois le système olfactif et gustatif, engendre une réduction de l'hédonicité générale du chocolat consommé (Small et al., 2001). Ce phénomène est appelé alliesthésie (Cabanac, 1971). Toutefois, il est démontré que l'alliesthésie n'est pas nécessairement dépendante de l'ingestion : des participants en état de faim qui mâchent un morceau de banane ou de poulet pendant cinq

minutes sans l'ingérer évaluent ces mêmes odeurs moins agréables par la suite, au même titre que les participants qui ont ingéré l'aliment (Rolls & Rolls, 1997). Les auteurs concluent qu'il existe un effet sensoriel olfactif spécifique à la satiété, indépendant de l'ingestion de l'aliment : la satiété sensorielle. Elle se réfère à la réduction du plaisir lié à la consommation (avec ou sans ingestion) d'un aliment par rapport à un nouvel aliment. Une étude (Fernandez et al., 2013) souligne que la satiété sensorielle intervient dans les expériences alimentaires de la vie quotidienne. Dans cette étude, des participants sont conviés à un repas et reçoivent un apéritif contenant un arôme d'anis ou de verveine, un plat principal, puis un dessert contenant ce même arôme. En parallèle, un groupe contrôle ne reçoit pas d'apéritif lors de ce même repas. Les participants confrontés à l'arôme d'anis ou de verveine à l'apéritif puis au dessert évaluent cet arôme moins agréable que les participants contrôles (Fernandez et al., 2013). Cette modification hédonique olfactive qui intervient lors de l'ingestion d'un repas et/ou d'un aliment peut ainsi contribuer à la réduction voire à l'arrêt de la prise alimentaire. Ce comportement est modulé, entre autres, par l'intermédiaire d'hormones (e.g., leptine, ghréline) et de mécanismes homéostatiques (e.g., régulation de la glycémie) qui déclenchent ou inhibent la prise alimentaire. Des travaux ont mis en évidence que les taux sanguins des hormones liées à la satiété (i.e., leptine, adiponectine et ghréline totale) semblent associés à l'hédonicité de certaines odeurs comme celles de l'huile de poivre par exemple (Trellakis et al., 2011). Autrement dit, lorsque les taux de leptine et de ghréline totales augmentent, l'hédonicité de l'odeur d'huile de poivre diminue. Au contraire, lorsque le taux d'adiponectine augmente, la valence hédonique augmente également. La ghréline est une hormone orexigène, c'est-à-dire qui stimule l'appétit, tandis que son antagoniste, la leptine, est une hormone anorexigène inhibant la prise alimentaire. Leur sécrétion évolue différemment : le taux de ghréline est élevé en début du repas et diminue au fur et à mesure de la prise alimentaire, alors que le taux de leptine augmente pendant le repas et atteint un pic à la fin du repas. Des travaux mettent en avant le fait qu'une stimulation olfactive à partir d'une odeur alimentaire (e.g., chocolat noir) contribue à une diminution de l'appétit et du taux de ghréline sanguin (Massolt et al., 2010). De très récents travaux montrent l'existence d'une relation positive entre le taux de ghréline et la sensibilité olfactive et l'intensité olfactive perçue (Ginieis et al., 2022). Autrement dit, plus le taux de ghréline augmente, meilleure est la sensibilité et plus l'intensité perçue augmente.¹⁵

¹⁵ Les résultats ne sont significatifs que pour une odeur sur trois utilisées : l'odeur de produit laitier (mélange de maltol et de furanéol). L'odeur de vanille et de potatoes étant les deux autres odeurs.

Depuis plusieurs années, de nombreux travaux montrent la présence de récepteurs spécifiques à ces hormones à différents niveaux du système olfactif comme la muqueuse olfactive, le bulbe olfactif (glomérules, cellules mitrales et granulaires) (Bennett et al., 1998; Getchell et al., 2006; Baly et al., 2007; Hass et al., 2008; Tong et al., 2011; Russo et al., 2018; Sun et al., 2019). Cela soutient donc l'idée selon laquelle les hormones, telles que la leptine, la ghréline ou l'adiponectine, peuvent altérer la perception et l'hédonicité d'odeurs spécifiques soit directement par l'intermédiaire des récepteurs olfactifs grâce au mécanisme de neuromodulation (Baly et al., 2007), soit indirectement *via* les systèmes cérébraux centraux contrôlant l'olfaction ou la prise alimentaire. D'ailleurs, il est démontré que la leptine et la ghréline sont impliquées dans la transduction du signal olfactif (Palouzier-paulignan et al., 2012), que la ghréline est capable de moduler la transmission des informations olfactives des cellules mitrales vers l'amygdale et l'hypothalamus (Russo et al., 2018) et que cette hormone est associée à une augmentation de l'activité neuronale dans certaines régions cérébrales impliquées dans l'encodage de la valence hédonique de l'odeur, comme l'amygdale ou le cortex orbito-frontal, (Malik et al., 2008). L'ensemble de ces travaux pourrait hypothétiquement expliquer le fait que la valence hédonique est modifiée selon le taux sanguin de ces hormones.

État émotionnel

Selon leur valence hédonique, les odeurs sont connues pour déclencher différents états émotionnels chez l'Homme et ainsi influencer son humeur et son comportement e.g., (Kadohisa, 2013). Or, la valence hédonique des odeurs peut également être influencée par l'état émotionnel et l'humeur de l'individu (e.g., Herz et al., 2004; Marsh et al., 2023). Ces deux aspects sont présentés dans cette section.

La présentation d'une odeur induit une réponse émotionnelle qu'il est possible d'analyser par l'intermédiaire des réponses émises au niveau du système nerveux autonome (fréquence cardiaque, réponse électrodermale ...) (Cf. Évaluation). De très nombreux travaux ont démontré l'effet anxiolytique/apaisant des odeurs d'huiles essentielles (Angelucci et al., 2014; Masuo et al., 2021). Par exemple, plusieurs études ont mis en évidence que l'humeur et l'anxiété de patients allant subir un soin dentaire sont améliorées lorsque des odeurs d'huiles essentielles d'orange ou de lavande sont diffusées dans la salle d'attente (Lehrner et al., 2000, 2005; Kritsidima et al., 2010). De même, les scores de dépression, d'anxiété et de stress sont diminués à la suite d'une inhalation d'huile essentielle de lavande chez une population de personnes âgées (Ebrahimi et al., 2022). Matsubara & Ohira, (2018) ont également rapporté, dans une population féminine, qu'une stimulation olfactive réalisée avec de l'huile essentielle extraite du bois de

cèdre japonais (*Cryptomeria japonica*) peut moduler les états d'humeur et supprimer transitoirement l'activité du système nerveux sympathique. Ces études sous-tendent l'hypothèse selon laquelle les effets anxiolytiques des odeurs seraient dus à des mécanismes neuropharmacologiques.¹⁶ Toutefois, comme le souligne Herz, (2009) dans sa revue, un tel postulat implique une durée d'environ 20 minutes pour observer les effets des substances odorantes ; durée correspondant au temps nécessaire pour que les molécules puissent passer dans le système sanguin et traverser la barrière hémato-encéphalique.

L'analyse de données physiologiques montre que la sécrétion de l' α -amylase salivaire (marqueur du système nerveux sympathique (Nater & Rohleder, 2009) et biomarqueur du stress (Nater et al., 2006; Heydari et al., 2022)) est augmentée lors de l'exposition à des odeurs déplaisantes, alors que le taux de cortisol salivaire (marqueur de l'axe hypothalamo-hypophysaire) reste inchangé (Hirasawa et al., 2019). Cela suggère alors que le caractère désagréable subjectif des odeurs peut induire une réponse au stress (Hirasawa et al., 2019). Il est aussi démontré que, le niveau de chromogranine-A salivaire (marqueur du stress) est plus faible à la suite d'une exposition à une odeur agréable (thé noir) comparé à une condition contrôle inodorante (Yoto et al., 2018) et, à la suite d'une tâche d'arithmétique sous condition odorante (huile essentielle de lavande), le taux de cette hormone est significativement plus bas dix minutes après la fin de la tâche, comparé à une condition non odorante (Toda & Morimoto, 2008). Cela tend alors à expliciter qu'une odeur ayant un caractère agréable aura un impact positif sur l'individu tandis que l'inverse sera retrouvé pour des odeurs présentant un caractère majoritairement déplaisant (Millot & Brand, 2001; Villemure et al., 2003; Rétiveau et al., 2004). Ceci semble cohérent avec le fait qu'il existe une association spécifique entre odeur et émotion. Par exemple, l'odeur de bonbon (phényl acétate de méthyle) ou « d'air d'été » évaluées plaisantes sont toutes deux associées à la joie alors que, l'odeur de vomi jugée désagréable est associée au dégoût (Glass et al., 2014). Cette association est aussi démontrée pour d'autres odeurs et une gamme d'émotions et de sentiments plus variés (e.g., l'odeur de rose associée à la gratitude ou à l'amour, l'odeur de durian associée au dégoût) (Xiang et al., 2016).

Depuis plusieurs années, il est démontré que l'hédonicité olfactive est modifiée lorsque les odeurs sont associées à une émotion de valence positive ou négative (Herz et al., 2004). Ainsi, les odeurs sont perçues moins plaisantes lorsqu'elles sont associées à une émotion négative et

¹⁶ Par exemple, il a été suggéré que l'huile essentielle de lavande et ses composants pourrait présenter des propriétés pharmacologiques *via* la modulation du récepteur NMDA du glutamate et que, la lavande serait capable de se lier au transporteur de la sérotonine (López et al., 2017).

plus plaisantes lorsqu'elles sont associées à une émotion positive. Pour mener leurs projets de recherches, la majorité des études se basent sur l'induction émotionnelle, c'est-à-dire en provoquant volontairement une émotion (positive ou négative) chez un participant (à l'aide d'images notamment). Ainsi, après la présentation d'une image déplaisante, issue de la base de données IAPS (International Affective Pictures System) (Lang et al., 1997), l'odorant *n*-butanol est jugé comme étant désagréable. À l'inverse, la présentation d'une image plaisante induit une augmentation significative de la valence hédonique de l'odorant (Pollatos et al., 2007). Ces données sont également retrouvées avec l'odeur de jasmin associée à la présentation d'images de visages. Lorsque cette odeur est simultanément présentée avec des visages heureux, induisant une émotion positive chez les participants, l'odeur est évaluée comme étant plus plaisante (Cook et al., 2017). Par ailleurs, d'autres travaux stipulent que l'induction d'un état d'anxiété chez le sujet par l'intermédiaire d'images de l'IAPS (e.g., image 2683 représentant une scène d'émeute, image 2811 représentant un enfant avec un revolver pointé en direction du sujet, voir Figure 28) conduit à une modification de valence hédonique olfactive : un odorant qualifié comme « neutre » (anisole, eugénol) avant l'induction devient déplaisant par la suite (Krusemark et al., 2013).

Depuis plusieurs décennies, les travaux menés entre odeurs et émotions ont permis de montrer l'existence de structures cérébrales communes dans le traitement émotionnel et olfactif, et il est ainsi admis que les odeurs peuvent à la fois évoquer des réponses hédoniques et influencer l'humeur et/ou les émotions (Kontaris et al., 2020). Pourtant, la relation qui s'établit entre odeur et émotion n'en reste pas moins complexe et des questionnements se posent. Par exemple, le ressenti subjectif lié aux odeurs n'est, en général, pas caractérisable pas des émotions basiques comme la peur, la joie, la tristesse, la surprise, la colère ou le dégoût (Delplanque et al., 2013). Ainsi, dans quelles mesures peut-on évaluer les émotions olfactives ?



Image 2683



Image 2811

Figure 28: Exemples d'images IAPS pour l'induction d'un état d'anxiété chez le sujet dans l'étude de Krusemark et al., (2013).

Images issues de la base de données IAPS.

Le résultat global de ces différentes études est une diminution des réponses du système nerveux autonome lorsque la valence hédonique de l'odeur augmente. Pourtant, lors de l'induction d'une émotion, les réponses du système nerveux autonome sont généralement importantes (e.g., augmentation de la fréquence cardiaque, augmentation de l'amplitude de la réponse électrodermale...) ce qui ne semble pas être le cas lorsque l'odeur est évaluée comme agréable. L'hypothèse qui pourrait être soulevée ici est que, lorsqu'une odeur est évaluée comme plaisante par le sujet, l'émotion ressentie est positive et donc moins intense, par rapport à une odeur évaluée comme désagréable (i.e., émotion négative et plus intense).

Pathologies

L'hédonicité olfactive peut être modifiée dans de nombreuses pathologies aussi diverses que la dépression, la schizophrénie, les troubles autistiques, les maladies neurodégénératives ou les troubles du comportement alimentaire.

Dépression

La dépression est un trouble de l'humeur au cours duquel la majorité des patients présentent plusieurs symptômes et en particulier, une perte de motivation et une anhédonie plus ou moins importante (perte du plaisir). Les études menées sur l'hédonicité olfactive chez les patients dépressifs ne sont pas toutes concordantes. D'après certaines études, les patients dépressifs perçoivent les odeurs déplaisantes plus déplaisantes tandis que les odeurs plaisantes sont perçues moins plaisantes en comparaison avec les participants non dépressifs (Atanasova et al., 2010). De même, un odorant plaisant (benzaldéhyde) est perçu moins agréable par les patients en état dépressif que par les patients dont l'état est cliniquement amélioré ou que les participants contrôles (Naudin et al., 2012). De plus, cette dernière étude souligne que seulement une des deux odeurs déplaisantes (ici l'acide butyrique : odeur de beurre rance) est évaluée comme étant plus déplaisantes par les patients dépressifs que les patients témoins ; l'autre odorant (l'acide isovalérique : odeur de sueur) étant évalué de manière similaire. Récemment, des résultats analogues sont obtenus chez des patients dépressifs avant et après un traitement psychotrope (venlafaxine) : les odeurs plaisantes, jugées moins plaisantes avant traitement, deviennent plus plaisantes après le traitement (Colle et al., 2020). En revanche, d'autres recherches n'indiquent aucune modification significative de l'hédonicité olfactive entre des patients dépressifs, des patients en rémission et des patients contrôles (Pause et al., 2001; Swiecicki et al., 2009; Clepce et al., 2010), ou montrent une surévaluation hédonique (i.e., les odeurs sont évaluées comme plus agréables) de la part des patients dépressifs (Lombion-Pouthier et al., 2006).

Schizophrénie

Il s'agit d'un trouble psychiatrique chronique se traduisant par une perception de la réalité perturbée avec une alternance de phases dépressives (tristesse excessive, envie suicidaire...), maniaques (hyperactivité, euphorie...) et euthymiques (stable, sans symptôme). Certaines régions cérébrales cruciales dans la schizophrénie, comme l'amygdale, l'hippocampe ou encore le cortex préfrontal font également partie du système olfactif (Cf. Chapitre 1 : Le système olfactif). Par ailleurs, ces structures participent à l'élaboration de la perception hédonique olfactive (Soudry et al., 2011). De ce fait, un des nombreux symptômes de cette pathologie est un dysfonctionnement de la perception olfactive qui induit, par conséquent, un changement de perception dans l'hédonicité des odeurs. Effectivement, lors d'une évaluation de la valence hédonique olfactive chez des patients schizophrènes, ceux-ci évaluent les odeurs *a priori* déplaisantes (e.g., pizza, oignon, huile de moteur, cigarette ...) comme étant plus plaisantes en comparaison avec des patients témoins (Urban-Kowalczyk et al., 2018). De plus, l'évaluation de l'hédonicité chez des patients atteints de leur premier épisode de psychose (PEP) et de schizophrénie chronique (SC) montre que les patients PEP évaluent les odeurs plaisantes comme étant plus plaisantes que les patients SC et les participants sains (Urban-Kowalczyk et al., 2019). Par ailleurs, une étude antérieure stipule qu'en fonction du type de schizophrénie (déficiente ou non)¹⁷, la valence hédonique des odeurs est différente : les odeurs plaisantes sont perçues moins plaisantes par les schizophrènes déficients (Strauss et al., 2010). Cela tend à démontrer que, dans la schizophrénie, le stade de la pathologie mais aussi l'état symptomatique du patient joue un rôle prépondérant dans la perception hédonique olfactive.

Troubles autistiques

Les troubles du spectre autistique sont des troubles neurodéveloppementaux qui se distinguent, entre autres, par des capacités de communications limitées et des comportements répétitifs ou compulsifs (Faras et al., 2010). Certaines études font également état de dysfonctionnements dans la perception olfactive (Crow et al., 2020). Ainsi, il a été démontré que les patients autistes adultes ont une altération de leur évaluation hédonique pour des odeurs déplaisantes : ils jugent

¹⁷ Le syndrome déficient correspond à des symptômes négatifs idiopathiques (i.e., non secondaires à des facteurs comme stress, anxiété...ect) tels que affect et expérience émotionnelle subjective du patient restreints, pauvreté de parole, limitation des intérêts ou diminution du dynamisme social (Kirkpatrick & Galderisi, 2008). Ces symptômes peuvent apparaître pendant et entre les épisodes d'exacerbation des symptômes positifs. En revanche, dans la schizophrénie non déficiente, les symptômes négatifs peuvent être présents, mais ils sont plus fluctuants, peu persistants et associés à des causes sous-jacentes telles que des états dysphoriques, l'usage de drogues, etc (Grover & Kulhara, 2008).

ces odeurs comme étant moins désagréables que les patients non atteints de troubles autistiques alors qu'aucune différence n'est observée pour des odeurs plaisantes (Wicker et al., 2016). À l'inverse, une étude antérieure n'observe aucune différence significative dans l'évaluation des odeurs, plaisantes et déplaisantes, chez des patients adultes atteints de troubles autistiques (e.g., autisme, syndrome d'Asperger) en comparaison avec des participants contrôles sains (Galle et al., 2013). Chez les enfants, les odeurs de clou de girofle, d'ananas et de cannelle sont évaluées comme étant moins plaisantes par des enfants atteints d'autisme que par des enfants non atteints de ce trouble (Hrdlicka et al., 2011). Ces résultats corroborent ceux obtenus dans une autre étude menée sur des enfants et des adolescents atteints ou non d'autisme : les participants sains ont tendance à évaluer certaines odeurs (e.g., fromage, sueur, herbe, matière fécales ...) plus désagréables que les patients atteints d'autisme (Legiša et al., 2013). L'hédonicité olfactive ne semble cependant pas modifiée en fonction du caractère d'expression du trouble autistique (i.e., fort trait autistique vs. faible autistique évalué à partir du Short Autism Spectrum Quotient) chez des pré-adolescents et des adolescents (Huang et al., 2020). Les travaux entrepris sur l'hédonicité olfactive et les troubles autistiques sont toutefois peu nombreux, et des données supplémentaires sont nécessaires afin de mieux comprendre comment évolue l'appréciation hédonique chez des patients autistes.

Maladies neurodégénératives

Le système olfactif n'échappe pas à l'atteinte neuronale dans la maladie d'Alzheimer ou la maladie de Parkinson ce qui induit une altération de la perception olfactive y compris du point de vue de l'hédonicité olfactive. Pourtant, la littérature scientifique est peu documentée sur le sujet. Ainsi, les personnes atteintes de la maladie d'Alzheimer évaluent les odeurs agréables moins plaisantes que les participants contrôles (Joussain et al., 2016). Cependant, une récente étude menée chez la souris démontre que les modèles de souris porteuses d'une mutation spécifique de la maladie (5XFAD/B6SJL-Tg6799) passent plus de temps à sentir les odeurs que les souris contrôles, lors d'une tâche à choix multiples (five-port odor multiple-choice task) (Roberts et al., 2020). Ce résultat suggère que les préférences olfactives sont altérées chez les souris porteuses d'une mutation de la maladie. Un changement de perception hédonique est aussi retrouvé dans la maladie de Parkinson. Lorsque des patients sains et des patients atteints de la maladie de la Parkinson réalisent une évaluation hédonique de plusieurs odeurs, ces derniers évaluent toutes les odeurs présentées sans exception (i.e., plaisantes et déplaisantes) comme soit moins plaisantes soit moins déplaisantes que les patients sains (Mrochen et al., 2016). Les données issues de cette étude sont en accord avec les résultats obtenus au début des

années 2000 lors de l'évaluation de l'hédonicité de différents odorants (e.g., eugénol, acide acétique ...) chez des parkinsoniens et des témoins, à savoir les odeurs étudiées sont toutes perçues moins agréables par les parkinsoniens (Hudry et al., 2003).

Troubles du comportement alimentaire

Ces troubles sont variés (e.g., anorexie, boulimie, obésité...) et se caractérisent par une perturbation du comportement vis-à-vis de l'alimentation provoquant des effets néfastes sur l'organisme (perte ou gain de poids, carence...). Il est démontré que ces troubles du comportement alimentaire engendrent des dysfonctionnements gustatifs et olfactifs comme une diminution de la sensibilité et de la discrimination olfactive par exemple (Fedoroff et al., 1995; Roessner et al., 2005; Dazzi et al., 2013) ou encore une diminution de la réponse hédonique aux saveurs alimentaires (Simon et al., 1993). Comme olfaction et prise alimentaire sont étroitement liées, l'impact des troubles du comportement alimentaire sur l'hédonicité olfactive participe à la flexibilité hédonique. Ainsi, lorsque des participants anorexiques évaluent un odorant alimentaire (acétate d'isoamyle) et un non-alimentaire (*n*-butanol), la valence hédonique de l'odorant alimentaire est plus faible (i.e., odeur moins agréable) par rapport à des patients sains alors qu'aucune différence n'est constatée pour l'odorant non alimentaire (Schreder et al., 2008). De plus, la catégorie énergétique du stimulus (faible vs. haute densité énergétique) semble être essentielle dans l'hédonicité. Les participants anorexiques et contrôles évaluent de la même manière des odeurs à faible densité énergétique (e.g., orange, fraise, amande), tandis que les odeurs à haute densité énergétique (e.g., pizza, bacon, bœuf) sont évaluées moins plaisantes par les patients anorexiques et ce uniquement avant un repas (Jiang et al., 2010). Un autre trouble alimentaire dont il est important de mentionner ici concerne l'obésité. Effectivement, il a été démontré que les participants présentant un IMC (Indice de Masse Corporelle) supérieur à 30kg/m² évaluent les odeurs de chocolat (Stafford & Whittle, 2015). et de poivre (Trellakis et al., 2011) comme étant beaucoup plus agréable que les participants non obèses. De récents travaux menés en IRMf soulèvent l'hypothèse selon laquelle les participants obèses présenteraient une hyperactivation des aires corticales olfactive et mémorielle (Jacobson et al., 2019) suggérant alors l'augmentation des préférences olfactives chez ces individus pourrait être due à cette hyperactivation.

3. En fonction du contexte

A. Voie de présentation et exposition

La voie de présentation (i.e., ortho vs. rétronasale) du stimulus olfactif ainsi que sa fréquence d'exposition représentent une source de variabilité hédonique.

La stimulation olfactive est permise par deux voies : la voie orthonasale et la voie rétronasale (Cf. Chapitre 1 : Le système olfactif). Il a récemment été suggéré que ces deux voies sont deux systèmes complémentaires (Wilson, 2021), bien que la perception olfactive soit différente en fonction de la voie de présentation (Rozin, 1982; Buettner et al., 2008; Ishii et al., 2008; Bojanowski & Hummel, 2012). Par exemple, l'identification olfactive est meilleure lorsque les odeurs sont présentées orthonasalemment (Pierce & Halpern, 1996; Pellegrino et al., 2021a) malgré le fait que ces différences ne soient pas toujours significatives (Sun & Halpern, 2005) ; la sensibilité olfactive est également meilleure en voie orthonasale comparé à la voie rétronasale (Voirol & Daget, 1986; Heilmann & Hummel, 2004; Pellegrino et al., 2021a). De même, certaines études montrent des différences d'évaluation d'intensité : les odeurs sont perçues comme étant moins intenses en voie rétronasale qu'en voie orthonasale (Heilmann & Hummel, 2004; Pellegrino et al., 2021a). Cela laisse à penser que les réponses hédoniques peuvent l'être aussi. Ainsi, certaines odeurs non alimentaires (e.g., parfum « Eau de Savage ») sont perçues moins agréables lorsque les participants sont stimulés par la voie rétronasale par rapport à la stimulation par la voie orthonasale (Frasnelli et al., 2008). Cette étude ne révèle cependant pas de différence de notation hédonique pour les odeurs alimentaires (e.g., framboise, vanille, bière...) selon la voie de stimulation. D'autres auteurs indiquent qu'il n'y a pas de différence d'évaluation hédonique en fonction de la voie de présentation des odeurs de lavande, de chocolat, farnésol et butanol (Small et al., 2005; Hummel & Heilmann, 2008). Globalement, l'évaluation hédonique olfactive selon la voie de stimulation reste très peu étudiée dans la littérature.

La flexibilité hédonique concerne aussi l'exposition (fréquence, durée) à un odorant donné. De manière générale, une diminution progressive de la réponse à un stimulus olfactif, est constatée lorsque celui-ci est présenté de manière répétée. Ce phénomène, appelé habituation, est retrouvé lors d'une évaluation hédonique : le caractère plaisant d'une odeur catégorisée agréable diminue à la suite d'une exposition régulière (i.e., 20 répétitions de 3 secondes avec un intervalle inter-stimulus de 30 secondes), alors que le caractère déplaisant des odeurs classées comme désagréables reste stable ou est très légèrement diminué (Ferdenzi et al., 2014). En revanche, une étude utilisant les odorants PEA et H₂S (Croy et al., 2013) démontre que

l'exposition répétée à une odeur déplaisante (i.e., H₂S) induit une atténuation de la valence hédonique de l'odeur, à savoir dans ce contexte une augmentation du caractère plaisant de l'odeur au fur et à mesure des présentations. Un phénomène similaire est aussi observé à la suite d'une exposition continue (30 minutes d'une tâche de discrimination d'intensité de l'odeur) à une odeur plaisante (citral, odeur de citron) puis déplaisante (acide isobutyrique, odeur de beurre rance) (Cain & Johnson, 1978). Les données obtenues montrent qu'après l'exposition, les participants évaluent l'odeur de citron comme étant moins agréable qu'au début du test. Le contraire est retrouvé dans le cas de l'acide isobutyrique : l'odeur devient moins désagréable après la phase d'exposition intensive (Cain & Johnson, 1978). Cette étude stipule clairement que les résultats obtenus sont valables uniquement lorsque le même odorant est utilisé tout au long du test. Ainsi, si la phase d'exposition intensive est réalisée au citral et que l'évaluation hédonique est effectuée à partir d'un autre odorant, le résultat obtenu n'est pas aussi facilement interprétable. Plus récemment, les travaux de Delplanque et al., (2015)¹⁸ montrent des résultats inverses. En effet, les auteurs indiquent que si les odeurs neutres ou légèrement agréables deviennent de plus en plus agréables au fil des expositions, en revanche les odeurs désagréables et très agréables ne sont pas affectées. Les auteurs soulignent que pour maintenir une attitude négative envers une stimulation potentiellement dangereuse, il semble logique pour les individus d'éviter autant que possible l'influence de l'exposition aux odeurs désagréables. D'autres travaux mettent en avant des résultats contraires à ceux obtenus par Delplanque et al. (2015), à savoir que l'exposition répétée à des odeurs évaluées comme étant neutres (vanille) ou légèrement agréables (fleurs, aloe vera et noix de coco) induit une diminution de la valence hédonique olfactive mais également une diminution du désir d'y être exposé à nouveau (Triscoli et al., 2014).

Que ce soit dans le cas d'une exposition répétée ou dans le cas d'une exposition continue, une diminution graduelle de la réponse affective est observée (augmentation du caractère plaisant pour des odeurs désagréables ou diminution de ce même caractère pour les odeurs agréables). Bien que les récents résultats ne corroborent pas les plus anciens, ils permettent néanmoins d'établir le fait qu'une exposition répétée aux odeurs induit un phénomène d'habituation affective au cours du temps (au bout de quelques minutes). Cette habituation semble par ailleurs

¹⁸ Ici, les participants ont effectué six sessions d'évaluation, chacune séparée d'au moins un jour. Au cours de chaque session, les participants sentent sept odeurs (acide isovalérique, mouffette (excréments), cuir, lilas, parfum de shampoing et fraise) dans un ordre aléatoire puis évaluent l'intensité, l'hédonicité et la familiarité perçue à partir d'échelles psychométriques.

se produire plus rapidement pour des odeurs désagréables que pour des odeurs agréables (Jacob et al., 2003).

B. Environnement expérimental

Biais cognitif / Influence verbale

Depuis plusieurs années, de nombreuses études s'intéressent à l'influence de facteurs cognitifs (description verbale de l'odeur ou du label ou encore les connaissances sémantiques) sur la perception hédonique olfactive subséquente. Les études menées dans ce contexte démontrent que la valence hédonique d'une odeur peut être orientée par l'intermédiaire de labels (Ayabe-Kanamura et al., 1997). Par exemple, l'association entre une odeur donnée et un label négatif (e.g., matières fécales, vêtements sales) entraîne une diminution de la note hédonique par rapport à un label positif (e.g., huile d'eucalyptus, beurre de cacahuètes) (Djordjevic et al., 2008b). Ces résultats sont retrouvés dans la majorité des études portant sur le sujet. Des travaux antérieurs indiquent effectivement que, associées à un label négatif (e.g., spray désinfectant, vomit), les odeurs telles que l'huile de pin ou le menthol par exemple sont évaluées plus déplaisantes (Herz & Von Clef, 2001), de même que les odeurs présentées comme étant « naturelles » sont plus appréciées que celles présentées comme étant « synthétiques » (Herz, 2004). Ceci est également valable pour des odeurs alimentaires comme celle du fromage, par exemple. Ainsi, lorsqu'une odeur de fromage est présentée sous le label « fromage », l'odeur est évaluée comme étant faiblement déplaisante alors qu'elle l'est beaucoup plus lorsqu'elle est associée au label « odeur corporelle » (de Araujo et al., 2005). Le même constat est observé pour une odeur florale : présentée sous le label « odeur de plastique brûlé », elle est évaluée comme désagréable tandis qu'elle est évaluée comme agréable sous le label « odeur de fleur » (de Araujo et al., 2005). De même, l'odeur de cannelle est plus appréciée à la saison de Noël qu'en été (Seo et al., 2009b).

Cette modification de perception hédonique peut être expliquée par le phénomène de biais cognitif. Celui-ci se définit comme une erreur au niveau du traitement cognitif de la perception et conduit le sujet à accorder des importances différentes à deux stimuli identiques. Ainsi, les étiquettes sémantiques possèdent un fort pouvoir d'influence sur la perception d'un stimulus olfactif, en particulier pour l'hédonicité olfactive, que ce soit chez l'adulte ou chez l'enfant (Bensafi et al., 2007a). Il est d'ailleurs montré que l'évaluation de l'hédonicité mais aussi de l'intensité et de la familiarité de l'odeur perçue sont augmentées lorsque le participant est capable d'identifier l'odeur ou que son nom lui est donné (Distel & Hudson, 2001). Ces diverses données suggèrent ainsi que l'hédonicité olfactive peut être en partie apprise et affectée par des

événements vécus permettant l'acquisition de nouvelles connaissances et représentations sémantiques olfactives.

Associations intermodales

L'intérêt pour les associations intermodales dans la perception olfactive est croissant. De plus en plus d'études s'intéressent aux effets modulateurs des autres modalités sensorielles comme la vision, la gustation ou encore l'audition sur la perception hédonique des odeurs. Certaines d'entre elles étudient les effets de la vision ou de la gustation sur l'évaluation hédonique olfactive subséquente. Dans l'étude de Hanson-Vaux et al., (2013), les participants sont confrontés à différentes odeurs (pomme, vanille, champignon, mûre, poivre ...) puis évaluent leur valence hédonique après avoir déterminé si l'odeur perçue était plutôt « angulaire » ou plutôt « ronde » à l'aide d'une échelle présentant une forme angulaire à une extrémité et une forme ronde à l'autre. Les résultats indiquent que certaines odeurs comme la mûre et la vanille par exemple, sont associées à des formes « rondes » et sont évaluées comme étant plaisantes, tandis que l'odeur de poivre par exemple est évaluée moins agréable et associée à une forme « angulaire ». Ces travaux soutiennent alors l'idée que cette association entre odeur et stimulus visuel peut être utilisée dans le domaine du marketing afin de transmettre aux consommateurs les notes olfactives prédominantes des produits (forme de bouteille de parfum en fonction de la note olfactive, forme de l'étiquette en fonction de l'odeur d'un shampoing ...). Des résultats assez similaires (Seo et al., 2010) sont obtenus lorsque des participants évaluent l'hédonicité de l'alcool phényl éthylique (PEA, odeur de rose) et du 1-butanol (odeur de solvant alcoolique) après avoir vu sur un écran, soit un symbole abstrait congruent à l'odeur soit un symbole abstrait non congruent, soit aucun symbole (la congruence des symboles étant déterminée lors de pré-tests) (Figure 29). L'odeur de rose est perçue plus agréable lorsque le symbole abstrait congruent à l'odeur est présenté par rapport à la condition sans présentation de symbole, tandis que le 1-butanol est évalué plus déplaisant lorsque le symbole abstrait congruent à cet odorant est présenté en amont en comparaison avec la condition sans symbole (Seo et al., 2010).

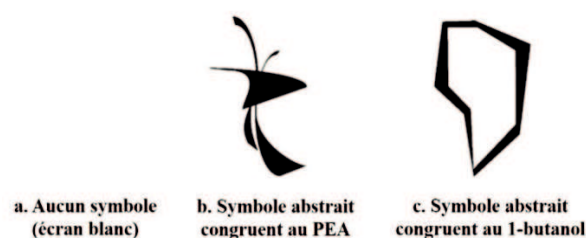


Figure 29: Stimuli visuels présentés en amont d'une stimulation olfactive au PEA ou au 1-butanol.

Adapté de Seo et al., 2010.

Une des autres modalités sensorielles en étroite relation avec l'olfaction est la gustation. Dans ce contexte, les résultats de plusieurs études montrent qu'un apprentissage associatif entre odeur et goût permet de moduler la réponse hédonique face aux odeurs. Par exemple, à la suite d'un apprentissage associatif entre une odeur et un stimulus gustatif (solution buvable de sucrose *vs.* solution buvable de quinine), l'odeur qui est associée au sucrose lors de la phase d'apprentissage est perçue plus agréable, alors que l'odeur associée à la quinine devient moins plaisante, en comparaison avec les résultats obtenus avant l'apprentissage (Yeomans et al., 2006). De plus, il semblerait que l'odeur associée au sucrose soit évaluée plus plaisante lorsque la présentation de la solution gustative, lors de l'apprentissage associatif, est répétée plusieurs fois (ici, trois fois) (Barkat et al., 2008). Le lien qui s'établit entre l'olfaction et la gustation est complexe notamment parce que ces deux modalités sensorielles participent au comportement alimentaire (Boesveldt & de Graaf, 2017). Ce lien soulève alors une hypothèse essentielle en termes de prise alimentaire et de consommation : si l'aliment ingéré ne possède pas une odeur et un goût congruents (e.g., un fruit avec une odeur de viande), l'aliment a très peu de chance d'être apprécié. Ainsi, récemment, des travaux s'intéressant à l'impact de la congruence entre le stimulus olfactif et gustatif sur l'hédonicité olfactive ont mis en évidence que, plus le stimulus gustatif est congruent à l'odeur perçue, plus l'hédonicité olfactive augmente (Amsellem & Ohla, 2016). Par exemple, lorsqu'une odeur de poulet est présentée avec un stimulus gustatif sucré, l'odeur est moins appréciée que si le stimulus gustatif correspond à un goût salé (Fondberg et al., 2018). Cet impact de la congruence dans la perception hédonique est également retrouvé avec la modalité auditive. En effet, il a été observé que lors d'une stimulation olfactive, l'arrière-plan auditif influence la valence hédonique des odeurs perçues. Ainsi, lorsqu'un son congruent (i.e., musique de Noël) à une odeur (i.e., odeur de clou de girofle, de cannelle ou d'orange) est présenté simultanément aux participants, ces derniers évaluent l'odeur comme étant plus agréable qu'en présence d'un son non congruent à l'odeur (i.e., bruit de plage ou de brossage de dents) (Seo et al., 2014). Des données identiques ont été obtenues pour des odeurs de chips et de café et des bruits congruents à ces odeurs (i.e., manger des chips, boire un café) (Seo et al., 2014). D'autres études ont mis en évidence un autre phénomène, assez similaire, en utilisant des bruits plaisants (i.e., rire de bébé, tambour) et déplaisants (i.e., pleurs de bébé, hurlements) : plus le son précédant la stimulation olfactive est apprécié, plus la valence hédonique de l'odeur perçue est agréable, que ce soit pour un odorant agréable (alcool phénylethylique) ou désagréable (1-butanol) (Seo & Hummel, 2011). Ce type d'étude a été reconduite avec des sons musicaux (Velasco et al., 2014). De manière inattendue,

les résultats indiquent qu'un bruit blanc a un effet plus prononcé sur l'évaluation hédonique olfactive des participants, en comparaison aux conditions avec son. Dans cette expérience, les odeurs étaient évaluées moins plaisantes après un son blanc qu'après une condition sonore (Velasco et al., 2014). Pris ensemble, ces travaux soutiennent l'idée qu'un son, qu'il soit blanc ou sonore, peut influencer l'évaluation hédonique olfactive subséquente.

Ancrage olfactif

Plusieurs expériences suggèrent que le contexte olfactif dans lequel est proposée l'odeur a un effet non négligeable sur l'évaluation hédonique des odeurs. Il a ainsi été montré qu'après une exposition à des odeurs plaisantes, une odeur désagréable (odeur de durian) est évaluée moins agréable qu'après une exposition à des odeurs déplaisantes (Stevenson et al., 2007). Une décennie plus tard, c'est l'inverse qui est remarqué. Ainsi, dans un contexte olfactif positif, c'est-à-dire la présentation d'une odeur plaisante avant et après la présentation d'une odeur déplaisante, l'odeur désagréable est perçue comme plus agréable, tandis que les odeurs agréables ne sont pas affectées par un contexte olfactif négatif, à savoir la présentation d'une odeur déplaisante avant celle d'une odeur plaisante (Nakano & Ayabe-Kanamura, 2017). Clepce et al., (2014) montrent également que la première stimulation olfactive influence systématiquement la valence hédonique de la suivante mais stipulent que cela est indépendant de la valence hédonique de la seconde odeur. Ainsi, lorsque chaque odeur du Sniffin'Sticks Identification Test (Hummel et al., 1997) est présentée à la suite d'une odeur plaisante (odeur d'orange) (ancrage olfactif positif), les odeurs issues du Sniffin'Sticks Identification Test sont systématiquement évaluées comme étant moins agréables, par rapport à une condition sans ancrage olfactif. À l'inverse, si ces mêmes odeurs sont présentées après un ancrage olfactif négatif (stimulation avec une odeur de poisson), elles sont perçues comme plus agréables (Clepce et al., 2014).

Bien que les études divergent et que la manière dont l'ancrage olfactif interagit avec l'évaluation hédonique olfactive demande davantage de travaux, il apparaît cependant de manière assez évidente qu'une stimulation olfactive influence l'évaluation hédonique de la suivante.

C. Culture et origines

Les références culturelles sont l'un des facteurs prééminents contribuant à la modulation et au développement des préférences olfactives dans la mesure où, selon la culture et les traditions, les individus sont exposés à des environnements olfactifs différents (Ferdenzi et al., 2011).

L'une des principales variations d'hédonicité olfactive en fonction de la culture et de l'origine des individus concerne les odeurs liées à l'alimentation. Lorsque des participants issus de 16 pays différents évaluent des odeurs alimentaires et non alimentaires, seule l'évaluation hédonique des odeurs alimentaires varie en fonction du pays et de l'origine ethnique des individus (Pangborn et al., 1988b). Par exemple, la « bière de racine » ou racinette est évaluée beaucoup plus plaisante par des participants anglais que par des participants africains ; ou encore le salicylate de méthyle (odeur de *Gaulthérie couchée*) est évalué déplaisant par les participants polonais et suisses mais plaisante par les participants canadiens et californiens. De même, lorsque des odeurs typiques des cultures européennes (fromage, anis...etc.) et japonaises (sauce de soja, poisson séché...etc.) sont présentées à une population japonaise et allemande, les odeurs d'origine japonaise sont moins appréciées par la population allemande (Ayabe-Kanamura et al., 1998). Concernant la population japonaise, les odeurs européennes ne sont pas toutes évaluées de la même manière. Par exemple, l'odeur d'anis est évaluée moins plaisante par les japonais et l'odeur de fromage moins déplaisante, par rapport aux participants allemands (Ayabe-Kanamura et al., 1998a). Une conclusion identique est formulée après l'étude des préférences olfactives chez des participants asiatiques, européens, africains et nord-américains (Vinnikova, 2016). Dans d'autres études l'hédonicité de deux odeurs (menthe et rose), est évaluée au sein d'une même population, ici la population française, mais dont les origines ethniques sont différentes : des français originaires d'Europe et des français originaires d'Algérie. Les données confirment l'importance de l'environnement culturel dans l'appréciation hédonique olfactive, puisque l'odeur de la menthe est jugée plus plaisante par le groupe de français d'origine algérienne que par celui d'origine européenne (Poncelet et al., 2010b), bien qu'aucune différence ne soit remarquée pour l'odeur de rose. Les auteurs soulignent que ce phénomène est notamment dû à la présence de menthe dans le thé qui est largement utilisé au sein de la culture algérienne. Ainsi, il semblerait que la familiarité vis-à-vis de l'odeur joue un rôle important dans l'évaluation hédonique. Cantone et al., (2017) montrent également qu'au sein d'un même pays, ici l'Italie, l'hédonicité olfactive est différente. Ainsi, l'odeur de rhum est plus appréciée dans le nord de l'Italie que dans les autres régions, alors que celle de l'ananas est plus appréciée par les individus vivants dans le sud ou en Sicile, comparativement à la population du nord de l'Italie.

L'ensemble de ces études suggère que la culture et les origines ethniques sont des facteurs de variabilité de la perception hédonique olfactive.

D. Comportement de « sniffing »

Le « sniffing », ou reniflement, est un comportement perceptif défini comme étant une aspiration de l'air contenant des molécules odorantes à travers la cavité nasale jusqu'à l'épithélium olfactif (Cf. Chapitre 1 : Le système olfactif). Des études ont montré que le caractère plaisant ou déplaisant d'une odeur induit des différences de comportement de « sniffing ». En effet, la durée et le volume du « sniffing » augmentent lorsque des odeurs plaisantes sont présentées comparativement à des odeurs déplaisantes ou neutres (Frank et al., 2003; Mainland & Sobel, 2006; Prescott et al., 2010). Ce phénomène est également démontré lorsqu'il est demandé aux participants de contrôler la durée de leur « sniffing » lors de la présentation d'odeur plaisantes : le « sniffing » est plus long et plus fort (Bensafi et al., 2007b; Ferdenzi et al., 2015). Par ailleurs, de récents travaux indiquent que le volume et la durée du sniff sont plus importants lorsqu'un odorant déplaisant (terpinène-4-ol, odeur terreuse) est présenté à faible concentration, comparativement au même odorant présenté à forte concentration (Manesse et al., 2020). Cette étude montre également que lorsqu'un odorant, qu'il soit agréable ou désagréable, est présenté avec une image non congruente à l'odeur perçue (e.g., image de fleur présentée avec l'odorant terpinène-4-ol), la durée et le volume du sniff sont plus faibles par rapport à une image neutre (écran gris). Pris ensemble, ces résultats démontrent que des réponses adaptatives se produisent face aux odeurs perçues, notamment l'évitement envers des stimuli olfactifs aversifs, en fonction de leur valence hédonique.

VI. Question du sexe dans l'hédonicité olfactive

Cette question a été abordée dans une revue de littérature (Bontempi et al., 2021) (Annexe 3).

Les études sur la perception hédonique des odeurs révèlent une grande variabilité intra- et inter-individus, ce qui se traduit par une grande flexibilité de la perception hédonique des odeurs. Dans la perception hédonique sensorielle, le sexe est généralement considéré comme une source majeure de variabilité. Ainsi, des différences de sexe ont été rapportées dans la modalité somatosensorielle (Jönsson et al., 2017; Novembre et al., 2021), dans la modalité gustative (Cristovam et al., 2000) ou encore dans la modalité visuelle (Sorokowski et al., 2014).

En ce qui concerne l'olfaction, les différences entre hommes et femmes sont bien connues et ont été largement étudiées au sein de différentes tâches telles que la sensibilité, l'identification, la discrimination ou la mémoire aussi bien chez des individus sains (Brand & Millot, 2001; Doty & Cameron, 2009; Sorokowski et al., 2019b) que chez des patients atteints de troubles neurodégénératifs (Melis et al., 2019; Solla et al., 2020). Pourtant, le sexe en tant que facteur

influençant les réponses hédoniques olfactive est mal documenté. Parce que de nombreuses études ont considéré des groupes masculins et féminins, cette revue vise à proposer un aperçu général des différences entre les sexes dans la perception hédonique des odeurs. Par souci de clarté, les odeurs non spécifiques et les odeurs corporelles sont considérées séparément. De la même manière, le type de tâche (échelle, classement...), le type d'enregistrement (électrophysiologique, IRMf...) et les propriétés de l'odorant (intensité, piquant...) sont également pris en compte. Enfin, les caractéristiques des participants sont prises en compte comme les troubles de l'humeur ou psychiatriques (dépression, schizophrénie...).

1. Différences hommes-femmes dans les populations saines : odeurs non-spécifiques

L'évaluation hédonique est généralement évaluée à l'aide de mesures psychométriques (e.g., échelles d'auto-évaluation) et psychophysiologiques comme l'électrocardiographie (ECG), l'électroencéphalographie (EEG), la réponse de conductance cutanée (RED) ou les potentiels évoqués (ERP). Ces méthodes sont parfois associées à des méthodes d'imagerie comme l'Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle (IRMf). Lorsque des différences de sexe sont démontrées dans la perception hédonique des odeurs, elles semblent être dépendantes de l'odeur, bien que cela ne soit pas systématique.

A. Études psychométriques

Dès le début du XXe siècle, Kenneth, (1924) a montré que les femmes considèrent les odeurs de camphre, de menthol et de la valériane ferrique comme plus agréables que les hommes tandis que l'inverse est constaté pour l'huile de pin, l'huile de cèdre, le musc et la fève tonka. Plus tard, Wysocki & Gilbert, (1989) ont démontré que les femmes évaluent l'eugénol et la rose comme plus agréables que les hommes, alors que l'inverse est noté pour l'acétate d'isoamyle (odeur de banane) et le mercaptan. Plus récemment, Seubert et al., (2009) ont montré que l'odeur agréable de vanilline est évaluée plus agréable par les femmes par rapport aux hommes alors qu'aucune différence n'est observée pour l'odeur désagréable d'hydrogène sulfuré ainsi que pour l'eugénol (odeur bimodale agréable/désagréable). De plus, il est démontré que les hommes évaluent l'huile de patchouli comme plus agréable que les femmes (Trellakis et al., 2011) et que les femmes évaluent l'alcool phényl éthylique (odeur de rose) comme plus agréable que les hommes (Ferdenzi et al., 2019). Fait intéressant, dans les populations hyposmiques, aucune différence entre les hommes et les femmes n'est observée avant un traitement à la théophylline (Henkin, 2018). En revanche, après le traitement, les femmes

évaluent la pyridine et le thiophène comme étant plus désagréables que les hommes (Henkin, 2018).

Plus globalement, il semblerait que les femmes évaluent l'hédonicité des odeurs perçues de manière plus extrême que les hommes pour les polarités agréables et désagréables (Thuerauf et al., 2009). Cette observation semble congruente avec les résultats obtenus à partir d'échelles psychologiques d'auto-évaluation, en particulier dans le cas du dégoût. Par exemple, Haidt et al., (1994) ont utilisé l'échelle de dégoût à 32 items (The Disgust Scale) et ont montré que les femmes obtiennent des scores plus élevés que les hommes. Les analyses statistiques de l'étude ont révélé que l'échelle du dégoût exploite trois dimensions : le dégoût de base, le dégoût de rappel animal et le dégoût basé sur la contamination. Il est par la suite démontré que les femmes obtiennent des scores plus élevés que les hommes pour ces trois dimensions (Olatunji et al., 2007). À l'aide d'une échelle spécifique de dégoût des odeurs corporelles (Body Odor Disgust Scale), Liuzza et al., (2017) ont révélé un effet fiable, bien que faible, du sexe indiquant que les femmes présentent un niveau plus élevé de dégoût des odeurs corporelles que les hommes. Par ailleurs, les scores CSS (échelle de sensibilité chimique utilisée pour quantifier les réactions affectives aux substances odorantes/piquantes dans l'environnement) s'avèrent plus élevés chez les femmes que chez les hommes (Nordin et al., 2004a). Cependant, des études menées dans différents pays (Ferdenzi et al., 2013b; Knaapila et al., 2017) n'ont trouvé aucune différence liée au sexe dans la perception hédonique des odeurs quels que soient les odorants et le pays. Ces divergences entre les études peuvent être dues à plusieurs facteurs, notamment les conditions expérimentales (i.e., type et nombre d'odorants, type d'échelles d'évaluation...).

Concernant les propriétés odorantes, l'intensité perçue, qui est liée à la concentration du stimulus, est un déterminant important de l'évaluation hédonique et peut mettre en lumière des disparités entre les hommes et les femmes. Par exemple, les femmes évaluent la pyridine comme étant plus désagréable que les hommes et ce, pour différentes concentrations (Broman & Nordin, 2000). Ces résultats sont ensuite confirmés avec trois concentrations de pyridine (Olofsson & Nordin, 2004). De plus, Croy et al., (2017) ont montré une corrélation significative entre le seuil de détection olfactif et les notes de dégoût, mais uniquement chez les hommes. De plus, le contexte expérimental peut fortement influencer de nombreux aspects de la perception olfactive comme le seuil de détection (e.g., Rabin & Cain, 1986), la discrimination (e.g., Jehl et al., 1995) et l'hédonicité (e.g., Djordjevic et al., 2008). Premièrement, en considérant trois stimuli odorants agréables (noix de coco, aloès et fleurs) Tricoli et al., (2014) ont démontré que le caractère agréable perçu diminue dès les cinq premières présentations chez

les hommes alors qu'il reste stable chez les femmes. Fait intéressant, l'inverse se produit pour l'évaluation du « désir » (défini comme étant « le souhait d'être davantage exposé au même stimulus olfactif ») qui est resté stable chez les hommes alors qu'il diminue lors de stimulations répétitives chez les femmes. Deuxièmement, il est montré que les labels verbaux associés aux odeurs peuvent influencer la perception olfactive (Herz & Von Clef, 2001). En utilisant des odorants issus du test d'identification du Sniffin'Sticks (Hummel et al., 1997), une étude a comparé l'hédonicité avant et après la présentation d'un label olfactif (Seo et al., 2008a). Les résultats révèlent des changements significatifs pour les odeurs de cannelle, de rose, de clou de girofle et de réglisse chez les femmes et pour les odeurs de cuir de chaussure, d'ananas et de citron chez les hommes (i.e., les odeurs sont perçues plus agréables en présence du label, sauf pour l'odeur de réglisse où l'inverse est retrouvé). Cependant, pour l'odeur du café, l'effet du label est observé chez les hommes et les femmes. Avec un autre paradigme, Seo et al., (2009) ont demandé aux participants d'évaluer les réponses émotionnelles des odeurs de produits laitiers à l'aide de 25 paires d'adjectifs (par exemple, commun/rare, naturel/artificiel, habituel/inhabituel, attrayant, déni...) ainsi que l'hédonicité à l'aide d'une échelle linéaire. Les résultats ont montré que les hommes et les femmes préfèrent les odeurs de produits laitiers caractérisées comme plus « confortables », « attrayantes » et « parfumées ». Cependant, les femmes préfèrent les odeurs caractérisées comme plus « vives », « faibles », « chaudes », « communes » et « intellectuelles », tandis que les hommes préfèrent les odeurs caractérisées comme plus « raffinées », « familières » et « masculines ».

Enfin, plusieurs conditions comparatives n'ont pas encore été explorées. Par exemple, l'hypothèse selon laquelle les différences homme-femme dans la perception hédonique des odeurs pourraient être liées à la narine stimulée (Brand et al., 2001; Dijksterhuis et al., 2002) mériterait d'être étudiée. De plus, d'autres études sont nécessaires pour comparer les stimulations ortho- et rétronasales ou pour examiner l'impact des qualités odorantes. Par exemple, l'impact de la composante trigéminal (Brand, 2006) n'a jamais été étudié, sauf dans l'étude de Wallrabenstein et al., (2015) qui suggère que, chez l'Homme, l'activation de VN1R1 par l'hédione pourrait jouer un rôle dans la régulation hormonale. Plus précisément, en raison de l'importance de l'hédonicité dans la consommation alimentaire, la recherche devrait explorer le rôle de la composition des aliments dans l'évaluation des attributs sensoriels. En tant que précurseur, les travaux de Rosa et al., (2020) ont montré que les femmes présentent une plus

grande capacité que les hommes à détecter le caractère agréable d'une odeur riche en acides gras libres comme les œufs de mullet¹⁹.

B. Études psychophysiques et d'imagerie

Un certain nombre d'études ont utilisé des mesures psychophysiques (RED, ECG, EEG ou potentiels évoqués) en réponse aux odeurs agréables et désagréables (e.g., Alaoui-Ismaïli et al., 1997a; Glass et al., 2014). Indépendamment du sexe, les résultats ont montré un effet plus marqué avec les odeurs désagréables par rapport aux odeurs agréables. Contrairement aux mesures psychométriques, l'étude des différences entre les sexes dans la perception hédonique olfactive à l'aide de mesures psychophysiques sont mal documentées. Certaines études n'incluent que des femmes (e.g., He et al., 2014, 2016; Pichon et al., 2015) ou ne tiennent pas compte des différences entre les sexes (e.g., Alaoui-Ismaïli et al., 1997b; Bensafi et al., 2002a; Djordjevic et al., 2008b; Ferdenzi et al., 2017). D'autres travaux ont comparé les réponses de conductance cutanée, de fréquence cardiaque ou de temps de réaction à l'aide d'odeurs agréables et désagréables chez des hommes et des femmes (Brand & Jacquot, 2001; Bensafi et al., 2002d, 2002e; Boesveldt et al., 2010). Les données ne révèlent aucune différence liée au sexe selon la valence hédonique des odorants. En revanche, dans une autre étude (Hoffmann-Hensel & Freiherr, 2016), seuls les hommes présentent des différences de réponse de conductance cutanée liées au caractère agréable des odeurs (orange, cerise, vomit et poisson gâté). En utilisant des potentiels évoqués avec une odeur bimodale, l'huile de menthe poivrée, (Lundström & Hummel, (2006) ont démontré que, bien qu'il n'y ait pas de différence au niveau des réponses hédoniques entre les hommes et les femmes, une différence liée au sexe se produit dans les réponses hémisphériques, c'est-à-dire que les femmes présentent des amplitudes plus importantes et des temps de latence plus longs dans l'hémisphère gauche alors que le même phénomène est observé dans l'hémisphère droit chez les hommes. Une autre étude (Olofsson & Nordin, 2004) menée avec trois concentrations de pyridine indique que l'amplitude et la latence de la composante P2/P3 en position Cz sont respectivement plus grandes et plus courtes chez les femmes que chez les hommes.

Depuis plusieurs années, les recherches concernant l'activité cérébrale dans la perception olfactive, en particulier dans la perception hédonique, cherchent à déterminer l'activation des aires cérébrales et à comprendre les mécanismes sous-jacents (Zou et al., 2016) qui sont toujours actuellement discutés (Ruser et al., 2021). Cependant, peu d'études ont pris en compte

¹⁹Un œuf de mullet est une poche d'œufs de poisson, le mullet, préalablement salé et séché. Il est utilisé en cuisine notamment comme ingrédient principal dans un plat provençal (la poutargue).

le sexe, probablement parce que le nombre de participants recrutés est assez faible. Parmi elles, l'étude de Royet et al., (2003) montre une activation différentielle chez les hommes et chez les femmes, en particulier dans le cortex orbitofrontal gauche.

2. Différences hommes-femmes dans les populations saines : odeurs corporelles

Il est bien connu que les odeurs corporelles sont impliquées dans la communication humaine et contribuent aux interactions sociales dans la vie quotidienne. En effet, les odeurs corporelles véhiculent des informations importantes concernant l'état émotionnel (de Groot et al., 2015), la sélection et l'attractivité du partenaire (Singh & Bronstad, 2001) ainsi que l'état hormonal (Preti et al., 1986, 2003). Les odeurs corporelles proviennent de composés volatils présents dans l'urine, les sécrétions vaginales ou l'haleine et sont produites par la dégradation de bactéries présentes sur la peau humaine (e.g., zone axillaire, pieds...). Ces odeurs sont principalement composées d'aldéhydes, de cétones et d'acide carboxylique (Natsch & Emter, 2020). Dans la société actuelle, les odeurs corporelles sont généralement perçues comme désagréables bien que des différences interindividuelles soient rapportées, notamment entre les hommes et les femmes.

Dans une étude pionnière (Doty et al., 1975), les sécrétions vaginales ont été recueillies auprès de quatre femmes au cours de 15 cycles menstruels consécutifs et puis évaluées par les hommes et les femmes. Les résultats montrent clairement que les femmes évaluent les odeurs de ces sécrétions plus désagréables que les hommes. Dans une autre étude (Doty et al., 1978), la valence hédonique des odeurs axillaires masculines et féminines a été évaluée par les hommes et les femmes mais aucune différence n'est observée. En revanche, lorsque les hommes et les femmes évaluent les odeurs d'haleine masculines et féminines, l'odeur d'haleine des hommes est évaluée comme étant plus intense et moins agréable que l'odeur d'haleine des femmes (Doty et al., 1982). De plus, les femmes donnent des notes hédoniques nettement inférieures aux odeurs d'haleine que les hommes. Fait intéressant, les hommes et les femmes attribuent l'odeur de l'haleine à la bonne classe de genre (i.e., haleine masculine ou féminine) et une relation inverse entre l'intensité de l'odeur de l'haleine et l'hédonicité est observée. Concernant les odeurs corporelles, généralement recueillies à l'aide de tee-shirts (morceaux de coton ou de gaze placés sous les aisselles), il semblerait que les femmes évaluent leur propre odeur corporelle comme étant moins agréable que les hommes envers la leur (Platek et al., 2001). Une étude comparative (Stevenson & Repacholi, 2003) a examiné l'évaluation hédonique de l'odeur

corporelle des adultes par les enfants, les adolescents et les adultes. Chez les enfants, les garçons considèrent que les odeurs corporelles des femmes sont plus désagréables que les filles tandis que chez les adolescentes, les filles considèrent les odeurs corporelles des hommes comme plus désagréables que les garçons. Chez les adultes, les femmes évaluent les odeurs corporelles masculines et féminines comme étant plus désagréables que les hommes.

Cependant, plusieurs facteurs pourraient influencer l'évaluation hédonique des odeurs corporelles. Par exemple, l'hypothèse selon laquelle l'orientation sexuelle du donneur pourrait induire des changements dans l'évaluation de l'hédonicité a été testée (Martins et al., 2005). Les résultats de cette étude indiquent que les hommes homosexuels préfèrent les odeurs corporelles des hommes homosexuels tandis que les hommes et les femmes hétérosexuels ainsi que les femmes homosexuelles préfèrent les odeurs corporelles des hommes hétérosexuels. Par ailleurs, une analyse comparative (Mutic et al., 2016) a examiné l'évaluation des odeurs corporelles recueillies lors d'un exercice physique intensif. Ils montrent que l'odeur corporelle des femmes est globalement évaluée comme étant moins agréable que celle des hommes, sans différence liée au sexe (Mutic et al., 2016).

Parmi les odeurs corporelles, l'androsténone est probablement la molécule la plus étudiée en recherche expérimentale. Il s'agit d'une hormone stéroïde couramment présente dans la sueur et l'urine des mammifères mâles. Dans l'espèce humaine, l'androsténone est présente dans les régions axillaires en plus grande quantité chez les hommes que chez les femmes (Gower et al., 1985). En raison d'un grand polymorphisme génétique des gènes codant les récepteurs olfactifs (ROs) parmi la population humaine, de nombreuses personnes et principalement des hommes sont incapables de détecter l'androsténone (Wysocki & Beauchamp, 1984; Bremner et al., 2003). Comme d'autres odeurs, l'évaluation hédonique de l'androsténone dépend du contexte : perçue comme désagréable lorsqu'elle est associée à l'urine et à la sueur ou perçue comme agréable lorsqu'elle est associée des odeurs florales (Hasin-Brumshtein et al., 2009). Bien que de nombreuses études ont porté leur attention sur l'androsténone, peu de publications sont consacrées aux différences hommes-femmes. De plus, les quelques études portant sur le sujet se sont intéressées à des paramètres spécifiques. Par exemple (Lübke & Pause, 2014), chez les hommes ayant un niveau de testostérone plus élevé, l'androsténone est perçue comme plus désagréable que chez les hommes ayant un niveau de testostérone plus faible. De même, chez les femmes ayant un taux d'estradiol plus élevé, l'androsténone est perçue comme plus désagréable que chez les femmes ayant un taux d'estradiol plus faible. Il a également été suggéré que, spécifiquement chez les femmes, l'évaluation hédonique de l'androsténone est

liée à leurs expériences sexuelles (Knaapila et al., 2012a). En effet, l'androsténone est évaluée comme étant plus agréable par les femmes ayant eu un rapport sexuel avec au moins un partenaire, par rapport à celles qui déclarent n'avoir jamais eu de rapport sexuel. Enfin, l'unique étude comparant la perception hédonique de l'androsténone en fonction du sexe (Ferdenzi et al., 2019) ne rapporte aucune différence entre les sexes pour aucune des mesures perceptuelles évaluées, y compris pour l'évaluation hédonique.

3. Différences hommes-femmes dans les troubles psychiatriques

Des déficits olfactifs sont rapportés dans les maladies psychiatriques, notamment dans la schizophrénie, les troubles dépressifs et bipolaires (e.g., Atanasova et al., 2008; Turetsky et al., 2009; Lahera et al., 2016; Brand & Schaal, 2017; Kiparizoska & Ikuta, 2017; Kamath et al., 2018). Les différences de perception hédonique entre les hommes et les femmes sont en général investiguées. Ainsi, dans la schizophrénie, les hommes et les femmes surévaluent l'acétate d'isoamyle à des concentrations élevées mais la sous-évaluent à des concentrations plus faibles par rapport aux participants sains (Kamath et al., 2013). En revanche, une autre étude (Walsh-Messinger et al., 2018) montre que les hommes schizophrènes évaluent les odeurs agréables (orange, pomme, menthe...) moins agréables que les hommes en bonne santé alors qu'aucune différence n'est observée entre les femmes schizophrènes et les femmes en bonne santé. À l'inverse, certaines études montrent que les hommes schizophrènes considèrent les odeurs agréables comme plus agréables que les femmes schizophrènes et les participants (hommes et femmes) en bonne santé (Moberg et al., 2003; Robabeh et al., 2015). D'autres études ne retrouvent aucune différence entre les sexes dans l'évaluation hédonique olfactive (Hudry et al., 2002; Lui et al., 2020).

Dans la dépression, l'effet de la maladie sur les notes hédoniques des odeurs n'est pas clairement démontré (Lombion-Pouthier et al., 2006; Swiecicki et al., 2009; Atanasova et al., 2010). Lorsque l'effet de sexe est pris en compte dans cette pathologie (Clepece et al., 2010), aucune différence entre les hommes et les femmes n'est rapportée dans l'évaluation hédonique des odeurs. Des données similaires ont été obtenues chez des patients atteints de trouble bipolaire (Cumming et al., 2011) bien que les auteurs notent que les femmes ont tendance (c'est-à-dire de manière non significative) à évaluer les odeurs agréables et désagréables comme plus agréables que les hommes.

4. Conclusion

Contrairement à la sensibilité, l'identification ou la discrimination, cette revue tend à prouver qu'il n'y a pas de nette différence entre les hommes et les femmes dans l'évaluation hédonique olfactive. L'effet du sexe apparaît plus marqué pour les odeurs corporelles que pour les odeurs non spécifiques et n'est presque jamais rapporté dans les maladies psychiatriques. Il est important de noter qu'aucune étude publiée ne s'est encore intéressée à l'effet du sexe dans l'évaluation hédonique des odeurs au cours de maladies neurodégénératives (i.e., maladie d'Alzheimer, maladie de Parkinson...) alors que les performances olfactives ont largement été évaluées (e.g., Doty, 2012; Woodward et al., 2017). Lorsque des différences sont rapportées, même si elles ne sont pas systématiques, il semblerait que les femmes surestiment les odeurs agréables et sous-estiment les odeurs désagréables par rapport aux hommes. Ainsi, ces résultats sont plutôt surprenants dans la mesure où les femmes sont considérées comme plus sensibles aux stimuli émotionnels que les hommes (Lithari et al., 2010) y compris pour des stimuli auditifs tels que la musique et les sons, les mots émotionnels ou les tons de voix émotionnels (e.g., Schirmer et al., 2002, 2005; Bachorowski & Owren, 2003), pour des stimuli visuels tels que des images et des films (pour une revue, voir Cahill, 2006) ou pour des stimuli liés au danger (Williams & Gordon, 2007). De plus, à l'exception de la pyridine et de l'androsténone, il n'y a pas suffisamment de données cohérentes pour établir des conclusions sur des odorants particuliers. Par ailleurs, la plupart des études portent sur plusieurs paramètres et rarement uniquement sur l'évaluation hédonique. Ainsi, les odorants utilisés, les tâches effectuées et les caractéristiques des participants (âge, pathologies...) sont généralement hétérogènes d'une étude à l'autre (Clepce et al., 2014) ce qui induit des écarts et rend difficile une conclusion globale.

Ces différences intra et interindividuelles en matière de préférences olfactives ne sont pas spécifiques à l'Homme puisqu'elles ont également été rapportées chez l'animal (Jagetia et al., 2018) dans des cohortes homogènes. Cela suggère que la perception hédonique des odeurs est une réponse très complexe qui empêche les comparaisons directes et pertinentes entre les hommes et les femmes dans la population générale. Par ailleurs, les recherches actuelles démontrent que l'évaluation hédonique individuelle des odeurs n'est pas détectable en IRMf (Ruser et al., 2021), probablement parce que ce processus est codé dans des réseaux communs (Mantel et al., 2019). Ainsi, les futures recherches dans ce domaine, notamment les études alimentaires, de qualité de vie ou toxicologiques doivent étudier plusieurs facteurs dans une

approche multidimensionnelle parmi lesquels le sexe pourrait être inclus afin de contribuer aux connaissances des neurosciences affectives humaines (Becker et al., 2019).

PROBLÉMATIQUE DE THÈSE

La présente revue de littérature qui s'étend des chapitres 1 à 3 atteste de la complexité qu'est la perception olfactive. En effet, elle fait appel à de nombreuses structures cérébrales aussi bien centrales que périphériques, est régie par trois composantes principales que sont la sensibilité, la discrimination et l'identification et, possède un lien étroit avec les émotions. Ce lien entre odeur et émotion explique la grande saillance émotionnelle attribuée aux odeurs. La revue de littérature témoigne également de l'importance de la dimension hédonique des odeurs. Cette dimension est fondamentale dans la mesure où l'évaluation hédonique est la première réponse apportée à toute stimulation olfactive (Yeshurun & Sobel, 2010). Les nombreuses études réalisées sur la valence hédonique olfactive (études psychophysiques, comportementales, électrophysiologiques, ou encore IRMf) ont permis d'identifier les mécanismes mis en jeu dans cette perception. Cependant, il s'avère que l'hédonicité olfactive est extrêmement flexible et dépend d'innombrables facteurs liés à la fois au stimulus olfactif, aux caractéristiques individuelles et au contexte. Pourtant, la question de la flexibilité n'en reste pas moins peu étudiée et documentée au sein de la littérature scientifique.

Cette thèse de neurosciences s'articule autour de trois axes correspondants à chacun des trois grands facteurs de variabilité susmentionnés (stimulus, sujet et contexte). L'objectif vise à contribuer et à caractériser la flexibilité de la perception hédonique olfactive en étudiant chacun des trois axes au moyen d'une ou plusieurs études sur le sujet.

D'un point de vue méthodologique, les différentes études de ce projet de thèse sont réalisées à l'aide de mesures psychophysiques classiques.

Axe 1 : Stimulus et perception hédonique

Les études entreprises jusqu'ici ont fait émerger trois grandes caractéristiques du stimulus olfactif susceptibles de modifier l'évaluation hédonique subséquente : sa concentration (Doty, 1975a; Moskowitz et al., 1976; Distel et al., 1999; Moss et al., 2016; Li et al., 2019; Baccarani et al., 2021), sa qualité (Licon et al., 2018) et ses propriétés physico-chimiques (Khan et al., 2007; Jossain et al., 2011; Kermen et al., 2011; Zarzo, 2011; Keller et al., 2017). La relation qui s'établit entre concentration et hédonicité est étudiée depuis de nombreuses années. La majorité des études montrent que, pour une odeur agréable, le caractère agréable de l'odeur augmente avec la concentration. Dans le cas d'une odeur désagréable, le caractère agréable diminue (i.e., augmentation du caractère désagréable) avec l'augmentation de la concentration (Doty, 1975a; Moskowitz et al., 1976). Par ailleurs, la concentration joue un rôle important dans

la sensibilité olfactive puisque, à une concentration donnée, certains individus seront incapables de percevoir l'odeur alors que d'autres la percevront aisément (Oleszkiewicz et al., 2020). Cela soulève ainsi l'hypothèse selon laquelle la sensibilité olfactive pourrait jouer un rôle important dans l'évaluation hédonique des odeurs. Bien que certains travaux aient étudié l'hédonicité et le seuil de détection (Jacquot et al., 2018; Peng et al., 2021), aucune étude n'a mis en relation ces deux paramètres. Le projet de cet axe est donc de déterminer les seuils de détection olfactif individuel à plusieurs odeurs et d'évaluer la valence hédonique à ces mêmes odeurs à différentes concentrations au-dessus de ce seuil. L'originalité du projet est d'appliquer cette question à différentes odeurs appartenant à différentes catégories (alimentaires et non alimentaires) dans la mesure où il est connu que la sensibilité olfactive est différente selon l'odeur utilisée (Leonardos et al., 1969).

Axe 2 : Individu « perceveur » et perception hédonique

L'évaluation hédonique des odeurs est susceptible d'être modulée par de nombreuses caractéristiques individuelles telles que l'âge (e.g., Vieillard et al., 2020), le sexe (e.g., Bontempi et al., 2021), l'état de satiété (e.g., Albrecht et al., 2009), le statut hormonal (Hummel et al., 1991) ou encore l'état émotionnel (Herz et al., 2004; Cook et al., 2017). Les études menées sur l'influence de l'état émotionnel dans l'évaluation hédonique des odeurs se sont basées sur l'induction émotionnelle à l'aide de stimuli visuels (images) (Pollatos et al., 2007) ou auditifs (musique) (Ribeiro et al., 2019). En revanche, aucuns travaux n'ont tenté d'induire différents états émotionnels à l'aide de stimuli utilisant des objets de la vie quotidienne. Le premier projet de cet axe est donc de déterminer l'influence de l'état émotionnel du sujet (état positif, négatif) sur les évaluations hédoniques olfactives à la suite d'une stimulation « écologique », à savoir le gain ou la perte d'un panier garni de nourriture réalisée par tirage au sort.

Le deuxième objectif de cet axe est d'examiner la relation entre le régime alimentaire et la réponse affective aux odeurs de différentes catégories. En effet, certaines études ont rapporté que les végétariens évaluent les images de viande et de poisson comme étant plus désagréables que les omnivores (Anderson et al., 2019; Giraldo et al., 2019). Si de telles données apparaissent pour la modalité visuelle, la question de savoir si cela s'applique également à la modalité olfactive est soulevée. Pourtant, aucune étude à ce jour n'a réellement pris en compte l'effet du régime alimentaire sur les évaluations hédoniques des odeurs, en particulier en ce qui concerne les odeurs alimentaires et non alimentaires. Ainsi, l'étude portant sur ce deuxième objectif vise

à mettre en évidence l'importance du régime alimentaire dans les réponses affectives aux odeurs, en particulier chez les végétariens, flexitariens et omnivores.

Dans un troisième temps, l'objectif est de proposer un modèle de profil hédonique des odeurs. D'un point de vue méthodologique, il existe plusieurs méthodes psychométriques pour évaluer la perception hédonique des odeurs. Parmi elles, l'échelle de Likert ou l'échelle visuelle analogique sont fréquemment utilisées pour évaluer l'hédonicité olfactive dans différents contextes (dépression, population âgée ...) (e.g., Distel et al., 1999; Clepce et al., 2010). Par ailleurs, il existe différents questionnaires pour évaluer le plaisir en général comme le Temporal Experience Pleasure Scale (Gard et al., 2006) ou le Self-Assessment Anhedonia Scale (Olivares et al., 2005) ou plus spécifiquement pour évaluer le plaisir associé aux odeurs comme l'Affective Impact of Odors (AOI) (Wrzesniewski, 1999) ou la Chemosensory Pleasure Scale (CPS) (Zhao et al., 2019). Cependant, ces deux derniers questionnaires ne se focalisent pas spécifiquement sur l'évaluation hédonique des odeurs. Par exemple, l'AOI mesure l'impact de l'odeur sur l'appréciation de lieux, de personnes, d'aliments ou de produits cosmétiques, l'hédonicité olfactive n'est donc pas évaluée de manière explicite mais par le biais de différentes situations sensorielles. Dans le cas de la CPS, cette échelle permet de quantifier les expériences de plaisir olfactif et gustatif dans des dimensions consommatoires et anticipatoires. A la lumière de la littérature existante, le développement d'une échelle ou d'un questionnaire permettant d'évaluer l'hédonicité olfactive est difficile. De ce fait, le troisième projet de cet axe vise à concevoir un outil d'auto-évaluation basé sur la représentation de l'estimation hédonique permettant de déterminer des profils hédoniques spécifiques à l'aide de 14 items liés à des odeurs de la vie quotidienne sans présentation de stimulus.

Axe 3 : Contexte et perception hédonique

Le troisième axe de variation de l'évaluation hédonique olfactive regroupe des facteurs liés au contexte culturel (Pangborn et al., 1988a), sémantique (Ayabe-Kanamura et al., 1997) ou encore expérimental (Ferdenzi et al., 2014). Cet axe de recherche porte spécifiquement sur le contexte expérimental et sur une problématique peu investiguée qui est celle de la voie de stimulation (orthonasale vs. rétronasale). Les études ont ainsi montré une meilleure sensibilité olfactive en voie orthonasale pour des odeurs alimentaires et non alimentaires (Voirol & Daget, 1986; Heilmann & Hummel, 2004; Pellegrino et al., 2021a). Ceci explique donc que l'intensité perçue soit en générale plus faible lors de la stimulation par la voie rétronasale (Heilmann & Hummel, 2004; Small et al., 2005; Pellegrino et al., 2021a). En termes de familiarité et d'identification, il a été mis en évidence que les odeurs présentées en voie orthonasale sont plus facilement

identifiées et décrites avec davantage de descripteurs basés sur la source de l'odeur (Pellegrino et al., 2021) que les odeurs présentées *via* la voie rétronasale (Pierce & Halpern, 1996; Hannum et al., 2018; Pellegrino et al., 2021a). De manière assez surprenante, très peu de travaux se sont intéressés à la perception hédonique des odeurs en fonction de la voie de stimulation. Les quelques études menées ne montrent ainsi aucune différence de perception hédonique entre les deux voies pour des odeurs alimentaires (Small et al., 2005; Frasnelli et al., 2008; Hummel & Heilmann, 2008), bien qu'une différence soit observée dans le cas d'odeurs non alimentaires (parfum) : les participants évaluent l'odeur de parfum comme étant plus désagréable en voie orthonasale (Frasnelli et al., 2008). L'objectif principal est donc ici de comparer les voies de présentation ortho- et rétronasale afin d'examiner les différences dans les trois principales dimensions de la perception olfactive, à savoir l'intensité, la familiarité et l'évaluation hédonique. En raison de la grande contribution la perception rétronasale dans la perception des saveurs et l'appréciation des aliments, ce travail se concentre uniquement sur les odeurs alimentaires, et plus particulièrement aux odeurs/arômes majoritairement retrouvés et utilisés par un panel d'experts dans l'évaluation d'un fromage local et renommé : le Comté.

L'évaluation hédonique des odeurs peut également être influencée par des caractéristiques individuelles telles que des différences dans l'impact affectif des odeurs (Wrzesniewski, 1999). Un autre facteur qui mérite d'être pris en compte en ce qui concerne les évaluations hédoniques des odeurs alimentaires est la capacité hédonique chimiosensorielle individuelle (se référant aux expériences de plaisir olfactif et gustatif). En effet, récemment Zhao et al. (2019) ont mis au point une échelle de plaisir chimiosensoriel (CPS), conçue pour quantifier les expériences de plaisir olfactif et gustatif. Dans l'une de leur étude, ils montrent justement que le score total de la CPS est positivement corrélé à l'évaluation hédonique olfactif et gustatif des participants. Les auteurs suggèrent donc que la CPS peut évaluer efficacement l'expérience hédonique d'un individu à l'égard d'un aliment. Il semble ainsi pertinent d'inclure cette échelle dans l'étude. Ainsi, le deuxième objectif est d'étudier la relation entre les scores de la CPS et les évaluations sensorielles des odeurs entre les voies de stimulation ortho- et rétronasales.

PARTIE 2. TRAVAUX EXPERIMENTAUX

Chapitre 4: Travaux expérimentaux

« Sans la curiosité de l'esprit, que serions-nous ?
Telle est la beauté et la noblesse de la science :
un désir sans fin de repousser les frontières du savoir,
de traquer les secrets de la matière et de la vie
sans idée préconçue des conséquences éventuelles. »
Marie Curie, 1867 – 1934

I. Étude 1 : Outil d'auto-évaluation de la perception hédonique des odeurs quotidiennes (Axe Individu « perceveur », Annexe 4, publiée dans Frontiers in Neurosciences section Perception Sciences)



1. Résumé

Odor hedonic estimation (pleasant/unpleasant) is considered as the first and one of the most important dimensions in odor perception. Although there are several published scales that rate odor hedonicity, most of them use odorants that induce biases related to stimulus properties or test conditions and make difficult clinical or industrial applications. Thus, the aim of this study was to propose a model of odor hedonic profile (OHP) based on 14 items related to everyday odors without stimulus. The OHP is a self-rating tool based on the hedonic estimate representation and allows the determination of specific profiles, i.e., “conservative”, “neutral”, “liberal”, “negative alliesthesia” and “positive alliesthesia”. It can be useful in different contexts (e.g., food studies) and general pathologies (e.g., eating disorders) or pathologies with mood/emotional disturbances (e.g., depression).

2. Pré-expérience

En amont de la pré-expérience, de nombreux items (20) basés sur les activités quotidiennes et les odeurs caractéristiques associées sont déterminés. Seul un certain nombre d'entre eux sont retenus pour la suite de l'étude, à partir de critères spécifiques cités plus bas.

Afin de sélectionner les items les plus pertinents à inclure dans le profil hédonique, une pré-expérience est menée avec un groupe de 30 participants (15 hommes et 15 femmes). Chaque item de la liste de départ est évalué à l'aide d'une échelle avec une ligne en pointillée allant de -9 (« extrêmement désagréable ») à +9 (« extrêmement agréable ») en passant par 0 (« Neutre »). Chaque pointillé de l'échelle correspond à un nombre entier (i.e., 1, 2, 3...) tant en valence positive que négative et l'espace entre deux pointillés correspond à une moitié (i.e., 0.5). En valence positive (entre « Neutre » et « Extrêmement agréable »), le premier pointillé correspond à +1, le deuxième à +2...etc jusqu'au neuvième pointillé correspondant lui à +9. La même notation est attribuée en valence négative (entre « Neutre » et « Extrêmement désagréable »). Par exemple, si le participant évalue l'item en plaçant une croix dans la valence négative sur le troisième pointillé, le score de l'item correspond à -3. De même, si le participant place une croix dans la valence négative entre le troisième et le quatrième pointillé, le score de l'item est égal à -3.5. Lorsque la croix est placée sur le pointillé indiquant le terme « Neutre » le score est de 0.

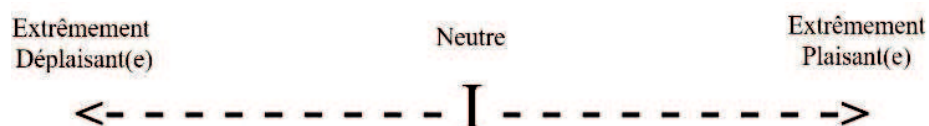


Figure 30 : Échelle avec une ligne en pointillée utilisée pour l'estimation hédonique.

Après le recueil des données, certains items sont exclus selon les critères suivants :

- Pour chaque item, la distribution des notes hédoniques doit suivre une distribution normale. Par exemple, la distribution des notes hédoniques de l'item « Quand je parle avec quelqu'un qui fume, je retrouve généralement l'odeur de la cigarette... » ne suit pas une distribution normale et est donc retiré du profil hédonique.
- Pour chacun des items, les participants sont amenés à préciser s'il s'agit d'une situation qu'ils ont déjà vécu ou non. Lorsque plus de deux participants sur 30 (soit plus de 5% des participants) indiquent n'avoir jamais été confrontés à ce contexte, l'item en question est retiré, comme c'est le cas par exemple pour l'item « Quand je vais à la piscine, je trouve habituellement l'odeur... ».

c. Le lieu (ou le contexte) doit correspondre à une odeur spécifique. Par exemple, la phrase « Quand je vais au restaurant, je trouve généralement l'odeur... », est exclue dans la mesure où l'odeur en question dépend fortement du type de restaurant.

d. Lorsque deux phrases présentent une condition odorante assez proche, c'est celle qui est la plus préférée qui est choisie. Pour citer un exemple, la phrase « Quand je rentre dans une poissonnerie, je trouve généralement l'odeur à l'intérieur... » est préférée à celle « Quand je rentre dans une boucherie, je trouve généralement l'odeur... ».

Ainsi, c'est une liste de 14 items relatifs aux activités de la vie quotidienne (alimentation, loisirs, santé, hygiène, transports) qui est sélectionnée pour mener la suite de l'étude.

3. Matériel et méthodes

A. Participants

Cent participants volontaires différents de ceux de la pré-expérience (50 hommes, 50 femmes) ont pris part à cette étude. Tous les participants sont des étudiants de l'Université de Franche-Comté âgés entre 19 et 26 ans ($M_{\text{âge}} = 22.9 \pm 1.4$ ans). L'ensemble des volontaires déclare avoir une sensibilité olfactive normale, c'est-à-dire qu'aucun d'entre eux ne présentent d'antécédents de troubles olfactifs, d'exposition importante à des produits chimiques potentiellement toxiques (y compris la fumée de cigarette) ou de traitement médical à long terme (hors contraceptif).

La présente étude est conduite en accord avec la Déclaration de Helsinki-Hong-Kong et le protocole de l'étude est approuvé en amont par le Comité de Protection des Personnes (CPP) de Besançon. Chaque participant donne son consentement écrit avant son inclusion dans l'étude.

B. Profil hédonique

Le profil hédonique se compose de 14 items (Figure 31). Pour chaque item, les participants sont invités à évaluer l'hédonicité associée à l'aide d'une échelle avec une ligne en pointillée bornée entre -9 (« extrêmement désagréable ») et +9 (« extrêmement agréable »). Pour cela, la consigne suivante leur est donnée : « *Pour chaque affirmation, merci de placer une croix sur la ligne en pointillée à l'endroit représentant l'estimation la plus précise du caractère plaisant ou déplaisant de l'odeur entre « Neutre » et « Extrêmement Plaisante » ou entre « Neutre » et « Extrêmement Déplaisante ».* La durée moyenne d'une session est de 10 minutes.

C. Procédure

L'étude est réalisée dans une salle calme du laboratoire et équipée de boîtes individuelles. À leur arrivée, les participants lisent puis signent un formulaire de consentement éclairé. Ils remplissent ensuite un questionnaire relatif à leur âge, leur sexe, et leur consommation de tabac, incluant une auto-évaluation de leur odorat (i.e., j'estime généralement mon odorat...) sur une échelle visuelle analogique notée entre -9 (« extrêmement mauvais ») et +9 (« extrêmement bon »). Par la suite, les participants reçoivent les instructions pour remplir le profil hédonique.

D. Traitements statistiques

Pour chaque item, la moyenne et l'écart-type de la note hédonique obtenue sont calculés pour l'ensemble de la population. Pour chaque participant, le score total (i.e. somme) des notes hédoniques (ST) basé sur les 14 items est calculé en valeur absolue (i.e., de 0 à 126), le score total (somme) des notes hédoniques positives (T+) et le score total (somme) des notes hédoniques négatives (T-) sont également calculés, ainsi que la différence entre les (T+) et (T-).

Des corrélations de rang de Spearman sont effectuées entre la note hédonique de chaque item et 1) le score total (en valeur absolue), 2) le score total des notes hédoniques positives (T+) et 3) le score total des notes hédoniques négatives (T-). De plus, des corrélations de rang de Spearman sont réalisées entre le score de l'auto-évaluation de l'odorat et 1) le score total (en valeur absolue), 2) le score total des notes hédoniques positives (T+) et 3) le score total des notes hédoniques négatives (T-). Enfin, des test-*t* de Student pour échantillons indépendants sont effectués afin de comparer les évaluations hédoniques entre les hommes et les femmes.

Les résultats sont retenus comme étant significatifs lorsque $p < 0.05$.

4. Résultats

A. Profil hédonique

La moyenne et l'écart-type des notes hédoniques de chaque item pour l'ensemble de la population sont présentés dans la Figure 32. Les données montrent que la moyenne des notes hédoniques varie entre -7.54 (item 14) et +7.23 (item 6) et que les notes sont distribuées de manière uniforme entre les bornes (i.e., -9 et +9). Les résultats montrent également que les écarts-types varient entre 2.03 (items 6 et 14) et 5.56 (item 7). La corrélation de rang de Spearman montre une corrélation négative entre la moyenne de la note hédonique pour chaque item (en valeur absolue) et l'écart-type associé ($\rho = -0.853$; $p < 0.01$). Cela signifie que pour un item donné, plus la moyenne est élevée (en notes hédoniques positives ou négatives), plus

l'écart-type est faible, ce qui traduit une notation homogène au sein de la population (items 6 et 14, par exemple), et inversement (items 7 et 12, par exemple), c'est-à-dire que plus la moyenne est faible (i.e., proche de 0), plus l'écart-type est élevé.

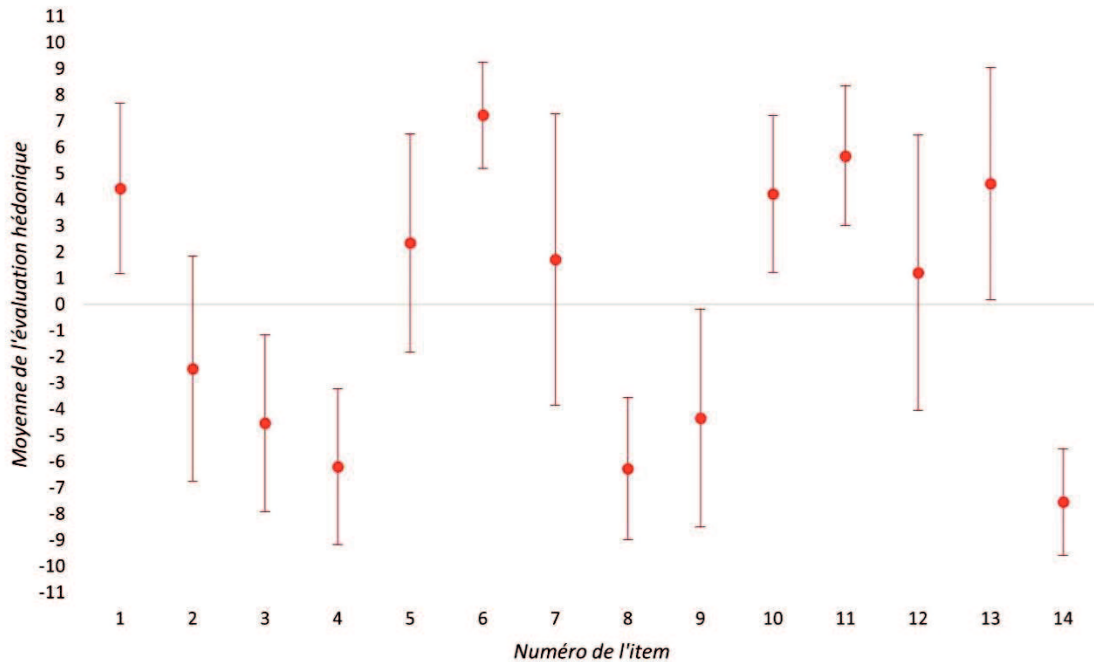


Figure 32 : Moyenne (et écart-type standard) de l'évaluation hédonique des 14 items pour l'ensemble de la population.

Note : les items sont évalués sur une échelle visuelle analogique graduée entre -9 (« extrêmement déplaisante ») et +9 (« extrêmement plaisante »).

En valeur absolue, la moyenne du score total des notes hédoniques basée sur l'ensemble des items et de la population est égale à 76.09, celle du score total des notes hédoniques positives (T+) est égale à 38.02 et celle des notes hédoniques négatives (T-) est de -37. La moyenne de la différence entre (T+) et (T-) est égale à 0.045. Ainsi, ces données indiquent que le profil hédonique suit une distribution équilibrée entre valence positive et négative au sein de la population (Tableau 7).

	Moyenne	Écart-type	Minimum	Maximum
Score Total (valeur absolue)	76.06	14.59	41	105
Score (T+)	38.02	9.77	16.5	61
Score (T-)	-37.99	11.94	-64.5	-13
Différence (T+)/(T-)	0.045	16.19	-43.5	38

Tableau 7 : Statistiques descriptives des différents scores pour l'ensemble de la population.

B. Corrélations

Des corrélations de rang de Spearman sont réalisées entre la note hédonique obtenue pour chaque item et le score total en valeur absolue (ST), entre la note hédonique obtenue pour chaque item et le score total des notes hédoniques positives (T+), entre la note hédonique obtenue pour chaque item et le score total des notes hédoniques négatives (T-). L'ensemble des résultats est reporté dans le Tableau 8.

Les analyses de corrélations indiquent que les notes hédoniques de chaque item sont corrélées avec au moins l'un des trois scores, à savoir (ST), (T+) et (T-).

Les notes hédoniques de 11 items parmi les 14 sont corrélées avec le score total (ST), cinq positivement (items 1, 6, 10, 11 et 13) et six négativement (items 2, 3, 4, 8, 9 et 14). Logiquement, les notes hédoniques des items positivement corrélés avec ST sont positives, et les notes hédoniques des items négativement corrélés avec ST sont négatives.

Les notes hédoniques de 8 des 14 items sont corrélées avec le score total des notes hédoniques positives (T+) (items 1, 5, 6, 7, 10, 11, 12 et 13). L'ensemble des notes hédonique de ces items sont positives. Par ailleurs, il s'agit toujours de corrélations positives.

En ce qui concerne le score total des notes négatives (T-), les analyses de corrélations montrent que les notes hédoniques de 9 items parmi les 14 sont corrélées avec (T-) : sept positivement (items 2, 3, 4, 8, 9, 12 et 14) et deux négativement (items 6 et 11). Pour les items 2, 3, 4, 8, 9, 12 et 14 positivement corrélés, la moyenne de leur note hédonique est négative, sauf pour de l'item 12 qui présente une moyenne positive proche de zéro ($M_{\text{moyenne}} : 1.21$). En ce qui concerne les deux items négativement corrélés, la moyenne de leur note hédonique est positive.

	Moyenne note hédonique	TS		T+		T-	
		ρ de Spearman	<i>p-value</i>	ρ de Spearman	<i>p-value</i>	ρ de Spearman	<i>p-value</i>
Item 1	4.43	0.301	<0.01	0.261	<0.01	-0.165	0.10
Item2	-2.45	-0.285	<0.01	0.06	0.54	0.383	<0.001
Item 3	-4.53	-0.277	<0.01	0.174	0.08	0.487	<0.001
Item 4	-6.2	-0.403	<0.001	-0.001	0.91	0.478	<0.001
Item 5	2.35	0.026	0.76	0.255	<0.05	0.171	0.08
Item 6	7.23	0.474	<0.001	0.319	<0.01	-0.268	<0.001
Item 7	1.71	0.135	0.18	0.458	<0.001	0.185	0.06
Item 8	-6.26	-0.549	<0.001	-0.141	0.15	0.584	<0.001
Item 9	-4.34	-0.501	<0.001	0.022	0.82	0.582	<0.001
Item 10	4.22	0.344	<0.001	0.327	<0.001	-0.162	0.10
Item 11	5.67	0.440	<0.001	0.445	<0.001	-0.207	<0.05
Item 12	1.21	-0.170	0.09	0.245	<0.01	0.375	<0.001
Item 13	4.61	0.246	<0.01	0.465	<0.001	0.086	0.39
Item 14	-7.54	-0.415	<0.001	-0.05	0.56	0.449	<0.001

Tableau 8 : Corrélations de rang de Spearman entre la note hédonique moyenne obtenue pour chaque item et 1) le score total en valeur absolue (ST), 2) le score total des notes hédoniques positives (T+) et 3) le score total des notes hédoniques négatives (T-).

Note : les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

Des corrélations de rang de Spearman sont également réalisées entre le score de l'auto-évaluation de l'odorat et 1) la note hédonique de chaque item, 2) le score total (ST), 3) le score total des notes hédoniques positives (T+), 4) le score total des notes hédoniques négatives (T-) et 5) la différence entre le score total des notes hédoniques positives et négatives (T+/T-).

Les analyses de corrélations ne montrent aucune corrélation entre le score d'auto-évaluation de l'odorat et 1) les notes hédoniques de chaque item, à l'exception de l'item 11 ($\rho = 0.296$, $p < 0.01$), 2) le score total des notes hédoniques positives (T+) ($\rho = 0.165$, $p = 0.10$), 3) le score total des notes hédoniques négatives (T-) ($\rho = -0.126$, $p = 0.21$), et 4) la différence entre le score total des notes hédoniques positives et négatives (T+/T-) ($\rho = 0.049$, $p = 0.62$). En revanche, une corrélation positive significative est observée entre le score d'auto-évaluation de l'odorat et le score total (ST) en valeur absolue ($\rho = 0.230$, $p < 0.05$), ce qui signifie que plus le score d'auto-évaluation de l'odorat est important plus le score total est l'est aussi.

C. Différences hommes-femmes

Données descriptives

Pour les hommes (Figure 33), les résultats montrent que la moyenne des notes hédoniques est comprise entre -6.86 (item 14) et +7.02 (item 6). Les données obtenues indiquent également que les écarts-types varient de 1.91 (item 6) à 5.56 (item 13). La corrélation de rang de

Spearman révèle la présence d'une corrélation négative entre la moyenne de la note hédonique pour chaque item (en valeur absolue) et l'écart-type associé ($\rho = -0.933$; $p < 0.001$). Ainsi, pour un item donné, plus la moyenne est élevée (en notes hédoniques positives ou négatives), plus l'écart-type est faible (items 6 et 14, par exemple), et inversement (items 7 et 12, par exemple), à savoir que plus la moyenne est faible (moyenne note hédonique proche de 0), plus l'écart-type est important.

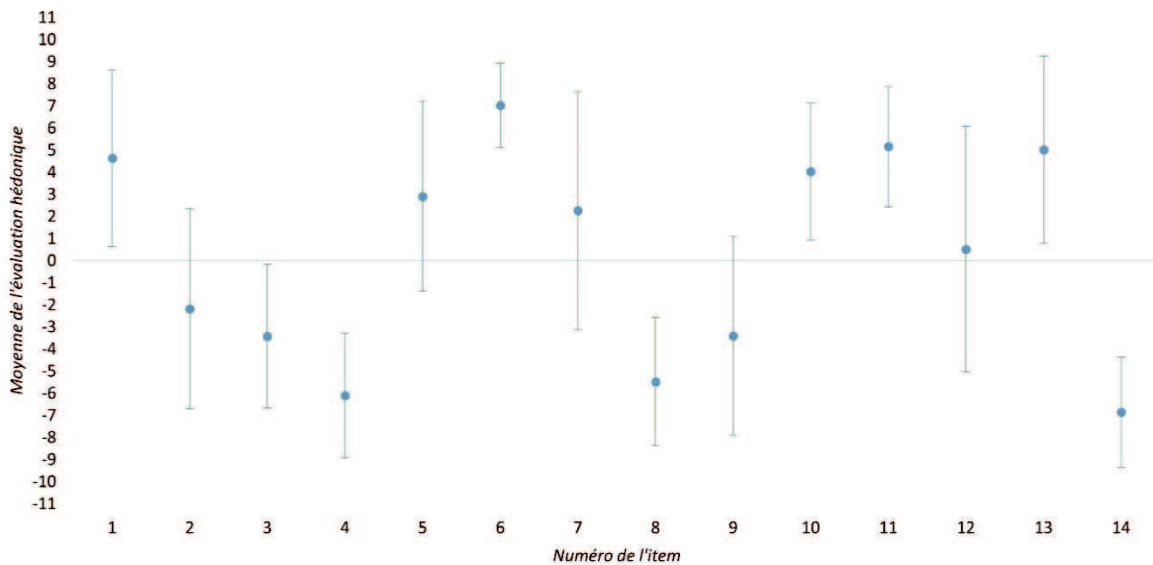


Figure 33 : Moyenne (et écart-type standard) de l'évaluation hédonique des 14 items pour la population masculine.

Note : les items sont évalués sur une échelle visuelle analogique graduée entre -9 (« extrêmement déplaisante ») et +9 (« extrêmement plaisante »).

Si les valeurs absolues sont considérées, la moyenne du score total des notes hédoniques des 14 items pour l'ensemble de la population masculine est égale à 73.53. De plus, la moyenne du score des notes hédoniques positives (T+) est égale à 38.80 et celles des notes hédoniques négatives (T-) à -34.73. La moyenne de la différence entre les scores des notes hédoniques positives et négatives équivaut à 4.07 (Tableau 9).

En ce qui concerne les femmes (Figure 34), les données montrent que la moyenne des notes hédoniques varie entre -8.23 (item 14) et +7.44 (item 6), et que les écarts-types varient entre 1.06 (item 14) et 5.74 (item 7). Tout comme pour les hommes, une corrélation significative négative entre la moyenne de la note hédonique pour chaque item (en valeur absolue) et l'écart-type associé est observée ($\rho = -0.868$; $p < 0.001$) ce qui signifie que pour un item donné, plus la moyenne est élevée (en notes hédoniques positives ou négatives), plus l'écart-type est faible (e.g., items 6 et 14), et inversement (e.g., items 7 et 12).

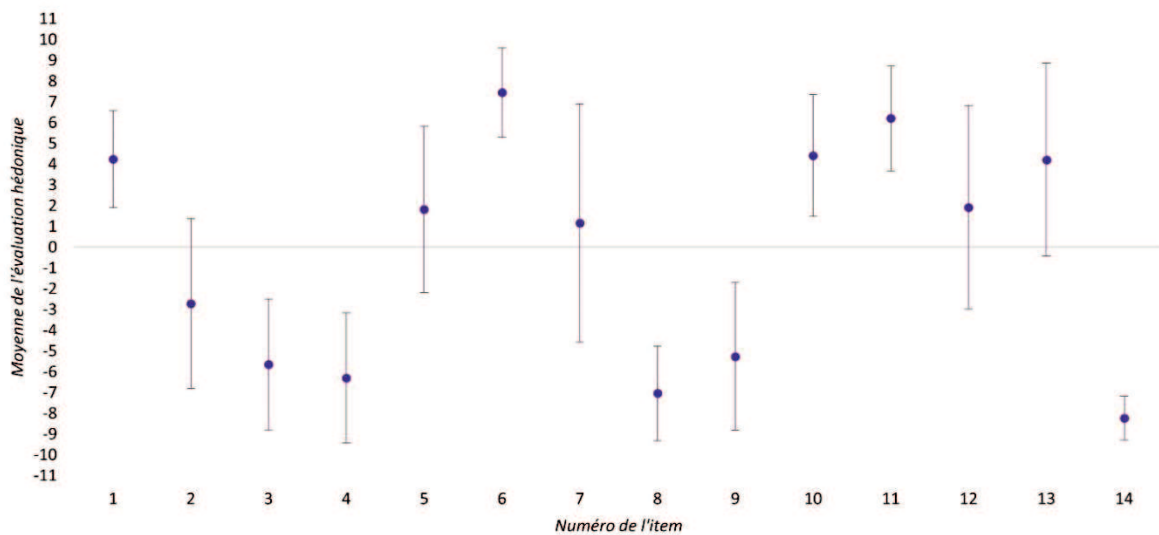


Figure 34 : Moyenne (et écart-type standard) de l'évaluation hédonique des 14 items pour la population féminine.

Note : les items sont évalués sur une échelle visuelle analogique graduée entre -9 (« extrêmement déplaisante ») et +9 (« extrêmement plaisante »).

En valeur absolue, la moyenne du score total des notes hédoniques basée sur les 14 items pour la population féminine est égale à 78.65. De plus, les résultats indiquent que la moyenne du score total des notes hédoniques positives (T+) est égale à 37.25 et celle des notes hédoniques négatives (T-) à -41.25. Enfin, la moyenne de la différence entre (T+) et (T-) est de -3.98.

L'ensemble des résultats précédemment mentionnés pour les deux populations (hommes et femmes) sont présentés dans le Tableau 9 ci-dessous.

	Moyenne		Écart-type		Minimum		Maximum	
	Homme	Femme	Homme	Femme	Homme	Femme	Homme	Femme
Score Total (valeur absolue)	73.53	78.65	15.8	12.98	41	49	105	101.5
Score (T+)	38.80	37.25	9.93	9.65	19	16 ;5	61	57
Score (T-)	-34.73	-41.25	11.23	11.83	-60	-64.5	-18	-13
Différence (T+)/(T-)	4.07	-3.98	14	17.22	-30	-43.5	38	29

Tableau 9 : Statistiques descriptives des différents scores.

Comparaisons statistiques

Les résultats obtenus sont rapportés dans le Tableau 10.

L'analyse statistique ne montre pas de différence significative entre les hommes et les femmes pour le score total (ST) des notes hédoniques ($t = 1.77, p = 0.079$), ni pour le score des notes hédoniques positives (T+) ($t = 0.79, p = 0.43$). En revanche, une différence significative est observée au niveau du score des notes hédoniques négatives (T-) ($t = 2.82, p < 0.01$), ainsi que pour la différence entre les notes hédoniques positives et négatives (T+/T-) ($t = 2.28, p < 0.05$). Ainsi, cela signifie que les femmes évaluent de manière plus négative que les hommes les items liés à la valence négative, alors que l'évaluation est similaire pour les items à valence positive.

	ST	T+	T-	T+/T-
Hommes (moyenne)	73.5	38.8	-34.7	4.1
Femmes (moyenne)	78.6	37.2	-41.2	-4.0
t	1.77	0.79	2.82	2.28
p-value	0.079	0.43	< 0.01	< 0.05

Tableau 10 : Comparaison par test *t* de Student pour échantillons indépendants entre les hommes et les femmes pour le score total (ST), le score total des notes hédoniques positives (T+), le score total des notes hédoniques négatives (T-) et la différence entre (T+) et (T-).

Note : les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

Les résultats obtenus pour chaque item sont disponibles dans Tableau 11 ci-après.

Les comparaisons entre hommes et femmes confirment les résultats obtenus précédemment pour les (T-). Effectivement, les items 3, 8, 9, 11 et 14 évalués déplaisants par les deux sexes, sont significativement évalués plus déplaisants par les femmes que par les hommes. À l'inverse, les items à valence positive sont évalués de manière similaire entre les hommes et les femmes et aucune différence significative n'est ainsi rapportée (e.g., item 10).

	Hommes (moyenne)	Femmes (moyenne)	t	p-value
Item 1	4.63	4.24	0.59	0.55
Item 2	-2.18	-2.72	0.62	0.53
Item 3	-3.42	-5.65	3.48	< 0.001
Item 4	-6.10	-6.3	0.33	0.73
Item 5	2.90	1.81	1.31	0.19
Item 6	7.02	7.44	1.03	0.30
Item 7	2.26	1.17	0.97	0.32
Item 8	-5.48	-7.04	2.96	< 0.01
Item 9	-3.41	-5.27	2.29	< 0.05
Item 10	4.03	4.41	0.62	0.53
Item 11	5.15	6.20	1.99	< 0.05
Item 12	0.51	1.92	1.34	0.18
Item 13	5.02	4.21	0.91	0.36
Item 14	-6.86	-8.23	3.56	< 0.001

Tableau 11 : Comparaison par test t de Student pour échantillons indépendants entre les hommes et les femmes pour chaque item.

Note : les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

D. Profils individuels

L'analyse des données individuelles fait émerger cinq profils différents. Un exemple pour chacun des profils mentionnés ci-après est présenté dans la Figure 35.

Le premier profil est dit *libéral*. Dans ce cas, les participants évaluent les items comme très déplaisants ou très plaisants, c'est-à-dire qu'ils donnent des notes hédoniques élevées aussi bien dans la valence positive que négative. Par conséquent, le score total des notes hédoniques (ST), le score total des notes hédoniques positives (T+) et celui des notes négatives (T-) sont élevés comme en témoigne l'exemple illustré en Figure 35A (ST = 101 ; T+ = 51 et T- = -50).

Un deuxième profil est dit *conservateur*. Dans ce cas, les participants évaluent les items comme étant légèrement déplaisants ou légèrement plaisants, c'est-à-dire que les notes hédoniques attribuées à chaque item sont proches de zéro. De ce fait, le score total des notes hédoniques (ST), le score total des notes hédoniques positives (T+) et celui des notes négatives (T-) sont faibles, comme le montre l'exemple en Figure 35B (ST = 41 ; T+ = 23 et T- = -18).

Un troisième profil est dit *neutre*. Dans ce cas, les participants évaluent les items comme moyennement déplaisants ou moyennement plaisants ; Les scores associés à ce profil, à savoir le score total des notes hédoniques (ST), le score total des notes hédoniques positives (T+) et celui des notes négatives (T-), ne sont élevés ni faibles, mais intermédiaires (ST = 67.5 ; T+ = 31.5 et T- = -36) comment en témoigne l'exemple de la Figure 35C.

Les deux derniers profils sont dits *d'alliesthésie positive* et *negative*. Dans le cas du profil *d'alliesthésie positive*, les items sont évalués comme étant très plaisants ou légèrement déplaisants (Figure 35D). De ce fait, le score total des notes hédoniques (ST) est intermédiaire (i.e., moyen), le score total des notes hédoniques positives (T+) est élevé et le score total des notes hédoniques négatives (T-) est faible (ST = 62 ; T+ = 44 et T- = -18). À l'inverse, en ce qui concerne le profil *d'alliesthésie négative*, les items sont évalués soit comme étant légèrement plaisants soit comme étant très déplaisants (Figure 35E). Ainsi, le score total des notes hédoniques (ST) est intermédiaire, le score total des notes hédoniques positives (T+) est faible mais celui des notes hédonique négatives est élevé (ST = 87 ; T+ = 23 et T- = -64).

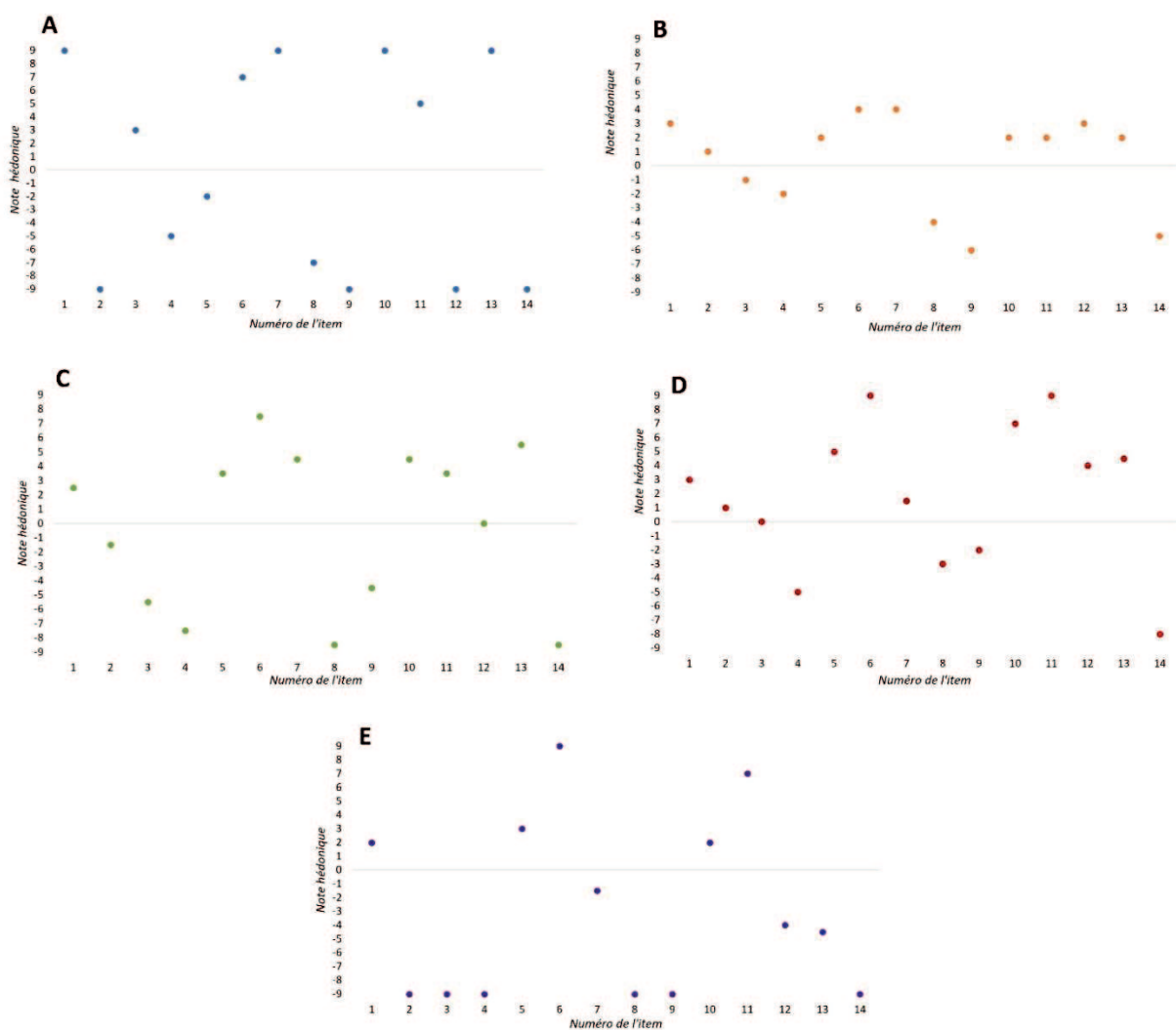


Figure 35 : Exemples des cinq profils individuels : notes hédoniques pour l'ensemble des items. A : profil libéral ; B : profil conservateur ; C : profil neutre ; D : profil alliesthésie positive ; E : profil alliesthésie négative.

5. Discussion

Les résultats de cette étude mettent en évidence deux faits qui se recoupent. Dans un premier temps, les données confirment la grande variabilité interindividuelle des évaluations hédoniques olfactives et révèlent la présence d'un profil général de la population avec un rapport relativement équivalent entre les valences positives et négatives. Dans un second temps, ce profil général présente une structure équilibrée, avec des scores d'items distribués de manière égale le long de la ligne en pointillée allant de « extrêmement désagréable » à « extrêmement agréable ». Cette hiérarchisation de la classification selon l'estimation hédonique est en accord avec 1) les résultats d'une précédente étude dans laquelle les auteurs montrent que l'Homme présente la capacité de classer les odeurs selon leur caractère agréable/désagréable en tant que modèle de préférences individuelles (Brand et al., 2012), et 2) l'adaptation du test du Sniffin' Sticks récemment proposé pour évaluer la gamme hédonique (différence entre deux évaluations hédoniques de valence opposée) et la direction hédonique (moyenne de deux évaluations hédoniques de valence opposée) à l'aide de 22 odorants (Liu et al., 2020a).

Les résultats montrent également que l'homogénéité des scores dépend des items et que les items avec une moyenne de note hédonique élevée (e.g., item 6 lié à la boulangerie pour une valence positive et item 14 lié à la poubelle pour une valence négative) présentent un écart-type faible et inversement, à savoir que les items avec une moyenne de note hédonique faible ont un écart-type important, et ce aussi bien en valence positive et négative.

L'analyse des différences entre les hommes et les femmes montrent des différences uniquement pour les items liés à la valence négative. En effet, les femmes évaluent les items liés à la valence négative comme plus désagréables que les hommes (i.e., le score total des notes hédoniques négatives est plus important chez les femmes que chez les hommes). La question de l'influence du sexe sur les évaluations hédoniques à la suite de stimulations olfactives est bien documentée dans la littérature (Bontempi et al., 2021). En revanche, lorsqu'il s'agit de l'influence du sexe sur les réponses hédoniques aux odeurs sans stimulation olfactive, c'est-à-dire dans le cas de questionnaires par exemple, les études sont beaucoup moins nombreuses (Haidt et al., 1994; Broman & Nordin, 2000; Nordin et al., 2004a; Olatunji et al., 2007; Liuzza et al., 2017b). Ces études précédemment mentionnées corroborent avec les résultats obtenus dans la présente étude en ce qui concerne la différence retrouvée entre les hommes-femmes. Par exemple, Liuzza et al., (2017) ont mis au point un questionnaire sans présentation de stimuli olfactifs pour évaluer les différences individuelles dans la réaction de dégoût face à une variété d'odeurs corporelles. Les auteurs rapportent ainsi que les femmes ont un niveau plus élevé de dégoût vis-à-vis des

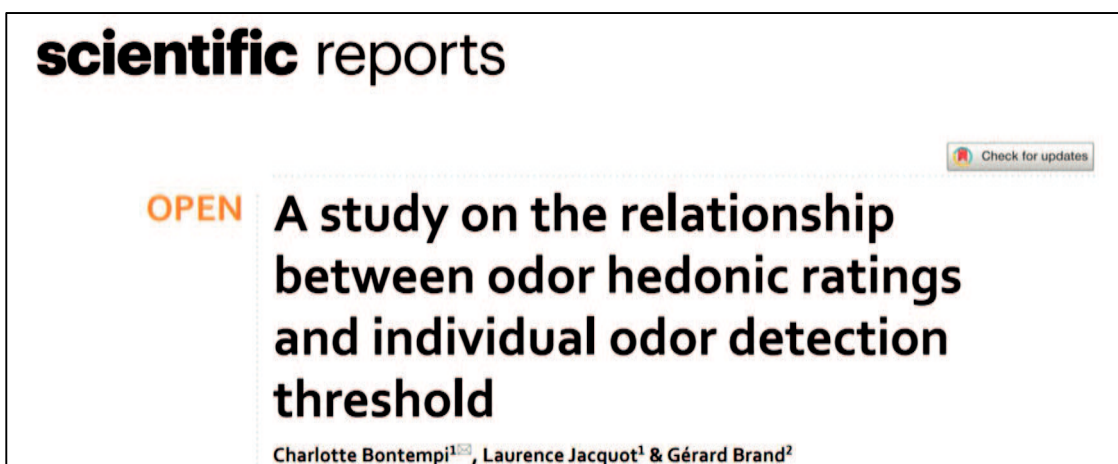
odeurs corporelles que les hommes, c'est-à-dire que les femmes trouvent les odeurs corporelles (de valence négative ici) comme plus désagréables que les hommes.

Les résultats de la présente étude démontrent que le profil hédonique des odeurs (PHO) permet de déterminer différents profils individuels spécifiques. Ainsi, en relation avec la théorie de la détection du signal proposée pour la première fois en 1954 par Tanner & Swets puis appliquée plus tard à la psychophysique (Green & Swets, 1966), trois types de profils individuels émergent : libéral, neutre et conservateur. Dans le profil libéral, les notes hédoniques sont élevées aussi bien en valence positive que négative, c'est-à-dire que les participants évaluent les odeurs comme étant soit très désagréables soit très agréables. À l'inverse, dans le profil conservateur, les notes hédoniques sont faibles, à savoir légèrement agréables ou légèrement désagréables. D'ailleurs, ces précédentes données (profil libéral et conservateur) sont confortées par la présence d'une relation positive entre le score total des notes hédoniques (ST) et l'auto-évaluation de la fonction olfactive. Autrement dit plus les participants évaluent leur fonction olfactive comme étant bonne, plus le score total des notes hédoniques est important. Cela suggère donc que les participants présentant un profil libéral évaluent leur fonction olfactive comme étant meilleure que les participants ayant un profil neutre ou conservateur par exemple. En ce qui concerne le profil neutre, profil d'ailleurs majoritairement retrouvé dans la présente étude, les participants attribuent des notes hédoniques moyennes (i.e., ni trop faibles, ni trop élevées) que ce soit en valence positive ou en valence négative. Cela semble cohérent avec l'échantillon testé puisque les participants sont âgés de 19 à 26 ans et ne présentent aucune pathologie. Or, dans le cas d'évaluation hédonique à la suite de stimulations olfactives, il est par exemple clairement démontré que les personnes âgées donnent des notes hédoniques moins importantes dans le cas d'odeurs désagréables (Vieillard et al., 2020) et agréables (Joussain et al., 2013). Ceci suggère que les personnes âgées présenteraient préférentiellement un profil conservateur. Par ailleurs, le PHO a permis de distinguer des profils d'alliesthésie positive et négative. Dans la présente étude, très peu de participants présentent un tel profil, probablement pour les mêmes raisons que citées précédemment (individus jeunes, absence de pathologies). Cependant, le PHO pourrait être utile dans des populations spécifiques, en particulier chez les personnes souffrant de troubles alimentaires en raison de la spécificité de l'alliesthésie aux signaux alimentaires (e.g., Jiang et al., 2008). Le PHO pourrait également être utile dans le cas de pathologies psychiatriques comme la dépression dans la mesure où cette pathologie est connue pour induire des modifications de perception olfactive (Pause et al., 2001; Brand & Schaal, 2017). En utilisant deux odorants, l'un agréable (vanilline) et l'autre désagréable (acide

butyrique), une étude (Atanasova et al., 2010) montre que les patients dépressifs perçoivent l'odorant désagréable comme étant significativement plus désagréable que les patients sains, ce qui reflète une alliesthésie olfactive négative. Une autre étude (Clepce et al., 2010) montre que dans la dépression, l'alliesthésie olfactive négative semble être liée à la sévérité de la maladie. En revanche, les patients atteints de troubles bipolaires (Cumming et al., 2011) présentent une alliesthésie olfactive positive, c'est-à-dire qu'ils évaluent les odeurs agréables comme étant plus agréables que les individus sains. Cette question se pose également dans le cas d'autres pathologies comme la maladie de Parkinson par exemple, pour laquelle des tests hédoniques utilisant des odorants ont été proposés (Pospichalova et al., 2016). Ainsi, pour éviter l'utilisation d'odorants, le PHO présenté dans la présente étude pourrait être appliqué en routine clinique. D'un point de vue fonctionnel, le PHO pourrait être comparé à des échelles d'anhédonie pour renforcer l'hypothèse selon laquelle l'anhédonie fait référence à un dysfonctionnement cognitif ou émotionnel plutôt qu'à un dysfonctionnement perceptif (Kamath et al., 2013; Atanasova et al., 2018).

En conclusion, de futures études pourront s'intéresser aux profils hédoniques des odeurs en utilisant l'outil développé dans la présente étude dans différentes populations telles que les personnes âgées, les personnalités spécifiques (e.g., introverti vs. extraverti), les états dépressifs ou encore les troubles émotionnels.

II. Étude 2 : Évaluation hédonique des odeurs et seuil de détection olfactif individuel (Axe Stimulus, Annexe 5 Erreur ! Source du renvoi introuvable., publiée dans Scientific Reports)



1. Résumé

Odor hedonic perception (pleasant/unpleasant character) is considered as the first and one of the most prominent dimensions in olfaction and is known to depend on several parameters. Among them, the relation between the odorant concentration and the hedonic estimation has been widely studied. However, few studies have considered odor hedonic ratings (OHR) in relation to individual detection thresholds (IDT). Thus, the aim of this study was to determine olfactory detection thresholds and to describe hedonic rating variations from individual thresholds to higher concentrations. IDT were performed for two pleasant (apple and jasmine) and two unpleasant (durian and trimethylamine) odorant stimuli. The experimenter presented one by one in a randomized order, the different odorant concentrations above IDT. Participants rated odor hedonic valence of these stimuli on a visual analog scale. Results showed, except for trimethylamine, the same relationship between hedonic ratings and stimulus concentration, i.e., an increase of pleasantness (apple and jasmine)/unpleasantness (durian) ratings at low and middle concentrations followed by a plateau at high concentrations. Correlations between OHR and concentrations as well as between OHR and threshold steps were always significant. Moreover, comparisons between both conditions showed that the correlation coefficient was significantly higher for trimethylamine (and a trend for apple) when IDTs were considered, while no difference was found for jasmine and durian. Overall, results suggested that the relationship between OHR and IDT is odor specific. These findings contribute to explain the

large variability of the hedonic tone (i.e., weakly vs. very pleasant, weakly vs. very unpleasant) at specific concentration in the general population and could serve future research in this field (e.g., olfactory preferences in nutrition studies, anhedonia in psychiatric disorders...).

2. Matériel et méthodes

A. Participants

Vingt-six participants volontaires (8 hommes vs. 18 femmes) recrutés au sein de l'Université de Franche-Comté et âgés de 21 à 26 ans ($M_{\text{âge}} = 22.5 \pm 1.65$ ans) ont pris part à l'ensemble de l'étude. Aucun participant n'a déclaré la présence de trouble olfactif au moment de l'étude, ni d'exposition intensive à des composés chimiques et toxiques (dont la cigarette) ou de traitement médical à long-terme (hors contraceptif).

Cette étude est conduite en accord avec la Déclaration de Helsinki-Hong-Kong et le protocole de l'étude est approuvé en amont par le Comité de Protection des Personnes (CPP) de Besançon. De plus, chaque participant donne son consentement écrit avant l'inclusion dans l'étude.

B. Stimuli

Quatre odorants sont sélectionnés sur la base de leur valence hédonique (deux plaisants et deux déplaisants). Les odeurs de pomme (Meilleurduchef[®], France) et de jasmin (Colichef[®], France) sont choisies en tant qu'odeurs plaisantes. Les odeurs de durian²⁰ (Culinaide[®], France) et de la triméthylamine²¹ (triméthylamine solution ~ 45 wt. % in H₂O, SigmaAldrich[®], Allemagne) sont choisies en tant qu'odeurs déplaisantes.

Pour chaque odorant, une gamme de dilution est effectuée en utilisant de l'eau distillée comme solvant. Pour les odeurs de pomme, jasmin et durian, ce sont trente-cinq dilutions qui sont réalisées dans un tube à essai de 5ml en utilisant la méthode de la dilution en cascade avec un volume final de 2ml dans chaque tube. En considérant un facteur de dilution de 0.5, le premier tube (appelé Concentration 1) contient 50.000% v/v de solution mère et le dernier tube, c'est-à-dire le plus dilué et appelé Concentration 35, en contient 2.910×10^{-11} % v/v. La solution mère est nommée Concentration 0 et correspond à l'odorant sans aucune dilution.

Pour la triméthylamine, 40µL de la solution mère sont dilués une première fois dans 3.960ml d'eau distillée. Cette solution nouvellement créée correspond à la Concentration 0. Par la suite, à partir de la Concentration 0, 50 dilutions de la triméthylamine sont préparées avec la même méthode que pour les trois autres odorants. Ainsi, le premier tube (Concentration 1) contient

²⁰ Fruit tropical populaire d'Asie du Sud Est ayant une odeur de décomposition (Ferdenzi et al., 2011)

²¹ Odorant caractérisé par une odeur désagréable de poisson pourri (Luisier et al., 2015)

50.000% v/v de solution issue de la Concentration 0 et le dernier (Concentration 50), 8.882×10^{-16} % v/v. En raison de la méthode de la dilution en cascade utilisée dans l'étude et parce que le seuil de détection est connu pour être particulièrement bas pour la triméthylamine (Leonardos et al., 1969; Devos et al., 1990), 50 dilutions sont nécessaires pour cet odorant.

C. Seuil de détection

La méthode utilisée dans la présente étude repose sur celle du Sniffin'Sticks test développée par Hummel et al., (1997) à l'aide de la « méthode de l'escalier unique » dans un paradigme de choix forcé. La méthode consiste à présenter trois tubes à chaque participant dans un ordre aléatoire : deux tubes contiennent de l'eau distillée et sont par conséquent inodores, tandis que l'autre tube contient l'odorant à une concentration particulière. Le participant a alors pour consigne de désigner à voix haute, le numéro du tube contenant l'odeur. Les concentrations sont présentées par ordre croissant jusqu'à ce que le participant désigne le tube odorant lors de deux essais successifs. Ensuite, les concentrations sont présentées par ordre décroissant jusqu'à ce que le participant donne une réponse fautive (i.e., le tube désigné ne contient pas l'odeur) et ainsi de suite. Les quatre derniers points d'inversion de l'escalier sont retenus pour déterminer le seuil de détection à l'odorant. Ici, la méthode du Sniffin'Sticks test est réalisée à l'aide des gammes de dilutions précédemment réalisées et décrites pour l'ensemble des odorants.

Une fois le seuil de détection déterminé, l'expérimentateur liste l'ensemble des concentrations supérieures à ce seuil. À partir de cette liste, les concentrations supérieures au seuil de détection du participant sont sélectionnées en pas de 3 (seuil, seuil +3, seuil +6...) avant de créer un ordre de présentation aléatoire pour la suite des expérimentations (Figure 36). Il est important de noter que pour cette partie, les participants ont les yeux bandés avant d'éviter les éventuelles identifications visuelles des tubes contenant le stimulus odorant.

La durée de cette partie varie entre 15 et 25 minutes par odeur et par participant

Exemple Monsieur Dupond

1. Détermination du seuil de détection de l'odeur X de M Dupond
2. Seuil de détection pour l'odeur X de M Dupond : **dilution n°15** sur 35. *En-dessous de cette concentration, il ne détecte aucune odeur.*
3. Concentrations supérieures à la **dilution n°15** : 14, 13, 12, 11, 10, 9, 8, 7, 6, 5, 4, 3, 2, 1 et 0 (solution mère).
4. Sélection des concentrations supérieures à la n°15 en pas de 3 : **12, 9, 6, 3 et 0**. *Ce sont les concentrations qui lui seront présentées pour la suite du test.*
5. Création d'un plan de présentation aléatoire pour l'évaluation hédonique : **15, 9, 15, 12, 15, 0, 15, 3, 15, 6, 15**. *Entre chaque concentration supérieure au seuil de M Dupond, l'expérimentateur lui présente la concentration correspondant à son seuil de détection, ici la concentration 15.*

Figure 36 : Exemple d'une session expérimentale.

D. Évaluation hédonique

Le participant s'assoie sur une chaise dans un box individuel face à un écran d'ordinateur. Les évaluations hédoniques sont réalisées à l'aide du logiciel FIZZ Biosystems (Couternon, France), logiciel d'analyses sensorielles permettant le recueil automatisé des données. Pour chaque concentration présentée, l'hédonicité est évaluée à l'aide d'une échelle visuelle analogique graduée de -9 (« extrêmement déplaisante ») à +9 (« extrêmement plaisante »). L'expérimentateur présente une à une dans un ordre aléatoire, les différentes concentrations sélectionnées à la fin de la première partie (i.e., seuil de détection) en incluant la concentration 0. Le nombre de présentation varie logiquement entre les participants selon leur seuil de détection spécifique (Tableau 12).

	Nombre moyen de concentrations présentées moyenne \pm SEM
Pomme	8.46 \pm 0.51
Jasmin	7.69 \pm 0.40
Durian	7.50 \pm 0.47
Triméthylamine	11.21 \pm 0.82

Tableau 12 : Nombre moyen de concentrations présentées.

Chaque concentration est inhalée une seule fois par les participants juste avant de compléter l'échelle d'évaluation hédonique. L'intervalle de temps inter-stimulus correspond au temps requis pour compléter l'échelle soit environ 2 minutes. Au cours du test, les participants ne sont pas informés du nom de l'odeur utilisée ni du fait que les différentes concentrations présentées correspondent en réalité au même odorant.

La durée pour cette partie varie de 10 à 15 minutes par odeur et par participant.

E. Procédure

L'expérience se déroule dans une salle d'analyse sensorielle calme, bien ventilée et équipée de boxes individuels au sein du laboratoire. Une fois arrivé, le participant est invité à prendre connaissance du formulaire de consentement éclairé et à le signer après avoir posé les questions qu'il juge nécessaire à l'expérimentateur. Par la suite, il lui est demandé de remplir un questionnaire afin de recueillir les données personnelles suivantes : âge, sexe, niveau de faim.

Concernant la procédure générale, pour chaque condition odorante, l'expérience est divisée en deux parties distinctes. Une première partie consiste à déterminer le seuil de détection

individuel à l'odorant à l'aide des gammes de dilutions. La seconde partie, quant à elle, est dédiée à l'évaluation hédonique des différentes concentrations de l'odorant. Les participants sont conviés à participer à quatre sessions différentes séparée d'une semaine, session correspondant chacune à une condition expérimentale odorante différente. Il est à noter que l'ordre des différentes sessions est aléatoire entre chaque participant.

En amont des tests, il est demandé aux participants de ne pas consommer de nourriture et/ou de boisson (hormis de l'eau) au minimum 2h avant leur arrivée afin de minimiser les effets des états de faim/satiété sur les tests olfactifs (O'Doherty et al., 2000). Leur niveau de faim est évalué à leur arrivée à l'aide d'une échelle visuelle analogique bornée entre 0 (« pas du tout faim ») et 10 (« très faim ») afin de vérifier que l'état de faim est homogène entre les participants et entre les sessions. La salle expérimentale est aérée pendant 15 minutes entre chaque participant.

F. Traitements statistiques

Les données brutes sont analysées à l'aide du logiciel de statistique Statistica® (version 13). Dans un premier temps, des courbes de régression polynomiale de degré 2 sont réalisées afin d'analyser l'évolution de l'évaluation hédonique pour chaque odeur au-delà du seuil de détection individuel de deux façons : 1) en prenant en considération les niveaux de concentrations sans tenir compte du seuil de détection, et 2) en prenant en compte le seuil de détection et les différentes concentrations supérieures au seuil de détection présentées en pas de 3 (i.e., seuil, seuil +3, seuil +6...). Des corrélations de rang de Spearman sont également réalisées entre l'évaluation hédonique et les concentrations puis entre l'évaluation hédonique et les différents niveaux de seuil. Des transformations Z de Fisher permettent ensuite de comparer statistiquement les coefficients de corrélations obtenus pour chaque odeur dans les deux cas de figure susmentionnés.

Ensuite, des corrélations de rang de Spearman sont effectuées entre les différents seuils de détection obtenus pour chaque condition expérimentale odorante. Des tests de Wilcoxon sont également réalisés pour comparer les évaluations hédoniques au seuil de détection pour les odeurs plaisantes (pomme et jasmin) et les odeurs déplaisantes (durian et triméthylamine).

Enfin, les covariables de cette étude, à savoir le sexe et l'état de faim, sont analysées. Pour cela, des tests de U Mann Whitney, des tests de Wilcoxon ainsi que des corrélations de rang de Spearman sont effectués.

Pour l'ensemble des tests statistiques, les résultats sont considérés significatifs lorsque $p < 0.05$.

3. Résultats

A. Seuil de détection olfactif individuel

Les résultats sont présentés dans la Figure 37.

Pour les odeurs de pomme et de jasmin, les boîtes à moustache indiquent que les seuils de détection varient respectivement entre les concentrations 9 et 33 et entre les concentrations 12 à 33. La majorité des participants (Cf. écart interquartile) présente un seuil de détection olfactif compris entre les concentrations 15 et 30 pour la pomme et entre les concentrations 14 et 22 pour le jasmin.

En ce qui concerne l'odeur de durian, les seuils de détection sont compris entre les concentrations 11 et 32, bien que la plupart des participants présentent un seuil de détection olfactif situé entre les concentrations 12 et 26. Pour la triméthylamine, les seuils de détection apparaissent beaucoup plus dispersés que pour le durian, avec des seuils compris entre la concentration 8 et 46, bien que leur seuil de détection soit principalement compris entre les concentrations 18 et 40 (écart interquartile).

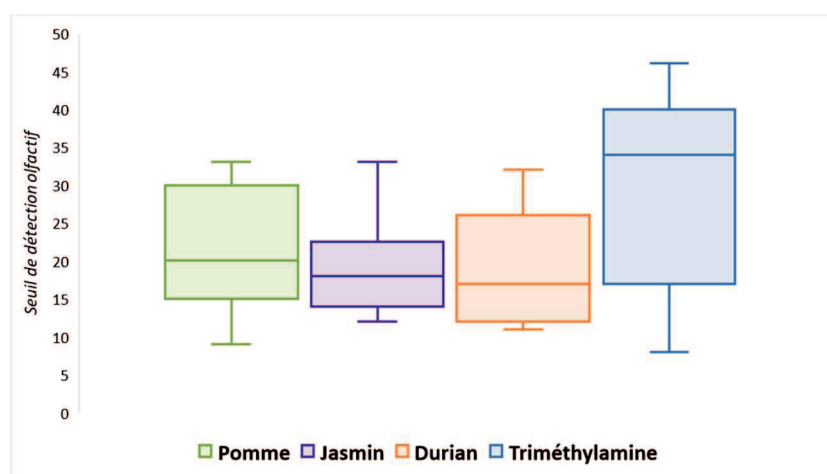


Figure 37 : Boîtes à moustache des seuils de détection pour les odeurs de pomme, jasmin, durian et triméthylamine.

Note : Dans chaque boîte à moustache, la ligne centrale de la boîte correspond à la moyenne du seuil de détection des odeurs, la ligne inférieure de la boîte correspond au premier quartile et la ligne supérieure de la boîte correspond au troisième quartile.

Des corrélations de rang de Spearman sont réalisées entre les seuils de détection obtenus pour les quatre odorants (Tableau 13). Les résultats ne montrent aucune différence significative, sauf entre les seuils de détection des odeurs de pomme et de jasmin pour lesquelles, une corrélation positive apparaît ($\rho = 0.448$, $p < 0.05$). Cela signifie donc que plus les participants présentent

une sensibilité importante pour l'odeur de pomme (i.e., seuil de détection faible), plus ils ont une sensibilité importante pour l'odeur de jasmin.

	ρ de Spearman	p -value
Pomme / Jasmin	0.448	< 0.05
Durian / Triméthylamine	0.207	0.30
Pomme / Durian	0.105	0.60
Pomme / Triméthylamine	-0.233	0.25
Jasmin / Durian	0.354	0.075
Jasmin / Triméthylamine	0.047	0.81

Tableau 13 : Corrélations de rang de Spearman entre les seuils de détection olfactif individuel obtenus pour chaque odeur.

Note : les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

B. Évaluation hédonique au seuil de détection

Les notes hédoniques obtenues au seuil de détection sont similaires pour les odeurs de pomme et de jasmin (Figure 38). En effet, la plupart des participants évaluent ces odeurs à leur seuil de détection comme étant légèrement agréables avec des notes hédoniques variant de 0 à +2. Néanmoins, il est intéressant de noter que certains participants évaluent ces mêmes odeurs comme étant légèrement déplaisantes à leur seuil de détection.

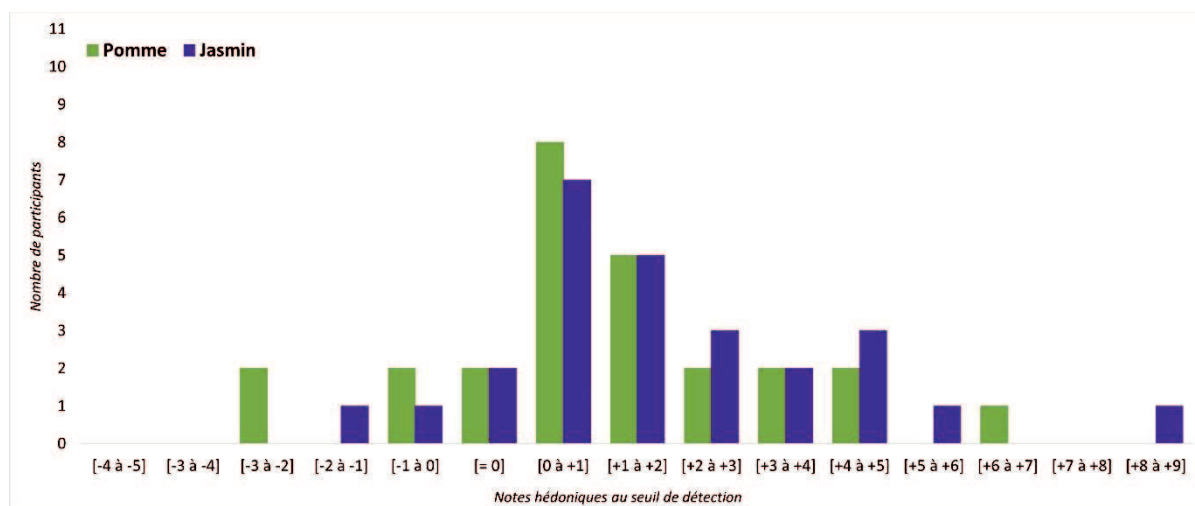


Figure 38 : Scores hédoniques au seuil de détection pour les odeurs agréables : nombre de participants pour chaque fourchette de score.

Note : par exemple [-2 à -1] signifie que le score hédonique de l'odeur est compris entre -2 et -1.

En ce qui concerne les odeurs déplaisantes, à savoir le durian et la triméthylamine, les notes hédoniques apparaissent regroupées autour de 0, variant de -2 à +2 pour le durian et de -1 à +2

pour la triméthylamine (Figure 39). Il est possible également d’observer que, au seuil de détection, la plupart des participants évaluent l’odeur comme étant légèrement agréable.

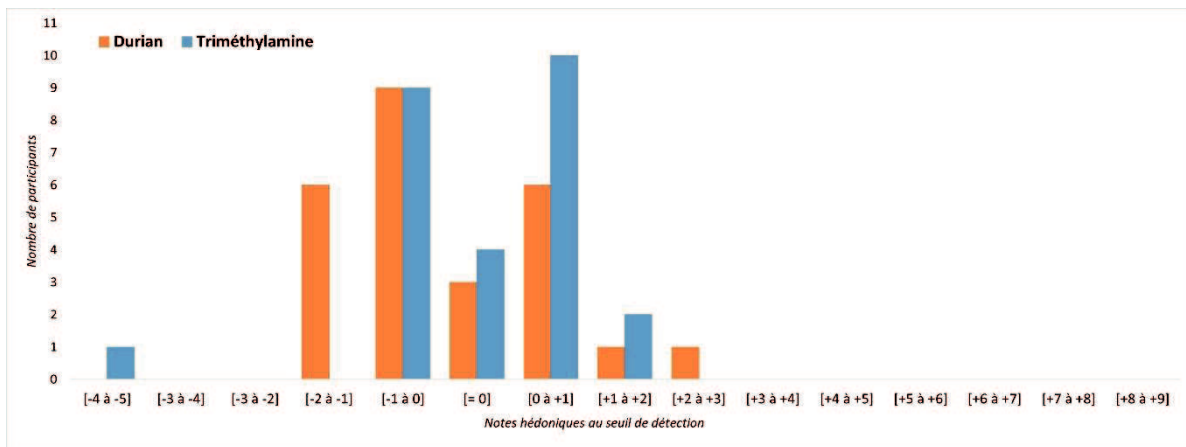


Figure 39 : Scores hédoniques au seuil de détection pour les odeurs désagréables : nombre de participants pour chaque fourchette de score.

Note : par exemple [-2 à -1] signifie que le score hédonique de l’odeur est compris entre -2 et -1.

Des tests de Wilcoxon sont réalisés afin de comparer l’évaluation hédonique des odeurs au seuil de détection entre les deux odeurs plaisantes (i.e., pomme et jasmin) et entre les deux odeurs déplaisantes (i.e., durian et triméthylamine) (Figure 40). Les résultats statistiques obtenus ne montrent aucune différence significative que ce soit entre les odeurs de pomme et de jasmin ($Z = 0.73, p = 0.45$) ou entre les odeurs de durian et de triméthylamine ($Z = 1.01, p = 0.31$).

Des tests de Wilcoxon sont également réalisés afin de comparer les évaluations hédoniques au seuil de détection entre les groupes d’odeurs, c’est-à-dire entre le groupe des odeurs plaisantes (pomme + jasmin) et celui des odeurs déplaisantes (durian + triméthylamine) (Figure 40). Les résultats indiquent une différence significative d’évaluation hédonique entre les deux groupes d’odeurs signifiant que, au seuil de détection, le groupe des odeurs désagréables est évalué comme étant significativement plus désagréable que celui des odeurs plaisantes ($Z = 5.36, p < 0.001$).

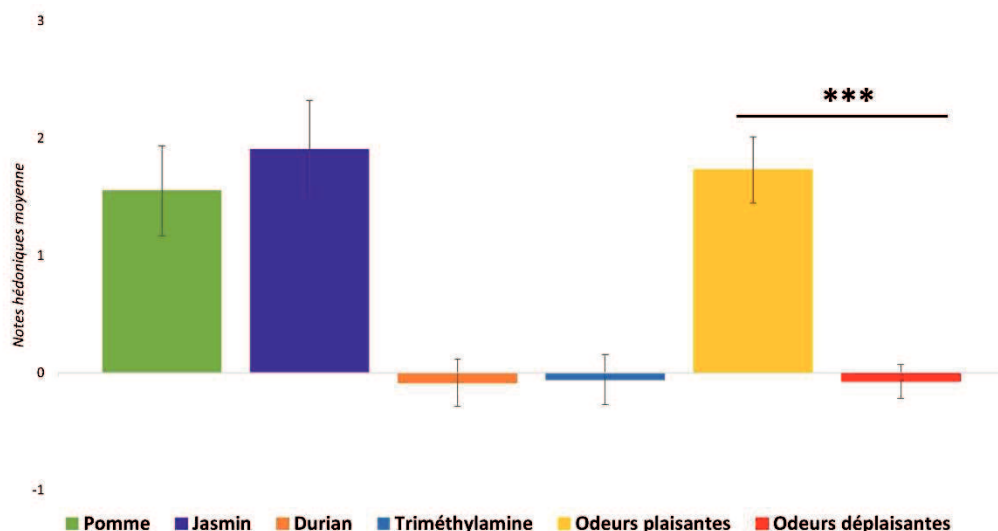


Figure 40 : Moyenne de l'évaluation hédonique au seuil de détection entre les odeurs de pomme et de jasmin, entre la triméthylamine et le durian, et entre les groupes d'odeurs (plaisantes avec pomme + jasmin et, déplaisantes avec durian + triméthylamine).

Indice de significativité : *** $p < 0.001$

Par la suite, des corrélations de rang de Spearman sont réalisées entre l'évaluation hédonique au seuil de détection et chacun des quatre odorants. Une seule corrélation significative est observée et concerne le durian et la triméthylamine ($\rho = 0.427$, $p < 0.05$). Cette corrélation suggère ainsi un lien entre les évaluations hédoniques des odeurs de durian et de triméthylamine au seuil de détection, à savoir que lorsque l'évaluation hédonique au seuil pour le durian augmente, celle de la triméthylamine augmente conjointement (Tableau 14).

	ρ de Spearman	p -value
Pomme / Jasmin	0.119	0.55
Durian / Triméthylamine	0.427	< 0.05
Pomme / Durian	0.359	0.07
Pomme / Triméthylamine	0.08	0.67
Jasmin / Durian	-0.104	0.61
Jasmin / Triméthylamine	0.009	0.96

Tableau 14 : Corrélations de rang de Spearman entre l'évaluation hédonique obtenue au seuil de détection olfactif individuel pour chaque odeur.

Note : les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

C. Évaluation hédonique au-delà du seuil de détection individuel

Analyse en fonction du niveau de concentrations

La Figure 41 représente, sous forme de régression polynomiale, la moyenne des évaluations hédoniques pour chaque odeur en fonction du niveau de concentrations présenté au-delà du seuil de détection olfactif.

Les régressions obtenues pour les odeurs plaisantes, i.e., pomme et jasmin (respectivement, A et B), montrent une régression polynomiale croissante. Ainsi, la moyenne des évaluations hédoniques augmente avec la concentration de l'odeur présentée de neutre (0) à très plaisante (entre +6 et +7). Plus spécifiquement, les notes moyennes hédoniques sont stables des concentrations 33 à 11 pour l'odeur de pomme puis sont suivies d'une augmentation pour les concentrations 12 à 0 (solution pure). Pour le jasmin, la tendance est moins prononcée avec une légère stagnation de la note hédonique des concentrations 33 à 21 puis une augmentation rapide à partir de la concentration 18.

En ce qui concerne les odeurs déplaisantes (C et D, respectivement durian et triméthylamine), les courbes de régression polynomiale sont décroissantes ce qui indique que la note hédonique moyenne attribuée diminue lorsque les concentrations de l'odeur augmentent passant ainsi de 0 (neutre) à -9 (très déplaisante). Tout comme les odeurs de pomme et de jasmin, une stagnation de l'évaluation hédonique des odeurs de durian et de triméthylamine est observée pour les faibles concentrations (de 33 à 21 pour le durian et de 45 à 15 pour la triméthylamine). Ce phénomène est ensuite suivi d'une forte diminution de la note hédonique moyenne jusqu'à la solution pure, suggérant alors que les odeurs sont perçues de plus en plus déplaisantes lorsque la concentration augmente.

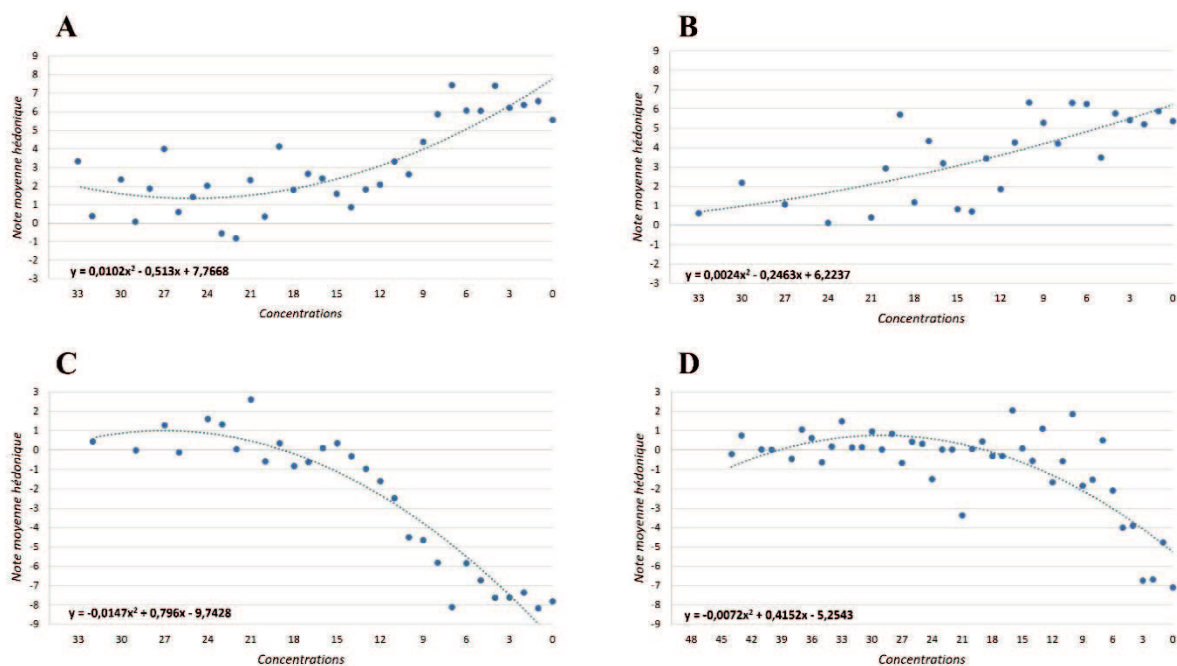


Figure 41 : Évaluations hédoniques au-delà du seuil de détection : moyenne des évaluations hédoniques en fonction des niveaux de concentrations. A : pomme, B : jasmin ; C : durian ; D : triméthylamine.

Note : la ligne bleue représente la courbe de régression polynomiale et chaque équation de droite est donnée en bas à gauche de chaque graphique.

Analyse en fonction du seuil de détection individuel

Pour chacune des odeurs, une courbe de régression polynomiale est réalisée entre la moyenne des évaluations hédoniques obtenues pour les concentrations présentées au-delà du seuil en pas de 3 (Figure 42).

Les courbes de régression polynomiale des odeurs agréables (i.e., A et B, pour pomme et jasmin respectivement) sont graphiquement similaires. En effet, que ce soit pour l'odeur de pomme ou de jasmin, la courbe polynomiale croît de +2 pour le « seuil +3 » à +6 pour le « seuil +30 » signifiant alors que l'évaluation hédonique augmente avec l'augmentation des concentrations présentées au-delà du seuil en pas de 3. En ce qui concerne les odeurs déplaisantes, les courbes de régression polynomiale sont graphiquement différentes. Pour le durian (C), il est observé une diminution de l'évaluation hédonique du « seuil » au « seuil +21 » suivi d'un plateau pour les derniers niveaux (i.e., « seuil +24 » à la « solution pure »), dans ce cas précis il s'agit d'un effet plancher. Pour la triméthylamine (D), les données graphiques montrent la présence d'un plateau du « seuil » au « seuil +33 », suggérant alors une stabilité de l'évaluation hédonique, suivi d'une décroissance rapide à partir du « seuil +36 » jusqu'à la « solution pure ».

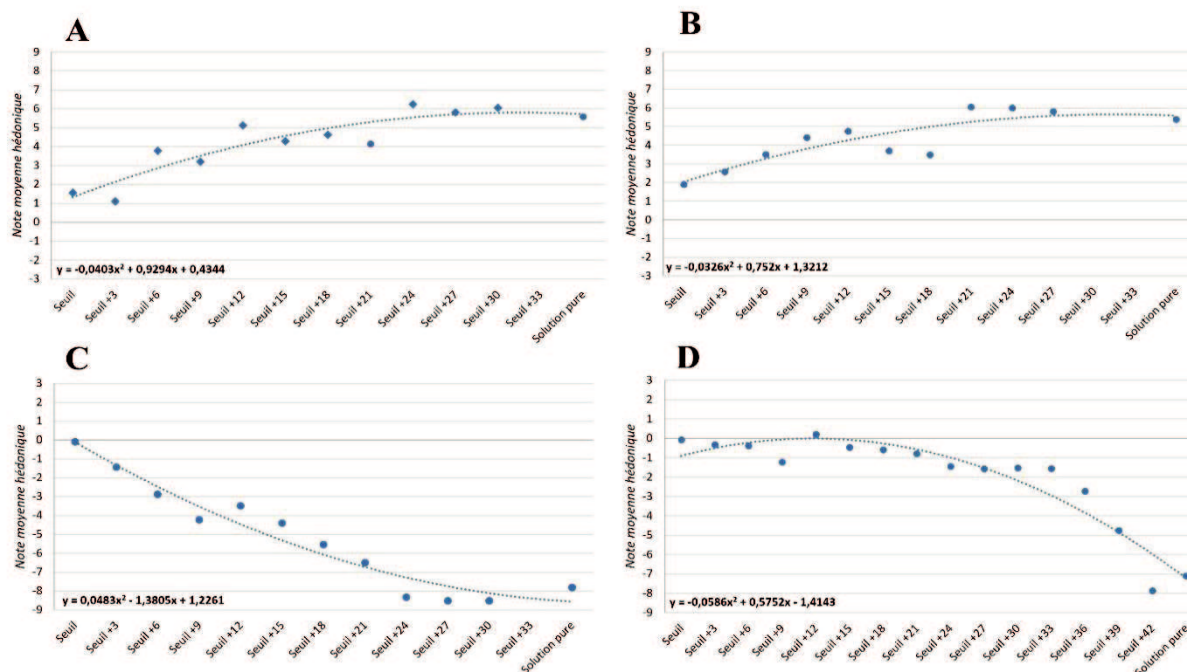


Figure 42 : Évaluations hédoniques au-delà du seuil de détection : moyenne des évaluations hédoniques en fonction du seuil de détection individuel. A : pomme, B : jasmin ; C : durian ; D : triméthylamine.

Note : la ligne bleue représente la courbe de régression polynomiale et chaque équation de droite est donnée en bas à gauche de chaque graphique.

D. Corrélations

Des corrélations de rang de Spearman sont réalisées entre 1) l'évaluation hédonique et les niveaux de concentrations (i.e., analyse indépendante du seuil de détection individuel, soit concentration 1, concentration 2, concentration 3... etc.) et 2) entre l'évaluation hédonique des odeurs et les concentrations présentées au-delà du seuil en pas de 3 (i.e., analyse prenant en compte les seuils de détection individuel soit seuil, seuil +3, seuil +6...etc.). Les coefficients de corrélations et les *p*-values sont présentés dans le tableau ci-dessous.

	Corrélation entre l'évaluation hédonique et les concentrations		Corrélation entre l'évaluation hédonique et les « niveaux » de seuil	
	ρ de Spearman	p -value	ρ de Spearman	p -value
Pomme	-0.702	< 0.001	0.869	< 0.001
Jasmin	-0.718	< 0.001	0.790	< 0.01
Durian	0.903	< 0.001	-0.949	< 0.001
Triméthylamine	0.508	< 0.001	-0.932	< 0.001

Tableau 15 : Corrélations de rang de Spearman entre les évaluations hédoniques et les niveaux de concentrations et entre l'évaluation hédonique et les concentrations présentées au-delà du seuil en pas de 3 pour chaque odeur.

Note : les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

Les résultats obtenus montrent que l'ensemble des corrélations réalisées sont significatives, suggérant ainsi que l'évaluation hédonique, pour chaque odeur, augmente conjointement avec la concentration. Il est important de noter que les valeurs négatives obtenues pour certaines corrélations sont dues au codage inversé des niveaux de concentration (plus petit numéro = concentration plus élevée). Par ailleurs, sans tenir compte de la valeur négative ou positive de la corrélation, les coefficients apparaissent toujours meilleurs pour les corrélations réalisées entre l'évaluation hédonique et les concentrations présentées au-delà du seuil en pas de 3, comparativement à ceux obtenus entre l'évaluation hédonique et les niveaux de concentrations. Afin de comparer statistiquement les coefficients de corrélation obtenus dans chaque analyse de corrélation pour chaque odeur, des transformations Z de Fisher suivies de comparaisons des Z sont réalisées. Les résultats démontrent que, lorsque le seuil de détection individuel est pris en compte, le coefficient de corrélation est significativement plus élevé pour la triméthylamine. De plus, une tendance est également montrée pour l'odeur de pomme, tandis qu'aucune différence n'est retrouvée pour les odeurs de jasmin et de durian (Tableau 16).

	Évaluation hédonique et niveau de concentrations	Évaluation hédonique et concentrations présentées au- delà du seuil en pas de 3	Comparaisons des Z
Pomme	$Z_{\text{Fisher}} = -0.87$	$Z_{\text{Fisher}} = 1.29$	1.55, NS
Jasmin	$Z_{\text{Fisher}} = -0.708$	$Z_{\text{Fisher}} = 1.07$	0.57, NS
Durian	$Z_{\text{Fisher}} = 1.48$	$Z_{\text{Fisher}} = -1.82$	1.13, NS
Triméthylamine	$Z_{\text{Fisher}} = -1.48$	$Z_{\text{Fisher}} = 2.04$	3.77, $p < 0.05$

Tableau 16 : Transformation Z de Fisher de chaque coefficient de corrélation et comparaisons des Z.

Note : les résultats sont considérés significatifs lorsque $p < 0.05$.

E. Effet du sexe et de l'état de faim

Des tests de U-Mann-Whitney sont conduits entre les hommes et les femmes afin de comparer 1) leur seuil de détection, 2) l'évaluation hédonique olfactive au seuil de détection ainsi que 3) l'évaluation hédonique de la solution pure et ce, pour chaque odeur. Les données ne révèlent aucune différence que ce soit pour les seuils de détection (pomme : $U = 39.5$, $p = 0.075$; jasmin : $U = 46.0$, $p = 0.15$; durian : $U = 57.0$, $p = 0.42$; triméthylamine : $U = 62.5$, $p = 0.61$) (Figure 43) ou les évaluations hédoniques au seuil de détection (pomme : $U = 55.0$, $p = 0.35$; jasmin : $U = 57.0$, $p = 0.42$; durian : $U = 64.0$, $p = 0.67$; triméthylamine : $U = 57.5$, $p = 0.43$) et à la solution pure (pomme : $U = 61.0$, $p = 0.55$; jasmin : $U = 62.5$, $p = 0.61$; durian : $U = 44.0$, $p = 0.12$; triméthylamine : $U = 51$, $p = 0.25$) (Figure 44).

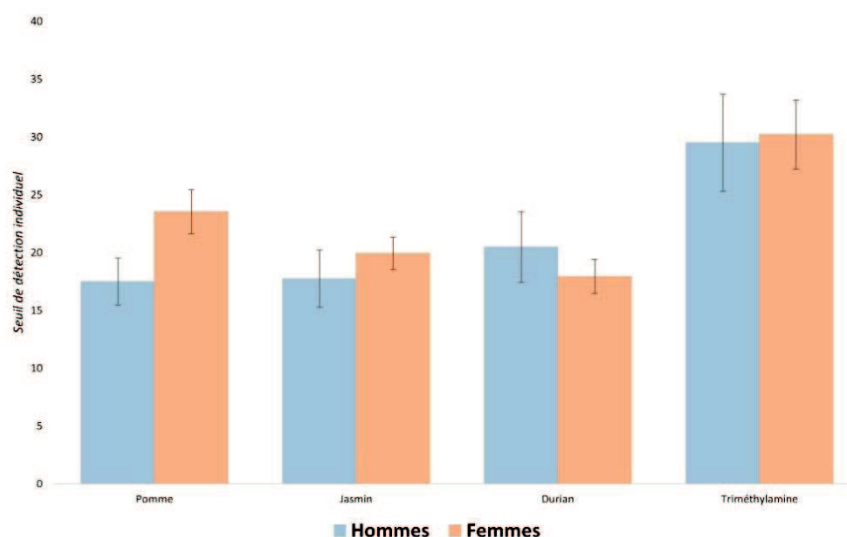


Figure 43 : Différences hommes-femmes : moyenne des seuils de détection olfactifs des quatre odeurs utilisées.

Note : les barres d'erreurs correspondent aux SEM.

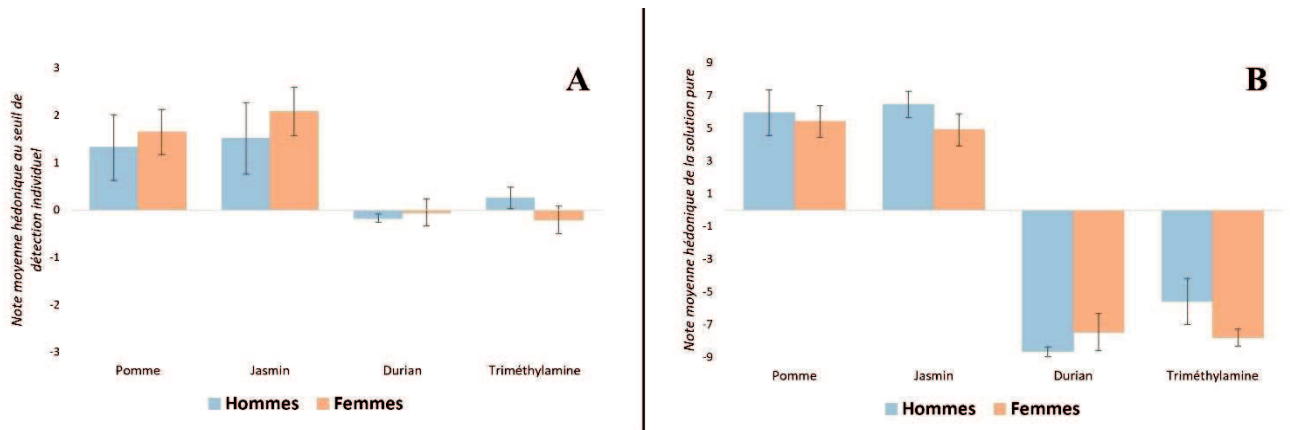


Figure 44 : Différences hommes-femmes : moyenne de l'évaluation hédonique des quatre odeurs au seuil de détection (A) et à la solution pure (B).

Note : les barres d'erreur correspondent aux SEM.

En ce qui concerne l'état de faim, les tests de Wilcoxon effectués témoignent de l'absence de différences significatives entre les différentes sessions de test suggérant alors que l'état de faim des participants est similaire d'une session à l'autre (pomme-jasmin : $Z = 0.08, p = 0.93$; pomme – durian : $Z = 0.44, p = 0.65$; pomme – triméthylamine : $Z = 1.13, p = 0.25$; jasmin – durian : $Z = 0.63, p = 0.52$; jasmin – triméthylamine : $Z = 1.51, p = 0.13$; durian – triméthylamine : $Z = 0.72, p = 0.46$) (Figure 45).

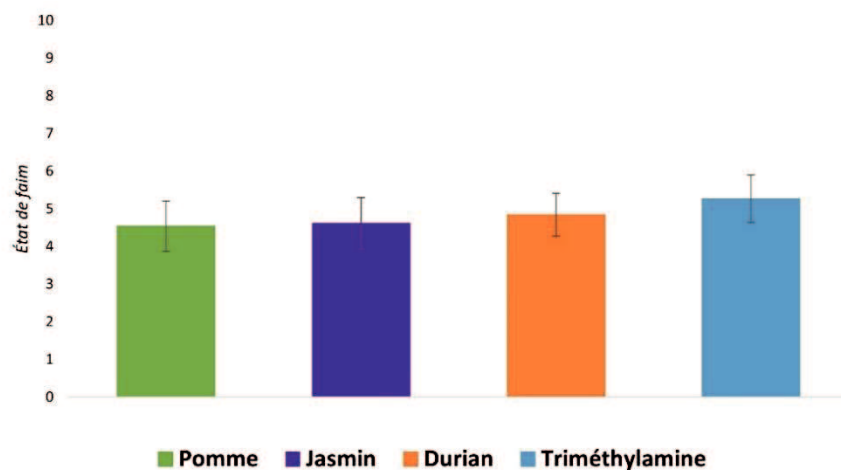


Figure 45 : Moyenne de l'état de faim pour l'ensemble des participants lors des différentes sessions odorantes.

Note : les barres d'erreur correspondent aux SEM.

Par la suite, des corrélations de rang de Spearman sont effectuées entre l'état de faim et 1) le seuil de détection individuel, 2) l'évaluation hédonique au seuil de détection et 3) l'évaluation hédonique à la solution pure, pour chacune des quatre odeurs utilisées. Aucune corrélation significative n'est retrouvée (Tableau 17).

Odeurs	Seuil de détection		Évaluation hédonique au seuil de détection		Évaluation hédonique à la solution pure	
	ρ de Spearman	p -value	ρ de Spearman	p -value	ρ de Spearman	p -value
Pomme	-0.266	0.18	-0.231	0.25	-0.330	0.09
Jasmin	0.007	0.97	0.02	0.90	0.04	0.83
Durian	-0.005	0.97	-0.122	0.55	-0.08	0.67
Triméthylamine	0.180	0.37	0.08	0.68	0.07	0.72

Tableau 17 : Corrélations de rang de Spearman entre le niveau de faim et le seuil de détection, l'évaluation hédonique des odeurs au seuil de détection / à la solution pure pour chaque session d'odeurs.

Note : les résultats significatifs sont considérés lorsque $p < 0.05$.

4. Discussion

L'objectif de cette étude est de déterminer les seuils de détection individuels de deux odeurs plaisantes (pomme et jasmin) et de deux odeurs déplaisantes (durian et triméthylamine), puis d'étudier les variations de l'évaluation hédonique à partir du seuil de détection individuel jusqu'à la solution pure.

Premièrement, les résultats obtenus confirment la grande variabilité interindividuelle retrouvée dans la sensibilité olfactive au sein d'une population du même âge (Oleszkiewicz et al., 2020). Ceci corrobore les données de précédentes études démontrant que le seuil de détection olfactif est extrêmement variable d'un individu à l'autre (Rabin & Cain, 1986; Cain & Gent, 1991). Dans la présente étude, avec un facteur de dilution égal à 0.5, une différence de 30 concentrations entre le participant le plus sensible et le moins sensible aux odeurs est retrouvée, ce qui correspond à un ratio de 10 milliards vol/vol. Par ailleurs, le seuil de détection d'un odorant spécifique n'est que peu prédictif du seuil de détection pour un autre odorant. Il n'existe pas de corrélation entre les seuils de détection des quatre odorants, sauf entre le jasmin et la pomme pour lesquels une corrélation positive est retrouvée. Ainsi, l'utilisation d'un odorant à une concentration spécifique ne semble pas approprié pour l'évaluation hédonique olfactive : certains individus ayant une faible sensibilité olfactive (i.e., seuil de détection élevé) pourrait être dans l'incapacité de percevoir la stimulation olfactive présentée et par conséquent ne pourrait évaluer le caractère agréable/désagréable de manière adéquat. D'ailleurs, l'évaluation hédonique au seuil de détection atteste clairement de ce phénomène puisque, dans la présente étude, les odorants sont perçus systématiquement légèrement plaisants ou légèrement déplaisants lorsque la concentration correspondant au seuil de détection du participant est

présentée. Cela peut être hypothétiquement expliqué par le fait qu'au seuil de détection, la perception du stimulus olfactif est faible et les participants sont incapables de reconnaître l'odeur mais, la présence d'une « trace odorante » (*odor plume*, en anglais) (Murlis et al., 1992; Riffell et al., 2008) pourrait hypothétiquement permettre une estimation du caractère agréable/désagréable de l'odeur perçue.

Pour les évaluations hédoniques en fonction du niveau de concentrations (i.e., indépendamment du seuil de détection), une augmentation du caractère agréable, pour les odeurs de pomme et de jasmin, et du caractère désagréable, pour l'odeur de durian et l'odorant triméthylamine, est observée lorsque la concentration augmente. Effectivement, pour les odorants plaisants, plus la concentration augmente, plus l'odeur est perçue comme agréable. À l'inverse, pour les odorants désagréables, plus la concentration augmente, plus l'odeur est perçue comme désagréable. Il est nécessaire de noter que, pour les concentrations les plus faibles, la valence hédonique des odeurs stagne autour de 0 puis est suivie d'une rapide augmentation lorsque la concentration augmente. Ces résultats corroborent de précédents travaux menés sur le sujet (Doty, 1975a; Moskowitz et al., 1976) montrant que plus la concentration augmente plus l'odeur est perçue comme agréable (pour une odeur plaisante) ou désagréable dans le cas d'une odeur déplaisante. En ce qui concerne les évaluations hédoniques des concentrations présentées au-delà du seuil, les courbes sont orientées différemment pour les odeurs de pomme, de jasmin et de durian : une augmentation rapide du caractère agréable/désagréable apparaît, suivi d'un effet plateau (pour la pomme et le jasmin) ou plancher (pour le durian) pour les plus fortes concentrations. Pour l'odorant triméthylamine, l'évaluation hédonique est stable pour les concentrations les plus faibles (effet plateau) puis diminue (odeur perçue comme désagréable) pour les plus fortes concentrations. Ainsi, uniquement pour cet odorant, l'allure générale de la courbe est similaire que soit considéré les concentrations présentées au-delà du seuil de détection individuel ou le niveau de concentrations. D'ailleurs, la triméthylamine est connue pour activer le système trigéminal ce qui suggère que l'allure générale pourrait être due à une activation du nerf trijumeau. En effet, le système trigéminal véhicule des entrées sensorielles liées notamment à l'irritation et à la douleur (e.g., Cometto-Muñiz & Hernández, 1990). Dans la présente étude, les résultats obtenus avec la triméthylamine, c'est-à-dire un plateau suivi d'une forte augmentation des évaluations du caractère désagréable, sont liés à la loi de puissance de Stevens. Cette dernière représente, par l'intermédiaire d'une courbe, la relation entre l'intensité du stimulus et l'intensité perçue. Il s'avère que dans le cas présent, la courbe de la loi de puissance de Steven est similaire à celle obtenue pour la triméthylamine. En effet, cette loi

énonce que la sensation d'un stimulus est proportionnelle à son intensité, c'est-à-dire qu'elle permet de relier la grandeur physique d'un stimulus (e.g., goût...etc) à la grandeur ressentie correspondante (e.g., salinité...etc) (Stevens, 1969). Il y a presque un siècle, il a également été démontré que pour les fortes stimulations, l'intensité tend vers une valeur maximale et non vers l'infini comme dans le modèle de Stevens (Katz & Talbert, 1930). Au milieu des années 70, il a été mis en évidence par Moskowitz et al., (1976) l'existence d'une relation entre l'augmentation du caractère désagréable et l'augmentation de la concentration en utilisant un autre odorant activant le système trigéminal (le cyclohexanone) : plus la concentration augmente, plus l'intensité augmente et plus le caractère désagréable augmente aussi. Ces résultats corroborent ceux retrouvés dans la présente étude pour l'odorant triméthylamine, à savoir une augmentation du caractère désagréable avec l'augmentation de la concentration. Les futures recherches dans ce domaine devraient donc prendre en compte la composante trigéminal des stimuli odorants, en particulier pour des concentrations élevées.

Les résultats des corrélations de rang de Spearman montrent que le coefficient de corrélation est meilleur lorsque le seuil de détection est pris en compte dans l'évaluation hédonique. En revanche, l'analyse statistique réalisée pour comparer les coefficients de corrélation (dans un cas entre l'évaluation hédonique et le niveau de concentration et dans l'autre, entre l'évaluation hédonique les concentrations présentées au-delà du seuil de détection individuel) indique une seule différence significative : celle de la triméthylamine. Ainsi, pour la triméthylamine, lorsque le seuil de détection individuel est pris en compte, le coefficient de corrélation est meilleur. Une tendance est observée pour l'odeur de pomme alors qu'aucune différence n'est retrouvée pour les odeurs de jasmin et de durian. D'autres études basées sur un plus grand nombre d'odorants sont nécessaires pour mieux comprendre la relation qui s'établit entre l'évaluation hédonique et la sensibilité olfactive, notamment en rapport avec les propriétés des odeurs telles que les propriétés physico-chimiques, l'activation trigéminal ou encore la qualité olfactive (e.g., odeurs alimentaires et non alimentaires...).

Dans le présent travail, l'effet du sexe et du niveau de faim sont étudiés mais aucun résultat significatif n'est rapporté. En effet, aucune différence n'est observée entre les hommes et les femmes pour les seuils de détection de chaque odorant ainsi que pour les évaluations hédoniques au seuil de détection et à la solution pure, sachant que le ratio hommes/femmes est déséquilibré dans l'échantillon. En raison des différences bien établies dans la littérature en ce qui concerne la sensibilité olfactive et la perception hédonique des odeurs entre les hommes et les femmes (Bontempi et al., 2021), l'effet du sexe pourrait être étudié de manière plus

approfondie lors de futurs travaux avec un échantillon plus important et composé d'un nombre homogène d'hommes et de femmes. De même, aucune différence significative du niveau de faim n'est retrouvée entre chaque session d'odeurs et le niveau de faim des participants n'exerce aucune influence sur les seuils de détection de chaque odorant et sur les évaluations hédoniques au seuil de détection et à la solution pure.

Lors de futures études, certains facteurs mériteront d'être pris en considération. Premièrement, trois des quatre stimuli olfactifs présentés (durian, triméthylamine et pomme) correspondent à des odeurs alimentaires. Ainsi, il serait intéressant d'étudier la question de la comestibilité des odeurs puisqu'il s'agit d'une autre dimension pertinente de la perception olfactive qui pourrait avoir un impact sur l'évaluation hédonique des odeurs. De même, la familiarité vis-à-vis des odeurs n'est pas prise en compte et mérite d'être approfondie dans la mesure où, des études antérieures ont rapporté une relation entre les évaluations de la familiarité d'une odeur donnée et les évaluations du caractère agréable (Royet et al., 1999; Sulmont et al., 2002). Par ailleurs, l'effet de l'âge n'est pas étudié ici puisque tous les participants sont des étudiants âgés entre 21 et 26 ans. Néanmoins, comme une relation entre la perception hédonique olfactive et l'âge est bien établie (Joussain et al., 2013; Vieillard et al., 2020), il serait intéressant de prendre en compte ce facteur pour de futurs travaux menés sur l'évaluation hédonique olfactive en relation avec le seuil de détection individuel.

Pris ensemble, les résultats de cette présente étude soutiennent l'idée selon laquelle le seuil de détection olfactif apparaît comme étant un facteur potentiel à prendre en compte lorsqu'il est question de l'évaluation hédonique olfactive. Il est intéressant de noter que lorsque les seuils de détection individuels sont pris en compte, la variation des évaluations hédoniques pour des concentrations supérieures au seuil sont cohérentes entre les participants, ce qui suggère une forte corrélation intrinsèque entre l'intensité de l'odeur et les évaluations hédoniques. Ainsi, il est fort probable que cette relation soit masquée dans la plupart des études en raison d'une flexibilité des scores due à un biais méthodologique. Il serait alors pertinent de considérer ce fait dans de futurs travaux. Par exemple, de nombreuses études se sont intéressées au rôle des propriétés physico-chimiques et des caractéristiques perceptives des odorants, en particulier en ce qui concerne la perception hédonique. De futures recherches pourraient examiner ce lien à la lumière des résultats obtenus dans la présente étude. De même, plusieurs travaux ont étudié les modifications de perception hédonique des odeurs dans le cas de troubles psychiatriques (e.g., dépression, schizophrénie...) et de maladies neurodégénératives (e.g., maladie de Parkinson, maladie d'Alzheimer...). Les comparaisons effectuées avec des populations saines

offrirait sans doute plus de robustesse aux résultats obtenus si la sensibilité olfactive individuelle est également prise en compte. Enfin, dans la mesure où la sensibilité olfactive d'un individu peut varier au cours du temps en fonction de différents paramètres (âge, état physiologique, niveau de faim, pathologies, prise de traitement médicamenteux...), des études longitudinales sont nécessaires afin de mieux comprendre la relation qui s'établit entre évaluation hédonique et seuil de détection individuel.

III. Étude 3 : Évaluation hédonique des odeurs et régime alimentaire : étude comparative entre végétariens, flexitariens et omnivores (Axe Individu « perceveur », Annexe 6, publiée dans Nutritional Neuroscience)



1. Résumé

Objectives: Odor hedonic perception is well known to exhibit great variability and to depend on several parameters, i.e., stimulus, context, and subject characteristics. As hedonic perception (pleasant/unpleasant character) of food odors is considered one of the most prominent dimensions in eating behavior, the question of hedonic variability in this context arises. Thus, the aim of the present study was to compare odor hedonic ratings in three populations with regard to diet (i.e., omnivore, vegetarian, and flexitarian diets).

Methods: Four categories of odors were compared: meat, vegetable, other food, and non-food odors.

Results: The results showed that vegetarian and flexitarian individuals rated meat odors as more unpleasant than omnivores, while no significant difference was found for other categories of odors.

Discussion: The question of whether the diet influences the hedonic perception or/and inversely is discussed, regarding several aspects of food consumption such as eating disorders, food education, ... and could further serve to manage eating behaviors.

Practical applications: This study evidenced that vegetarians and flexitarians specifically rated meat odors as being more unpleasant than those of omnivores. Because of the growing number of vegetarians and flexitarians in the general population, it could be suggested to take into

account the odor hedonic perception (especially regarding food odors) in studies related to diets. Besides, the present results could further serve research in several aspects of food consumption such as eating disorders (anorexia, bulimia ... etc.) or food education as well as the management of eating behaviors, especially in an elderly population.

2. Matériel et méthodes

A. Participants

La taille de l'échantillon requise N est calculée en utilisant un modèle de test ANOVA dans le logiciel Statistica® (version 12). Pour obtenir une puissance de 0.8 avec α de 0.05, la taille de l'échantillon requise N est de 38.

Soixante participantes âgées de 18 à 30 ans ont pris part à cette étude. L'ensemble des participantes sont des étudiantes de l'Université de Franche-Comté. Pour minimiser les effets du sexe (Bontempi et al., 2021) et parce que la majorité des végétariens sont des femmes (Rosenfeld, 2018), seules des femmes sont recrutées dans cette étude. Les participantes sont divisées en trois groupes en fonction de leur régime alimentaire : végétariennes, ($N = 20$, moyenne âge = 22.8 ans, $SD = 3.86$; nombre moyen d'années du régime = 8.25 ans, $SEM = 2,13$), flexitariennes ($N = 20$, moyenne âge = 20.55 ans, $SD = 2.44$; nombre moyen d'années du régime = 5.25 ans, $SEM = 1.52$) et omnivores ($N = 20$, moyenne âge = 20.15 ans, $SD = 2.18$; nombre moyen d'années du régime = 20.15 ans, $SEM = 0.43$). En se basant sur d'autres études (e.g., Giraldo et al., 2019), seules les végétariennes et flexitariennes suivant ce régime depuis au moins une année sont incluses dans cette étude.

Les participantes déclarent n'avoir aucun trouble olfactif au moment de l'étude, i.e., ne pas être atteintes de troubles de la sphère ORL et exposées de manière intensive à des composés chimiques et toxiques (dont la cigarette) ou à un traitement médicamenteux au long-terme (hors contraceptif). De plus, l'ensemble des participantes déclare n'avoir aucune pathologie connue, incluant celles associées aux troubles du comportement alimentaires comme l'anorexie ou la boulimie. Un questionnaire portant sur des données démographiques/personnelles (âge, maladies...) et sur les habitudes alimentaires est rempli par chaque participante au début de l'étude. Ce questionnaire comporte notamment des questions liées au régime alimentaire : « Quel type de régime alimentaire suivez-vous ? », « Depuis combien de temps ? » et « Pour quelles raisons avez-vous choisi de suivre ce régime ? ».

Il n'existe pas de critères faisant consensus pour définir spécifiquement les régimes végétariens, flexitariens et omnivores. Dans la présente étude, les participantes sont considérées comme

étant végétariennes lorsqu'elles ne consomment aucune viande ou poisson, flexitariennes lorsqu'elles consomment rarement de la viande et/ou du poisson (i.e., 1 fois par semaine ou moins), et omnivores lorsqu'elles consomment de la viande et du poisson sans aucune restriction spécifique (i.e., plusieurs fois par semaine à plusieurs fois par jour). La plupart des participantes végétariennes rapportent des raisons éthiques et morales quant à l'adoption de ce régime (30% pour la protection de l'environnement, 30% pour la protection et le bien-être animal, 15% pour la surconsommation de viande, 15% pour le dégoût envers la viande et 10% pour des raisons de santé). Parmi les participantes flexitariennes, des mots clefs similaires sont rapportés avec 30% pour la protection de l'environnement, 30% pour la protection et le bien-être animal, 20% pour le dégoût envers la viande, 15% pour la surconsommation de viande, 10% pour des raisons de santé, 10% pour des raisons éthiques et 10% par simple envie. Chez les omnivores, l'ensemble des participantes rapportent avoir choisi ce régime parce que c'est celui adopté depuis leur naissance.

Cette étude est conduite en accord avec la Déclaration de Helsinki-Hong-Kong et le protocole de l'étude est approuvé par le Comité de Protection des Personnes (CPP) de Besançon. Avant leur inclusion, chaque participante donne son consentement de participation à l'étude par écrit. Un nombre aléatoire à trois chiffres est attribué à chacune au début de l'étude, permettant ainsi de remplacer le nom du participant par ce numéro sur l'ensemble des données fournies et recueillies au cours de la présente étude.

B. Stimuli

Douze odorants sont sélectionnés sur la base de leur qualité olfactive (odeurs alimentaires ou non alimentaires) et leur catégorie (viande, légumes, non alimentaires et alimentaires en dehors de viande et légumes). La liste exacte des odeurs utilisées ainsi que leur provenance sont reportées dans le Tableau 18 ci-après. Pour chaque odeur, 6ml sont placés dans un flacon en verre ambré de 30ml.

Catégorie	Odeurs	Provenance
Viande	Lardons	Meilleurduchef [®] , France
	Bœuf pot au feu	Laboetgato [®] , France
	Veau	Laboetgato [®] , France
Légumes	Fenouil	Meilleurduchef [®] , France
	Céleri	Culinaide [®] , France
	Asperge	Culinaide [®] , France
Autres alimentaires	Chocolat	Meilleurduchef [®] , France
	Café	Meilleurduchef [®] , France
	Roquefort	Meilleurduchef [®] , France
Non alimentaires	Essence	Sans Plomb95
	Colle liquide	Scotch [®] , 30ml
	Fumée	Meilleurduchef [®] , France

Tableau 18 : : Liste des odeurs utilisées.

C. Évaluation sensorielle

Les participantes sont invitées à évaluer différentes caractéristiques sensorielles à partir d'échelles visuelles analogiques au format papier : l'hédonicité sur une échelle allant de -9 (« extrêmement déplaisante » à +9 (« extrêmement plaisante ») en passant par 0 (« neutre ») ; l'intensité et la comestibilité sur une échelle allant de 0 (« pas du tout intense / comestible ») à +9 (« extrêmement intense / tout à fait comestible »). Seules les bornes lexicales des échelles sont visibles. L'expérimentateur présente les douze odeurs une par une dans un ordre aléatoire. Chaque odeur est présentée une seule fois. En accord avec d'autres travaux menés sur l'évaluation hédonique olfactive (Vieillard et al., 2020; Baccarani et al., 2021), l'intervalle de temps entre chaque présentation correspond au temps requis pour compléter les différentes échelles, soit environ deux minutes. Les participantes ne sont pas informées du nom et de la catégorie d'appartenance des odeurs.

D. Procédure

L'expérience se déroule dans une salle d'analyse sensorielle calme et bien ventilée du laboratoire. À leur arrivée, les participantes sont invitées à lire et signer le formulaire de consentement puis à remplir le questionnaire de données démographiques/personnelles et d'habitudes alimentaires. Après avoir donné les consignes verbalement, l'expérimentateur présente les odeurs une à une dans un ordre aléatoire entre chaque participante.

Il est spécifié aux participantes de ne pas consommer de nourriture ou boisson (sauf eau nature) au moins deux heures avant l'expérience afin de minimiser l'effet de satiété/faim sur les évaluations sensorielles olfactives (O'Doherty et al., 2000). L'expérimentateur a obtenu la confirmation verbale que les participantes ont bien respecté les consignes demandées. Toutes les participantes réalisent les tests lors d'une session unique entre 9h30 et 11h30. La durée moyenne d'une session est d'environ 30 minutes.

La salle est aérée pendant 15 minutes entre chaque participante. La présente étude est conduite avec l'application des mesures barrières locales dans la lutte contre la pandémie de Covid-19. Aucune compensation monétaire n'est attribuée aux participantes. Le but réel de l'étude est révélé à chaque participante à la fin de la passation.

E. Traitements statistiques

Les données obtenues à partir de l'évaluation hédonique, de l'intensité et de la comestibilité sont recueillies dans un tableur informatique Excel[®]. Le traitement statistique des résultats est réalisé avec le logiciel Statistica (version 13). Des ANOVAs à deux facteurs sont effectuées pour chaque caractère évalué (i.e., hédonicité, intensité et comestibilité) dans chaque régime avec chaque odeur puis chaque catégorie d'odeurs. Les tests *post-hoc* de *Fischer* sont utilisés. Par la suite, des corrélations de rang de Spearman sont réalisées pour chaque régime et chaque catégorie d'odeurs entre les différentes caractéristiques évaluées. Les résultats sont considérés comme étant significatifs lorsque $p < 0.05$.

3. Résultats

Afin d'analyser si les végétariens, flexitariens et omnivores évaluent l'ensemble des catégories d'odeurs différemment, ou si cela concerne seulement certaines catégories, des ANOVAs sont menées sur l'évaluation hédonique, l'intensité, la familiarité et la comestibilité selon le type de régime (végétariens, flexitariens et omnivores) comme facteur inter-sujet et selon la catégorie d'odeurs (odeur de viande, odeurs de légumes, odeurs autres alimentaires ou odeurs non alimentaires) comme facteur intra-sujets.

Par ailleurs, indépendamment du régime, des ANOVAs à un facteur sont réalisées avec le facteur *Odeur* pour les odeurs d'une même catégorie (e.g., dans la catégorie odeurs de légumes, le facteur *Odeur* correspond aux odeurs de Fenouil, Céleri et Asperge) et ce, pour chacune des catégories d'odeurs.

A. Évaluation du caractère hédonique

L'analyse statistique montre un effet du facteur *Régime* ($F_{(2,118)} = 10.35$; $p < 0.001$) sur l'évaluation hédonique des odeurs. Ainsi, les végétariennes et les flexitariennes évaluent les odeurs de viande comme étant plus désagréables que les omnivores (végétariennes vs. omnivores : $p < 0.001$; flexitariennes vs. omnivores : $p < 0.001$) (Figure 46). Toutefois, aucune différence d'évaluation hédonique olfactive n'est retrouvée entre les flexitariennes et les végétariennes ($p = 0.33$).

Aucun effet du facteur *Régime* n'est observé pour les odeurs de légumes ($F_{(2,118)} = 0.89$; $p = 0.413$), les autres odeurs alimentaires ($F_{(2,118)} = 0.29$; $p = 0.745$) ainsi que pour les odeurs non alimentaires ($F_{(2,118)} = 0.11$; $p = 0.89$).

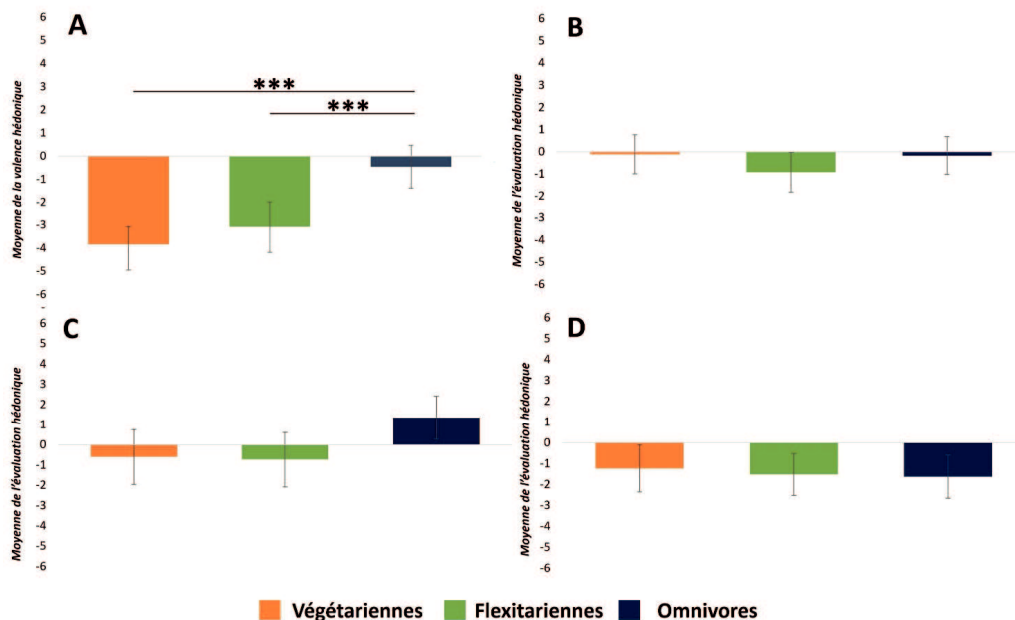


Figure 46 : Moyenne et SEM de l'évaluation hédonique des odeurs de viande (A), des odeurs de légumes (B), des autres odeurs alimentaires (C) et des odeurs non alimentaires (D) en fonction des trois régimes alimentaires.

Indice de significativité : *** $p < 0.001$.

Concernant le facteur *Odeur*, aucun effet n'est retrouvé pour les odeurs de viande ($F_{(2,118)} = 0.03$; $p = 0.969$) ainsi que pour les odeurs non alimentaires ($F_{(2,118)} = 2.21$; $p = 0.11$).

Néanmoins, un effet du facteur *Odeur* est observé pour les odeurs de légumes ($F_{(2,118)} = 10.98$; $p < 0.001$) et les autres odeurs alimentaires ($F_{(2,118)} = 63.01$; $p = 0.001$) (Figure 47). Les tests *post-hoc* de *Fischer* indiquent que, indépendamment du régime, l'odeur de fenouil est perçue comme étant plus agréable que l'odeur de céleri ($p < 0.001$) et l'odeur d'asperge ($p < 0.001$). Des données similaires sont obtenues pour la catégorie des autres odeurs alimentaires avec le

chocolat qui est perçu plus agréable que les odeurs de café ($p < 0.001$) et de roquefort ($p < 0.001$).

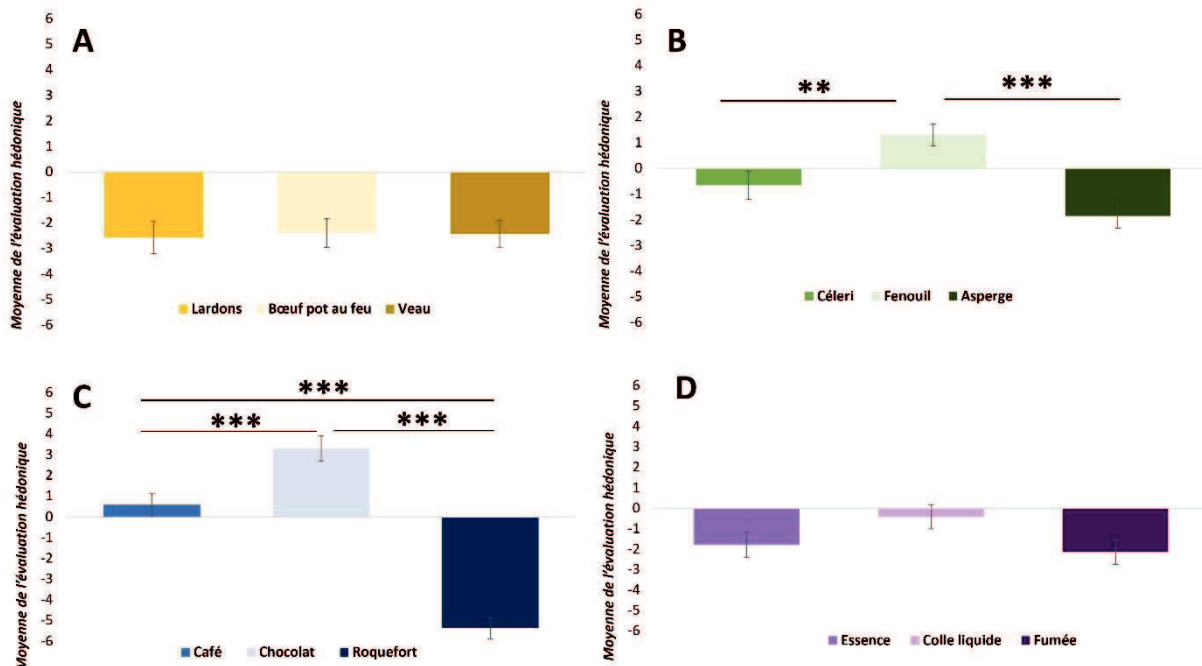


Figure 47 : Moyenne et SEM de l'évaluation hédonique des odeurs de viande (A), des odeurs de légume (B), des autres odeurs alimentaires (C) et des odeurs non alimentaires (D), indépendamment du régime alimentaire.

Indice de significativité : ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Aucune interaction n'est retrouvée entre le régime alimentaire et les odeurs dans chaque catégorie d'odeurs (Tableau 19).

	<i>ddl1, ddl2</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
Odeurs de viande	4, 236	0.32	0.85
Odeurs de légumes	4, 236	0.48	0.74
Autres odeurs alimentaires	4, 236	1.75	0.13
Odeurs non alimentaires	4, 236	1.37	0.24

Tableau 19 : Interaction entre le régime alimentaire et les différentes catégories d'odeurs pour l'évaluation hédonique.

Note : les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

B. Évaluation du caractère intense

L'évaluation de l'intensité des odeurs de viande est influencée par le régime alimentaire des participantes. En effet, l'analyse statistique montre un effet du facteur *Régime* sur l'évaluation de l'intensité des odeurs de viande ($F_{(2,118)} = 4.12$; $p < 0.05$) (Figure 48). Les tests *post-hoc* de *Fischer* indiquent que les odeurs de viande sont perçues comme étant plus intenses par les végétariennes que les omnivores ($p < 0.01$), mais aucune différence significative n'est retrouvée entre les flexitariennes et les omnivores ($p = 0.406$). Une tendance est observée entre les végétariennes et les flexitariennes ($p = 0.051$), ce qui suggère que les flexitariennes ont tendance à évaluer les odeurs de viande moins intenses que les végétariennes.

Aucun effet du facteur *Régime* n'est observé pour les odeurs de légumes ($F_{(2,118)} = 0.44$; $p = 0.44$), les autres odeurs alimentaires ($F_{(2,118)} = 2.86$; $p = 0.059$) et les non alimentaires ($F_{(2,118)} = 2.46$; $p = 0.088$).

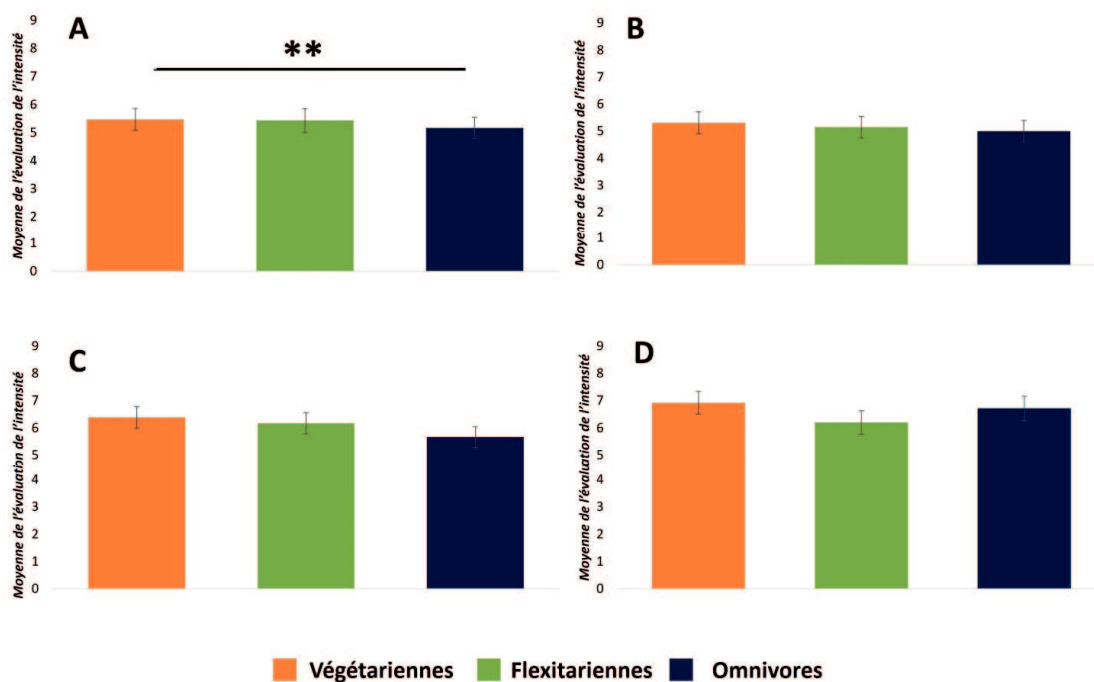


Figure 48 : Moyenne et SEM de l'évaluation de l'intensité des odeurs de viande (A), des odeurs de légume (B), des autres odeurs alimentaires (C) et des odeurs non alimentaires (D), en fonction des trois régimes alimentaires.

Indice de significativité : ** $p < 0.01$.

Les résultats ne montrent pas d'effet du facteur *Odeur* en ce qui concerne les odeurs de viande ($F_{(2,118)} = 2.94$; $p = 0.126$) et les odeurs de légumes ($F_{(2,118)} = 1.94$; $p = 0.149$). En revanche, un effet du facteur *Odeur* est mis en évidence pour les autres odeurs alimentaires ($F_{(2,118)} = 5.86$; $p < 0.01$) ainsi que pour les odeurs non alimentaires ($F_{(2,118)} = 4.53$; $p < 0.05$) (Figure

49). Ainsi, l'odeur de roquefort est évaluée comme étant plus intense que celle du café ($p < 0.01$) et l'odeur d'essence est évaluée comme plus intense que l'odeur de fumée ($p < 0.01$).

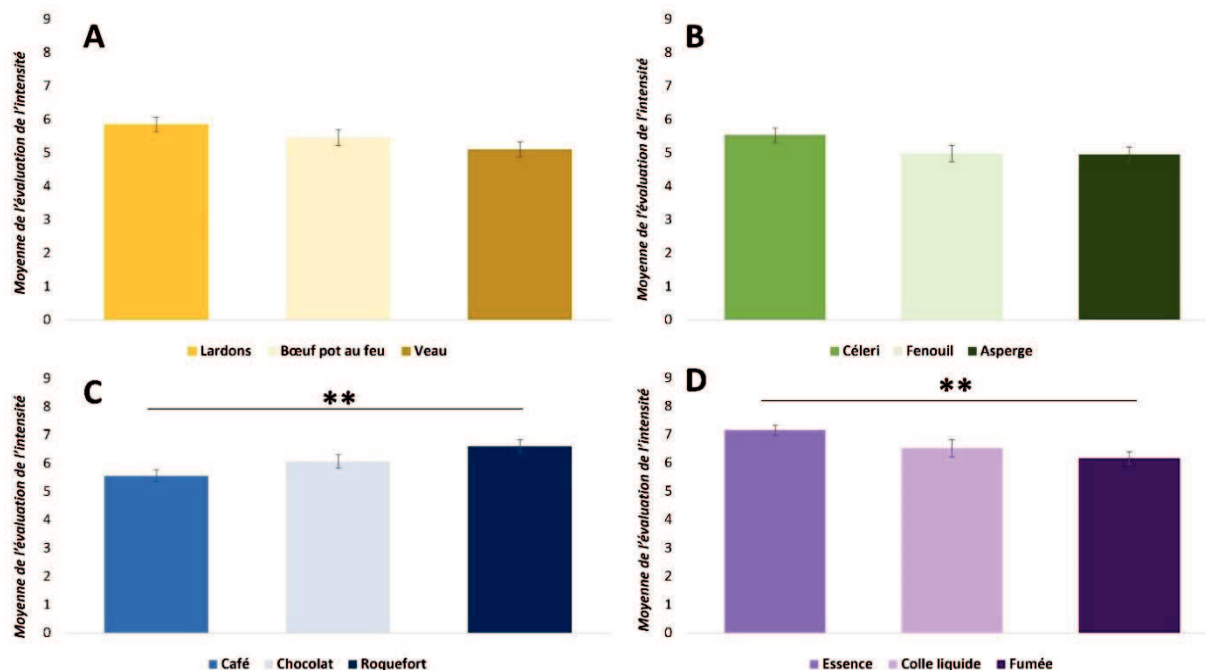


Figure 49 : Moyenne et SEM de l'évaluation de l'intensité des odeurs de viande (A), des odeurs de légume (B), des autres odeurs alimentaires (C) et des odeurs non alimentaires (D), indépendamment du régime alimentaire.

Indice de significativité : ** $p < 0.01$.

Aucune interaction n'est montrée entre le régime alimentaire des participants et les odeurs dans chaque catégorie d'odeurs (Tableau 20).

	<i>ddl1, ddl2</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
Odeurs de viande	4, 236	0.48	0.84
Odeurs de légumes	4, 236	0.75	0.55
Autres odeurs alimentaires	4, 236	1.34	0.25
Odeurs non alimentaires	4, 236	1.49	0.20

Tableau 20 : Interaction entre le régime alimentaire et les différentes catégories d'odeurs pour l'évaluation de l'intensité.

Note : les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

C. Évaluation du caractère comestible

Les analyses statistiques réalisées ne montrent aucun effet du facteur *Régime* sur l'évaluation du caractère comestible des différentes catégories d'odeurs (Figure 50). Cela suggère alors que les végétariennes, les flexitariennes et les omnivores n'évaluent pas différemment la comestibilité que cela soit des odeurs de viande ($F_{(2,118)} = 0.36 ; p = 0.69$), de légumes ($F_{(2,118)} = 0.16 ; p = 0.85$), des autres odeurs alimentaires ($F_{(2,118)} = 0.62 ; p = 0.53$) et des odeurs non alimentaires ($F_{(2,118)} = 0.61 ; p = 0.54$).

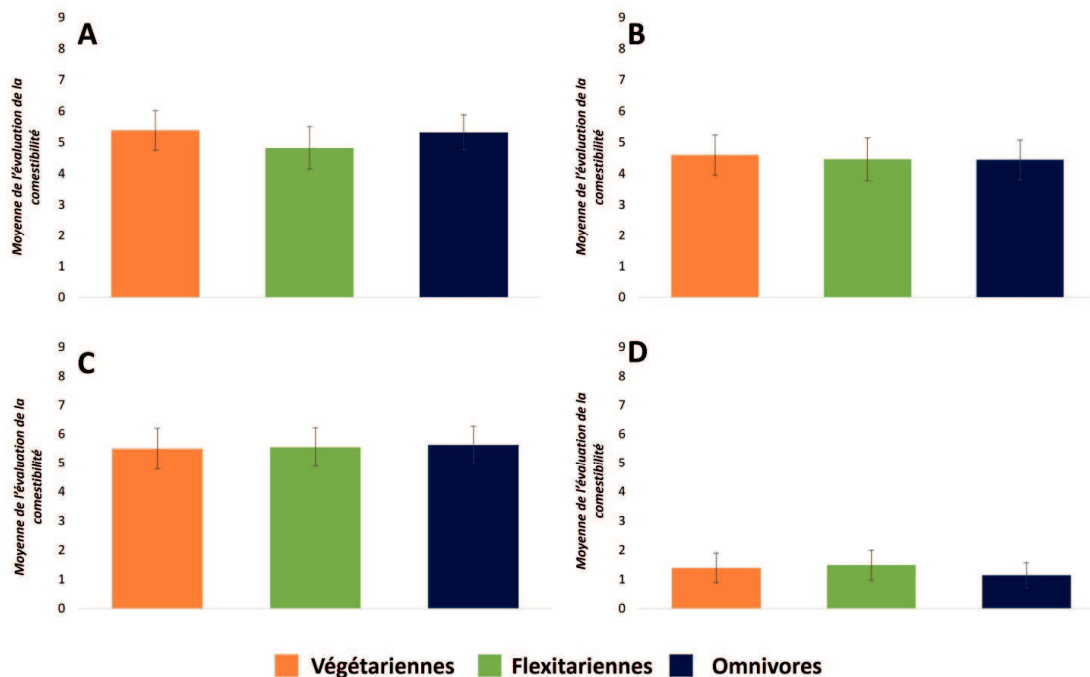


Figure 50 : Moyenne et SEM de l'évaluation de la comestibilité des odeurs de viande (A), des odeurs de légume (B), des autres odeurs alimentaires (C) et des odeurs non alimentaires (D), en fonction des trois régimes alimentaires.

Aucun effet du facteur *Odeur* n'est observé pour les odeurs de viande ($F_{(2,118)} = 0.15, p = 0.85$) et les odeurs de légumes ($F_{(2,118)} = 2.28 ; p = 0.10$). Néanmoins, un effet du facteur *Odeur* est retrouvée pour les autres odeurs alimentaires ($F_{(2,118)} = 44.09 ; p < 0.001$) ainsi que pour les odeurs non alimentaires ($F_{(2,118)} = 16.92 ; p < 0.001$) (Figure 51). Les tests *post-hoc* de *Fischer* montrent alors que, pour la catégorie des autres odeurs alimentaires, l'odeur de roquefort est évaluée comme étant moins comestible que le café ($p < 0.001$) et le chocolat ($p < 0.001$) ; et que, dans la catégorie des odeurs non alimentaires, l'odeur de fumée est évaluée comme plus comestible que les odeurs d'essence ($p < 0.001$) et de colle liquide ($p < 0.001$).

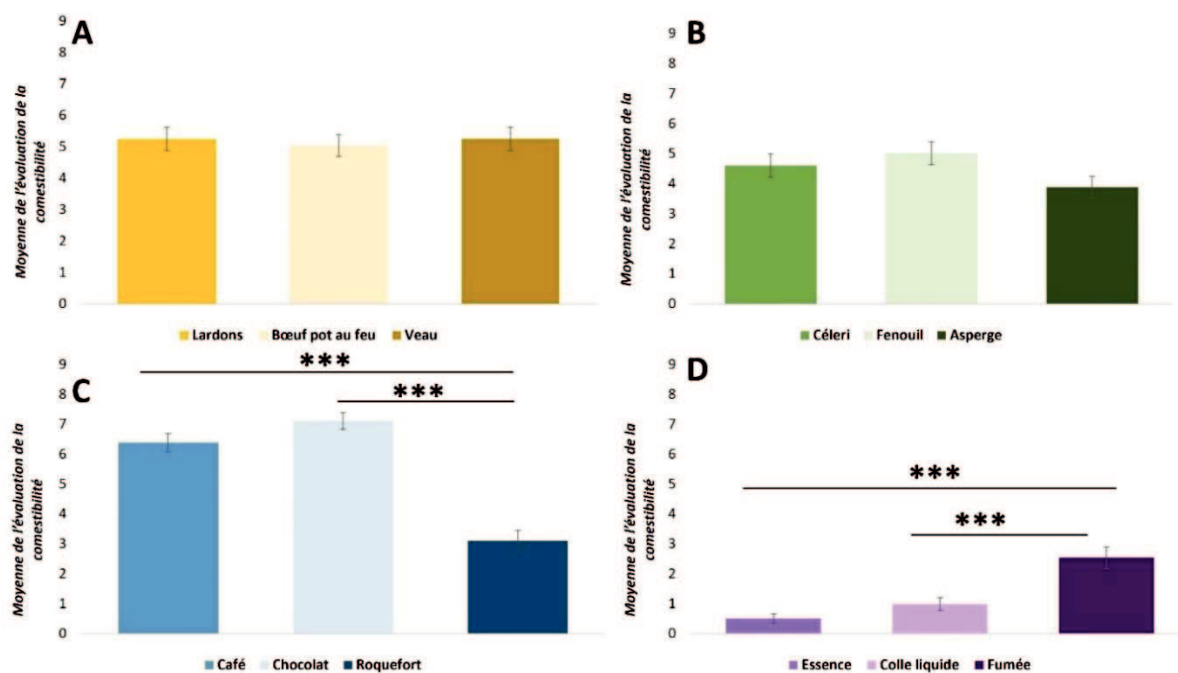


Figure 51 : Moyenne et SEM de l'évaluation de la comestibilité des odeurs de viande (A), des odeurs de légume (B), des autres odeurs alimentaires (C) et des odeurs non alimentaires (D), indépendamment du régime alimentaire.

Indice de significativité : *** $p < 0.001$.

Par ailleurs, les données obtenues montrent qu'il n'y a pas d'interaction entre le régime alimentaire des participantes et les odeurs des différentes catégories (Tableau 21).

	<i>ddl1, ddl2</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
Odeurs de viande	4, 236	0.62	0.64
Odeurs de légumes	4, 236	0.23	0.91
Autres odeurs alimentaires	4, 236	0.75	0.56
Odeurs non alimentaires	4, 236	1.71	0.14

Tableau 21 : Interaction entre le régime alimentaire et les différentes catégories d'odeurs pour l'évaluation de la comestibilité.

Note : les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

D. Corrélations

Les données des corrélations de rang de Spearman obtenues sont présentées dans le Tableau 22.

Pour l'ensemble des régimes alimentaires, aucune corrélation n'est retrouvée entre l'hédonicité et l'intensité (sauf pour les odeurs de viande chez les flexitariennes, $p < 0.01$), entre l'intensité et la comestibilité (sauf pour les odeurs non alimentaires chez les omnivores, $p < 0.001$).

En revanche, plusieurs corrélations sont mises en évidence entre l'hédonicité et la comestibilité pour chaque régime et pour plusieurs catégories d'odeurs. Ainsi, des corrélations positives sont observées pour les catégories d'odeurs de viande et des autres odeurs alimentaires dans chaque régime. Cela suggère alors que l'évaluation hédonique augmente avec l'évaluation de la comestibilité (végétariennes : odeurs de viande, $p < 0.01$ et autres odeurs alimentaires, $p < 0.001$; flexitariennes : odeurs de viande, $p < 0.001$ et autres odeurs alimentaires, $p < 0.001$; omnivores : odeurs de viande, $p < 0.01$ et autres odeurs alimentaires, $p < 0.001$). En d'autres termes, plus les odeurs de viande et les autres odeurs alimentaires sont évaluées plaisantes, plus elles sont évaluées comme étant comestibles et ce, dans les trois régimes alimentaires. Des résultats identiques sont retrouvés chez les végétariennes uniquement pour les odeurs de légumes ($p < 0.01$).

	Hédonicité/Intensité			Hédonicité/Comestibilité			Intensité/Comestibilité		
	Végé	Flexi	Omni	Végé	Flexi	Omni	Végé	Flexi	Omni
	ρ Spearman <i>p</i> -value			ρ Spearman <i>p</i> -value			ρ Spearman <i>p</i> -value		
Viande	-0.214 0.17	-0.404 <0.01	0.116 0.43	0.266 <0.01	0.625 <0.001	0.353 <0.01	-0.183 0.24	-0.212 0.16	0.024 0.86
Légume	-0.111 0.48	-0.05 0.73	0.172 0.24	0.404 <0.01	0.236 0.11	0.161 0.27	-0.014 0.92	0.134 0.37	0.025 0.86
Autres alimentaire	-0.255 0.10	-0.157 0.25	0.121 0.40	0.655 <0.01	0.740 <0.001	0.696 <0.001	-0.130 0.41	0.108 0.47	0.102 0.48
Non alimentaire	-0.050 0.72	0.088 0.56	-0.174 0.23	0.165 0.29	0.080 0.59	-0.125 0.39	-0.211 0.17	-0.089 0.56	-0.527 <0.001

Tableau 22 : Corrélations de rang de Spearman pour Hédonicité / Intensité, Hédonicité / Comestibilité et Intensité / Comestibilité pour chaque régime alimentaire et chaque catégorie d'odeurs (viande, légumes, autres alimentaires et non alimentaires).

Note : Végé : végétariennes ; Flexi : flexitariennes ; Omni : omnivores. Les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

4. Discussion

La présente étude vise à comparer l'évaluation hédonique de différentes catégories d'odeurs à la fois alimentaires et non alimentaires en fonction de trois régimes alimentaires (végétarien, flexitarien et omnivore). Les résultats obtenus mettent en évidence une aversion plus importante envers les odeurs de viande chez les participantes végétariennes et flexitariennes, comparées aux participantes omnivores. En effet, bien que les odeurs de viande soient évaluées déplaisantes dans les trois régimes, les végétariennes et les flexitariennes évaluent les odeurs de viande comme étant plus désagréables que les omnivores, mais aucune différence n'est retrouvée entre les végétariennes et les flexitariennes. Ce résultat est spécifique aux odeurs de viande puisque les évaluations hédoniques des odeurs de légumes, des autres odeurs alimentaires et des odeurs non alimentaires ne montrent pas de différence significative en fonction du régime alimentaire.

Indépendamment du régime alimentaire, des différences d'évaluation hédonique sont observées pour des odeurs d'une même catégorie. C'est le cas pour les catégories d'odeurs de légumes et des autres odeurs alimentaires. Pour la première catégorie, l'odeur de fenouil est évaluée comme étant significativement plus agréable (avec une note hédonique positive) que l'asperge et le céleri. Concernant la deuxième catégorie, l'odeur de chocolat perçue plus agréable que les odeurs de café et de roquefort et, l'odeur du roquefort est perçue plus désagréable que celle du café. Il est important de remarquer que cela n'est pas le cas pour les odeurs de viande puisqu'elles sont toutes évaluées avec une note hédonique négative quel que soit le régime alimentaire. Cela suggère ainsi une homogénéité de l'évaluation hédonique des odeurs de viande comparé aux catégories d'odeurs de légumes et des autres odeurs alimentaires.

Concernant l'évaluation de l'intensité des odeurs, il est démontré que les végétariennes évaluent les odeurs de viande comme étant plus intenses que les omnivores, mais il n'y a pas de différence entre les flexitariennes et les omnivores. De la même façon que pour l'évaluation hédonique, il existe des différences d'intensité entre certaines odeurs d'une même catégorie. Ainsi, indépendamment du régime, l'odeur du roquefort est perçue comme plus intense que celle du café. Un résultat identique est observé avec l'odeur d'essence perçue de manière plus intense que l'odeur de café. Aucune différence n'est retrouvée en ce qui concerne les odeurs de viande suggérant donc une homogénéité de l'évaluation du caractère intense des odeurs de viande, indépendamment du régime alimentaire. Pour l'évaluation du caractère comestible, aucune différence n'est observée entre les trois régimes pour l'ensemble des catégories d'odeurs. Ainsi, le régime alimentaire ne semble pas influencer la comestibilité perçue des

différentes catégories d'odeurs. En revanche, indépendamment du régime, certaines odeurs sont évaluées plus ou moins comestibles pour une même catégorie d'odeurs. C'est le cas par exemple pour la catégorie des autres odeurs alimentaires dans laquelle l'odeur de roquefort est évaluée moins comestible que celle du chocolat et du café. Des données similaires sont également retrouvées dans la catégorie des odeurs non alimentaires au sein de laquelle l'odeur de fumée est perçue comme étant plus comestible que les odeurs d'essence et de colle liquide. Concernant les corrélations obtenues, l'hédonicité et la comestibilité des odeurs de viande et des autres odeurs alimentaires sont corrélées positivement dans chacun des trois régimes. En revanche, aucune corrélation entre l'hédonicité et la comestibilité n'est retrouvée pour la catégorie des odeurs non alimentaires dans chaque régime. De plus, les résultats ne montrent aucune corrélation entre l'hédonicité et l'intensité et entre l'intensité et la comestibilité. Les données obtenues permettent donc de conclure que l'évaluation hédonique des différentes catégories d'odeurs n'est pas liée à l'intensité, ce qui renforce les résultats précédemment obtenus pour l'évaluation hédonique des odeurs de viande. Autrement dit, ce n'est pas parce que les végétariennes perçoivent les odeurs de viande comme étant plus intenses qu'elles les évaluent comme étant déplaisantes. Cependant, les végétariennes et les flexitariennes évaluent les odeurs de viande comme plus désagréables que les omnivores, probablement parce qu'elles les trouvent moins comestibles que les omnivores.

Les résultats de la présente étude corroborent les résultats de précédents travaux menés sur les réponses affectives à des images alimentaires chez des végétariens et des omnivores. En effet, Knight et al., (2020) ont démontré que les femmes végétariennes évaluent les images d'aliments non-végétariens (viande et plat de viande) moins agréables en comparaison avec femmes omnivores. Par ailleurs, Anderson et al., (2019) et Giraldo et al., (2019) montrent que les images de viande et de poisson provoquent une diminution du désir de les consommer ainsi qu'une diminution du caractère hédonique et du caractère éveillant chez les participants végétariens, par rapport aux participants omnivores. Cependant, les auteurs de ces travaux notent l'absence de différence pour des réponses physiologiques (fréquence cardiaque, activité électromyographique, activité électrodermale) et électrophysiologiques (potentiels évoqués) enregistrées à la suite de la présentation d'images de viande entre les végétariens et les omnivores. Ils suggèrent alors que les végétariens perçoivent les odeurs de viande comme désagréables car cela est en accord avec leurs croyances personnelles. Si cela semble cohérent pour les études utilisant la présentation d'images, l'explication est probablement plus complexe dans le cas des odeurs. En effet, dans la présente étude, les participants ont senti les différentes

odeurs sans aucune information sur le nom ou la source, afin d'éviter l'effet « label » sur les évaluations hédoniques olfactives (Ayabe-Kanamura et al., 1997; Herz & Von Clef, 2001; Djordjevic et al., 2008b; Jacquot et al., 2013). Par conséquent, les odeurs perçues par les participantes ne sont pas nécessairement identifiées contrairement aux images. Ceci implique alors le fait que l'aversion plus élevée envers les odeurs de viande chez les végétariennes et les flexitariennes pourrait être liée à des processus inconscients, au-delà de leurs croyances personnelles.

Sur la base des résultats actuels, il serait intéressant de savoir si les végétariennes ont adopté ce régime parce qu'elles n'aimaient pas la viande au départ ou, pour des raisons éthiques et environnementales ce qui les auraient amenées à ne pas aimer la viande par la suite. Certains auteurs suggèrent que les végétariens ont une expérience négative de la viande parce qu'ils sont plus sensibles aux stimuli perçus comme dégoûtants (Fessler et al., 2003). Par ailleurs, MacNair, (1998) montre qu'une grande majorité de végétariens considèrent la viande comme « répugnante ». Il est intéressant de noter qu'Hamilton, (2006) suggère que la viande est un produit alimentaire qui suscite à la fois des préoccupations éthiques et des sentiments de répulsion et que ces derniers (sentiment de répulsion) sont accentués par la forme visuelle de la viande. Ainsi, de futures études pourraient examiner si, dans une population d'individus omnivores pour laquelle la viande est perçue négativement, les personnes plus sensibles au dégoût envisageraient de changer leur régime alimentaire actuel et pour quelles raisons.

La perception hédonique des odeurs est sujette à de nombreuses variations (Rouby et al., 2009). En ce qui concerne la prise alimentaire, l'état de faim/satiété et l'IMC (Indice de Masse Corporelle) sont les principaux facteurs impliqués dans la variabilité de la perception hédonique olfactive (Brondel et al., 2007; Fernandez et al., 2013; Jacobson et al., 2019). D'autre part, il a été démontré que l'état de satiété sensorielle (Sensory-specific satiety en anglais, SSS) est lié à la perception hédonique des aliments (Rolls & Rolls, 1997). L'état de satiété sensorielle fait référence à la réduction du plaisir de consommer un aliment par rapport à un nouvel aliment. Ainsi, Small et al., (2001) montrent que l'ingestion continue de morceaux de chocolat, stimulant à la fois les systèmes olfactif et gustatif, conduit à une diminution de l'évaluation hédonique du chocolat consommé. Il est donc possible de se demander si le SSS est similaire entre les végétariens, les flexitariens et les omnivores. Cette question mérite d'être étudiée afin de déterminer si les légumes induisent un état de satiété sensorielle plus important chez les végétariens et les flexitariens que chez les omnivores, ce qui pourrait alors expliquer l'expérience négative envers la viande dans les régimes végétarien et flexitarien.

Certains facteurs non étudiés ici méritent d'être approfondis. Tout d'abord, l'IMC n'est pas pris en compte. Pourtant, il serait intéressant de comparer les évaluations hédoniques olfactive chez des végétariens/flexitariens/omnivores ayant un faible IMC et chez ceux ayant un IMC élevé dans la mesure où l'IMC est connu pour moduler les réponses hédonique aux odeurs, en particulier pour les odeurs à forte densité énergétique (e.g., chocolat) (Stafford & Whittle, 2015). Par ailleurs, seules les femmes sont considérées ici afin de minimiser l'effet du sexe sur les évaluations hédoniques olfactives (Bontempi et al., 2021). Néanmoins, une étude sur des hommes et des femmes végétariens serait intéressante pour examiner l'impact du sexe sur les évaluations hédoniques aux odeurs de viande. Enfin, un autre régime pourrait également être étudié : le régime végétalien ou végétan. En effet, ce régime est encore plus restrictif que celui des végétariens puisque les personnes suivant ce régime ne consomment aucun produit alimentaire d'origine animale (Melina et al., 2016). Plusieurs études ont examiné l'impact du régime végétalien sur la santé (e.g., Shah et al., 2018; Sakkas et al., 2020; Weikert et al., 2020; Marrone et al., 2021) mais aucune étude n'a encore examiné l'impact de ce régime sur les réponses émotionnelles, en particulier sur la perception hédonique des odeurs.

À la suite de cette étude, de futures recherches sont nécessaires afin d'améliorer la compréhension des réponses hédoniques, en particulier aux odeurs, envers la viande chez les végétariens et les flexitariens, et pour déterminer les raisons de cette aversion spécifique. Par exemple, les études pourront s'intéresser au lien entre microbiote intestinal, régime alimentaire et fonction cérébrale, puisqu'il est suggéré que le régime alimentaire influence le microbiote intestinal et que ce dernier est lié à la fonction cérébrale (Berding et al., 2021). Par exemple, un régime à base de végétaux augmente la richesse et la biodiversité microbienne (Tomova et al., 2019) tandis qu'un régime occidental²² provoque une potentielle extinction des microorganismes bénéfiques en cas de consommation à long terme (Sonnenburg et al., 2016; Vangay et al., 2018). Par ailleurs, le microbiote joue des rôles essentiels dans le développement neurologique normal ainsi que dans le développement de l'axe hypothalamo-hypophyso-surrénalien (HPA) dans des modèles animaux (Sudo et al., 2004; Cowan et al., 2020). Chez l'Homme, une récente étude d'imagerie cérébrale a établi des corrélations entre la composition du microbiote intestinal et les schémas d'activité cérébrale chez des patients atteints de troubles cognitifs légers (Liu et al., 2020b). Par exemple, l'activité cérébrale dans le vermis du cervelet est négative corrélée avec l'abondance des bactéries de genre *Bactéroïdes*. De même, l'activité

²²Le régime occidental correspond à la surconsommation d'aliments hautement palatables riches en sucres et en graisses (Gautier et al., 2022).

retrouvée dans le noyau lenticulaire gauche et le pallidum est corrélée négativement avec l'abondance du genre *Ruminococcus*.

D'autres études pourront également porter sur le traitement neuronal dans la mesure où il est démontré que les odeurs alimentaires sont responsables d'activation cérébrale au sein des circuits de la récompense (Sorokowska et al., 2017; Midroit et al., 2021a).

IV. Étude 4 : Évaluation hédonique des odeurs et induction émotionnelle (Axe Individu « perceveur », en cours de rédaction pour soumission)

1. Résumé

La perception hédonique des odeurs présente une grande variabilité et dépend de plusieurs paramètres, à savoir le stimulus, le contexte et les caractéristiques individuelles. Parmi ces dernières, l'état émotionnel est connu pour jouer un rôle important dans la perception olfactive. Les études sont généralement basées sur l'induction émotionnelle réalisée à l'aide de stimuli visuels ou auditifs mais, peu de recherches ont tenté d'induire différents états émotionnels à l'aide de stimuli moins conventionnels, comme des lots de nourriture. Ainsi, l'objectif de cette étude est de déterminer si l'état émotionnel du participant (état positif, négatif) influence les évaluations hédoniques olfactives subséquentes. Pour cela, les participantes sont réparties dans trois conditions expérimentales : une condition Gagnant (induction émotionnelle positive), une condition Perdant (induction émotionnelle négative) et une condition Témoin (aucune induction). L'induction émotionnelle est réalisée grâce à un tirage au sort aboutissant au gain ou à la perte d'un panier garni de nourriture. Les résultats montrent que l'évaluation hédonique n'est pas modifiée en fonction de la condition expérimentale (conditions Gagnant, Perdant ou Témoin). En revanche, les participantes ayant remporté le lot évaluent les odeurs comme étant plus intenses que les participantes de la condition Perdant et Témoin. Ainsi, ces travaux mettent en évidence que les évaluations sensorielles des odeurs (ici intensité) peuvent être affectées par l'induction d'un état émotionnel positif et négatif, et confirment que d'autres stimuli d'induction émotionnelle peuvent être utilisés, en dehors de stimuli visuels (images) ou auditifs (musique), tels que le gain ou la perte d'un panier garni de nourriture. De futures travaux pourront chercher à déterminer la composition exacte du stimulus « gain/perte » à employer (e.g., nourriture plus appétente, objets high-tech.... etc.) afin de mettre davantage en évidence la relation qui s'établit entre perception hédonique des odeurs et induction émotionnelle.

2. Mise en contexte

Chez l'Homme, la perception hédonique des odeurs est la première réponse apportée après toute stimulation olfactive (Yeshurun & Sobel, 2010). Il est démontré depuis plusieurs décennies que l'hédonicité olfactive présente une grande variabilité et dépend de nombreux facteurs. Certains facteurs sont liés au stimulus olfactif, tels que la concentration/intensité (Doty, 1975a; Moskowitz et al., 1976), la familiarité et les propriétés stimulantes/apaisantes (Baccarani et al.,

2021), la structure de l'odorant (Khan et al., 2007; Keller et al., 2017) ou la complexité moléculaire (Kermen et al., 2011). D'autres facteurs sont davantage liés au contexte comme la fréquence d'exposition (Ferdenzi et al., 2014), la voie de stimulation (Frasnelli et al., 2008; Bontempi et al., 2023) ou l'influence de descripteurs verbaux (Ayabe-Kanamura et al., 1997). La perception hédonique olfactive dépend également des caractéristiques individuelles telles que l'âge (Joussain et al., 2013; Vieillard et al., 2020), le sexe (Bontempi et al., 2021), l'état de satiété (Albrecht et al., 2009) et le régime alimentaire (Bontempi et al., 2022a), la sensibilité olfactive (Bontempi et al., 2022b) ou encore la présence de certaines pathologies comme la dépression (Atanasova et al., 2010), la schizophrénie (Urban-Kowalczyk et al., 2018) ou la maladie de Parkinson (Mrochen et al., 2016). Par ailleurs, il est démontré que l'état émotionnel est impliqué dans la variabilité des évaluations hédoniques olfactives (e.g., Herz et al., 2004; Pollatos et al., 2007), c'est-à-dire une augmentation du caractère agréable de l'odeur après une induction émotionnelle positive par exemple.

Pour induire différents états émotionnels, les études se basent sur le phénomène d'induction émotionnelle. Dans ce domaine, les stimuli utilisés sont généralement visuels (e.g., Pollatos et al., 2007), olfactifs (e.g., Seubert et al., 2009) ou encore auditifs comme la musique par exemple (e.g., Ribeiro et al., 2019). De même, il est montré que la réalité virtuelle (e.g., Kern et al., 2020) et la projection de films (e.g., Maffei & Angrilli, 2019), stimuli mêlant à la fois les modalités visuelle et auditive, peuvent être utilisées pour induire des états émotionnels chez l'Homme.

Dans le domaine de l'olfaction, des études utilisant également des stimuli visuels et auditifs comme inducteurs émotionnels montrent des modifications de perception hédonique en fonction de l'état émotionnel induit chez le participant. Par exemple, l'odorant n-butanol est évalué comme étant désagréable après la présentation d'une image à valence négative (issue de la base de données « International Affective Pictures System », IAPS), tandis que le même odorant est évalué comme agréable après la présentation d'une image à valence positive (issue de la base de données IAPS) (Pollatos et al., 2007). Des résultats similaires sont également obtenus avec l'odeur agréable de jasmin : les participants sont exposés durant une courte période (300ms) à l'odeur avant de voir apparaître sur un écran un visage heureux (induction émotionnelle positive) ou triste (induction émotionnelle négative). Subséquemment, l'odeur de jasmin est évaluée comme plus agréable après la présentation d'un visage heureux (Cook et al., 2017). De plus, il est aussi démontré que l'induction d'un état d'anxiété à l'aide de stimuli visuels issus de la base de données IAPS - telles que des images représentant un scène d'émeute

(image 2683) ou un enfant avec un revolver pointé en direction de celui qui regarde l'image (image 2811) - entraîne une modification de la perception hédonique. Ainsi, une odeur neutre avant induction, comme l'anisole ou l'eugénol par exemple, devient désagréable par la suite (Krusemark et al., 2013). D'autres travaux ont également montré que les odeurs sont évaluées comme étant plus agréables après une expérience à valence émotionnelle positive (gain virtuel d'argent ou visionnage de séquences de films drôles) qu'avant (Herz et al., 2004). À l'inverse, ces mêmes auteurs montrent que les odeurs sont évaluées comme plus désagréables après une expérience à valence émotionnelle négative (perte virtuelle d'argent). Ainsi, cette étude met en avant que les odeurs sont évaluées comme étant moins agréables lorsqu'elles sont associées à des expériences de valence émotionnelle négatives et plus agréables lorsqu'elles sont associées à des expériences de valence émotionnelle positives.

Bien que plusieurs études aient étudié l'influence de l'état émotionnel sur la perception olfactive, aucune étude en revanche n'a utilisé la perspective d'un gain ou d'une perte réelle d'un lot de produits de la vie quotidienne comme mécanisme d'induction émotionnelle positif ou négatif, respectivement. Dans la présente étude, il s'agit d'un tirage au sort permettant de remporter ou non un lot sous forme de panier garni. L'originalité réside ici dans le fait que le lot gagné est réellement emporté par le participant à l'issue de la passation. Ainsi, l'objectif de la présente étude vise à comparer, à la suite d'une induction émotionnelle réalisée sur la base effective du gain ou de la perte d'un panier garni alimentaire, la perception olfactive en termes d'évaluation d'intensité, de familiarité et d'hédonicité, par rapport à une condition contrôle sans induction émotionnelle. Comparée aux études basées sur d'autres types d'induction émotionnelle, l'hypothèse émise ici est que la condition de gain, visant à induire un état émotionnel positif, pourrait induire une modification des paramètres de perception olfactive retenus ici, en particulier une augmentation de l'évaluation hédonique des odeurs présentées. À l'inverse, la condition de perte, visant donc à induire un état émotionnel négatif, pourrait induire une diminution de l'évaluation hédonique olfactive.

3. Matériel et méthodes

A. Participants

La taille de l'échantillon requise N est calculée en utilisant un modèle de test ANOVA dans le logiciel Statistica® (version 12). Pour obtenir une puissance de 0.8 avec α de 0.05, la taille de l'échantillon requise N est de 15.

Quarante-cinq participantes sont recrutées au sein de l'université de Franche-Comté pour participer à cette étude. Afin de minimiser l'effet du sexe sur les données obtenues (Bontempi et al., 2021), seules des femmes sont incluses dans l'étude. Les participantes sont âgées de 18 à 26 ans ($M_{\text{âge}} = 21.4 \pm 1.68$ ans), et sont divisées en trois groupes selon la condition expérimentale : condition Gagnant, ($N = 15$, moyenne âge = 21.4 ans, $SD = 1.3$), condition Perdant ($N = 15$, moyenne âge = 21.7 ans, $SD = 1.9$) et condition Témoin ($N = 14$, moyenne âge = 21.1 ans, $SD = 1.8$).

Les participantes déclarent n'avoir aucun trouble olfactif au moment de l'étude, i.e., aucune d'entre elles n'est atteinte de troubles de la sphère ORL et exposée de manière intensive à des composés chimiques et toxiques (dont la cigarette) ou à un traitement médicamenteux de long-terme (hors contraceptif). Les participantes sont invitées à indiquer à l'aide d'un questionnaire de données démographiques/personnelles leur âge, leur sexe et la présence de pathologies éventuelles (pathologies de la sphère ORL, pathologies neurologiques et psychiatrique, troubles du comportement alimentaire).

Cette étude est conduite en accord avec la Déclaration de Helsinki-Hong-Kong et le protocole de l'étude est approuvé en amont par le Comité de Protection des Personnes (CPP) de Besançon. De plus, chaque participante donne son consentement écrit avant l'inclusion dans l'étude.

B. Stimuli

Quinze odorants sont sélectionnés sur la base de leur qualité olfactive (odeurs alimentaires ou non alimentaires). L'ensemble des odorants utilisés est issu du Loto des Odeurs (Sentosphère®, France). Ainsi, chaque odeur est présentée sous sa forme de présentation originelle, à savoir une capsule en plastique sur laquelle figure des rainures recouvertes par un capuchon en plastique. Le Tableau 23 ci-après présente les odorants utilisés dans la présente étude ainsi que leur qualité olfactive.

<i>Alimentaires</i>	<i>Non alimentaires</i>
Menthe	Rose
Vanille	Savon
Champignon	Pin
Noisette	Mer
Pomme	Lavande
Fenouil	Herbe
Noix de coco	Feu de bois
Citron	

Tableau 23 : Liste des odeurs utilisées.

C. Induction émotionnelle

Afin d'induire des réponses émotionnelles positives et négatives chez les participantes, différentes conditions expérimentales sont mises en place. Chacune repose sur un tirage au sort pour remporter un panier garni composé principalement de nourriture (Figure 52). Afin de contrôler le nombre de participantes dans chaque condition, un plan de gain aléatoire est effectué en amont de l'expérience et permet ainsi de répartir de manière aléatoire les participantes dans les différentes conditions.



Figure 52 : Panier garni utilisé lors des tirages au sort.

Avant l'arrivée de la participante, l'expérimentateur place deux morceaux de papiers dans une enveloppe sur lesquels sont inscrits soit le mot « GAGNÉ » soit le mot « PERDU ». Lors de son arrivée, l'expérimentateur explique aux participantes que pour remercier les volontaires de

leur participation à l'étude, chacune participe à un tirage au sort afin de remporter un panier garni, panier qui leur est alors présenté. Par la suite, l'expérimentateur explique que l'enveloppe contient deux morceaux papiers : un sur lequel figure le mot « GAGNÉ » et un sur lequel figure le mot « PERDU ». Par conséquent, chacune des participantes pense avoir une chance sur deux de remporter le lot présenté.

La première condition est celle dit « Gagnant » au cours de laquelle la participante remporte le panier garni. La seconde condition est celle dite « Perdant » au cours de laquelle le lot n'est pas remporté. Une dernière condition, appelée « Témoin » correspond à une condition contrôle dans laquelle aucun tirage au sort n'est proposé aux participantes en amont de l'évaluation sensorielle.

D. Évaluation sensorielle

Les participantes sont invitées à évaluer différentes caractéristiques sensorielles à partir d'échelles visuelles analogiques au format papier : l'hédonicité sur une échelle allant de -9 (« extrêmement déplaisante ») à +9 (« extrêmement plaisante ») en passant par 0 (« neutre ») ; l'intensité et la familiarité allant de 0 (« pas du tout intense / familière ») à +9 (« extrêmement intense / extrêmement familière »). Seules les bornes lexicales des échelles sont visibles. L'expérimentateur présente les quinze odeurs une par une dans un ordre aléatoire. Chaque odeur est présentée une seule fois. En accord avec d'autres travaux menés sur l'évaluation hédonique olfactive (Vieillard et al., 2020; Baccarani et al., 2021), l'intervalle de temps entre chaque présentation correspond au temps requis pour compléter les différentes échelles, soit environ deux minutes. Les participantes ne sont pas informées du nom, de la qualité olfactive ni de la catégorie d'appartenance des odeurs perçues.

E. Procédure

L'expérience se déroule dans une salle d'analyse sensorielle calme et bien ventilée du laboratoire. Une fois arrivées, les participantes sont priées de lire et signer le formulaire de consentement puis à remplir le questionnaire de données démographiques/personnelles. Par la suite, les participantes incluses dans la condition « Gagnant » et « Perdant » sont invitées à participer au tirage au sort. Dans le cas de la condition « Témoin » cette partie n'est pas réalisée. Après avoir donné les consignes verbalement, l'expérimentateur présente les odeurs une à une dans un ordre randomisé entre chaque participante.

Il est demandé aux participantes de ne pas consommer de nourriture ou boisson (sauf eau nature) au moins deux heures avant l'expérience afin de minimiser l'effet de satiété/faim sur les

évaluations sensorielles olfactives (O'Doherty et al., 2000). L'expérimentateur obtient la confirmation verbale que les participantes ont bien respecté les consignes demandées en amont de l'étude.

Toutes les participantes réalisent les tests lors d'une session unique entre 9h30 et 11h30 ou entre 15h et 17h. La durée moyenne d'une session est d'environ 30 minutes. La salle est aérée pendant 15 minutes entre chaque participante. Le but réel de l'étude est révélé à chaque participante après leur collaboration.

F. Traitements statistiques

Les données obtenues à partir de l'évaluation hédonique, de l'intensité et de la familiarité sont recueillies dans un tableur informatique Excel®. L'analyse statistique des résultats est réalisée avec le logiciel Statistica® (version 13). Des ANOVAs à deux facteurs sont menées sur l'évaluation hédonique, l'intensité et la familiarité avec le facteur *Condition expérimentale* (Gagnant, Perdant ou Témoin) comme facteur inter-sujet et avec le facteur *Odeur* comme facteur intra-sujets. Des tests *post-hoc* de *Scheffé* sont réalisés lorsque l'ANOVA est significative. De plus, des corrélations de rang de Spearman sont réalisées pour chaque condition entre les différentes caractéristiques évaluées, à savoir hédonicité, intensité et familiarité. Les résultats sont considérés comme étant significatifs lorsque $p < 0.05$.

4. Résultats

A. Évaluations sensorielles

Les résultats obtenus à partir des évaluations hédoniques ne montrent aucun effet du facteur *Condition* ($F_{(2, 88)} = 1.22 ; p = 0.29$). En revanche, un effet du facteur *Odeur* est retrouvé ($F_{(14, 616)} = 28.30 ; p < 0.001$) signifiant que le caractère agréable/désagréable des odeurs est différent selon l'odeur perçue. Par exemple, l'odeur de pin ($M_{\text{oyenne}} = -0.2$) est significativement perçue comme étant plus désagréable que les odeurs de menthe ($M_{\text{oyenne}} = 5.4 ; p < 0.01$), de savon ($M_{\text{oyenne}} = 4.6 ; p < 0.01$), de pomme ($M_{\text{oyenne}} = 5.1 ; p < 0.01$), de noix de coco ($M_{\text{oyenne}} = 4.5 ; p < 0.01$) et de citron ($M_{\text{oyenne}} = 5.5 ; p < 0.001$). Les autres résultats significatifs sont disponibles en Annexe 7. Aucune interaction n'est retrouvée entre les facteurs *Condition* et *Odeurs* ($F_{(28, 1232)} = 0.45 ; p = 0.99$).

Les évaluations du caractère intense montrent un effet majeur du facteur *Condition* ($F_{(2, 88)} = 6.26 ; p < 0.001$). Les tests *post-hoc* de *Scheffé* indiquent que les participantes de la condition « Gagnant » évaluent les odeurs comme étant plus intenses que celles de la condition « Perdant » ($p < 0.01$) et « Témoin » ($p < 0.05$) (Figure 53). De même, les données démontrent

un effet du facteur *Odeur* ($F_{(14, 616)} = 12.52 ; p < 0.001$) suggérant ainsi que l'intensité perçue varie en fonction de l'odeur (Annexe 8). Les tests *post-hoc* de *Scheffé* montrent, par exemple, que l'odeur de menthe ($M_{\text{oyenne}} = 7.03$) est perçue comme étant plus intense que celle du pin ($M_{\text{oyenne}} = 5.06 ; p < 0.05$), de la vanille ($M_{\text{oyenne}} = 4.91 ; p < 0.01$), du savon ($M_{\text{oyenne}} = 4.95 ; p < 0.01$) ou de la pomme ($M_{\text{oyenne}} = 4.78 ; p < 0.001$). Néanmoins, aucune interaction n'est observée entre les facteurs *Condition* et *Odeurs* ($F_{(28, 1232)} = 1.52 ; p = 0.21$).

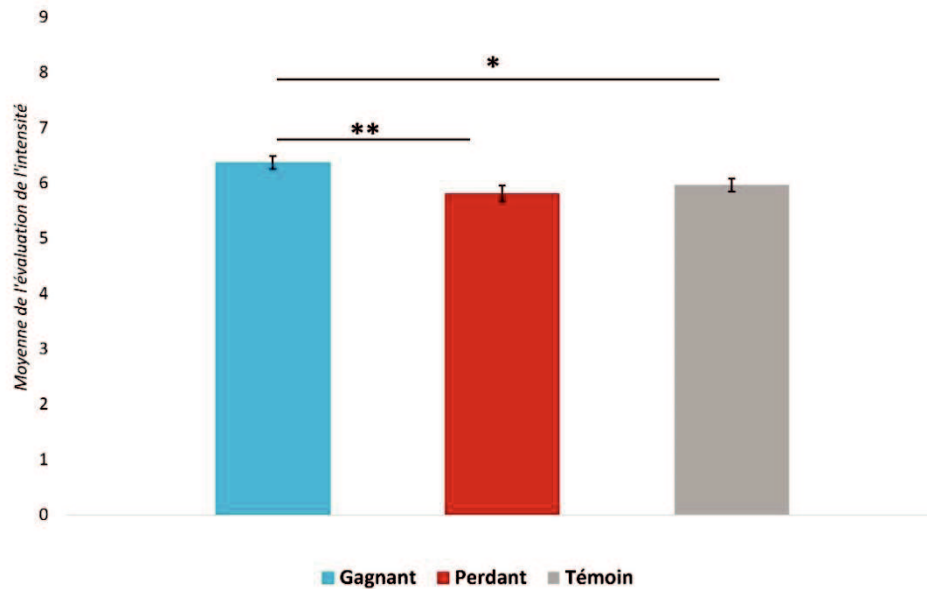


Figure 53 : Moyenne et SEM de l'évaluation de l'intensité des odeurs en fonction de la condition expérimentale.

Indice de significativité : * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$.

En ce qui concerne l'évaluation du caractère familial, l'analyse statistique ne révèle aucun effet du facteur *Condition* sur les évaluations ($F_{(2, 88)} = 1.52 ; p = 0.21$). En revanche, un effet du facteur *Odeur* est retrouvé ($F_{(14, 616)} = 12.52 ; p < 0.001$) (Annexe 9). Les tests *post-hoc* de *Scheffé* indiquent, par exemple, que l'odeur de citron ($M_{\text{oyenne}} = 7.71$) et de la menthe ($M_{\text{oyenne}} = 7.93$) sont perçues comme étant plus familières que celle du pin ($M_{\text{oyenne}} = 4.55 ; p < 0.001$). Aucune interaction n'est observée entre les facteurs *Condition* et *Odeurs* ($F_{(28, 1232)} = 0.85 ; p = 0.67$).

B. Corrélations

Des corrélations de rang de Spearman sont effectuées entre les évaluations de l'intensité et de l'hédonicité, de l'intensité et de la familiarité ainsi qu'entre les évaluations de la familiarité et de l'hédonicité pour chaque condition expérimentale (i.e., Gagnant, Perdant, Témoin).

Les résultats obtenus sont présentés dans le Tableau 24.

	Condition Gagnant		Condition Perdant		Condition Témoin	
	ρ de Spearman	p -value	ρ de Spearman	p -value	ρ de Spearman	p -value
Intensité / Hédonicité	0.286	< 0.001	-0.07	0.27	-0.004	0.94
Familiarité / Hédonicité	0.340	< 0.001	0.613	< 0.001	0.533	< 0.001
Intensité / Familiarité	0.315	< 0.001	0.222	< 0.001	0.412	< 0.001

Tableau 24 : Corrélations de rang de Spearman entre Intensité/Hédonicité, Familiarité/Hédonicité et Intensité/Familiarité pour les trois conditions expérimentales.

Note : Les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

Pour la condition Gagnant, l'ensemble des corrélations sont significatives signifiant ainsi que plus l'intensité perçue augmente plus les odeurs sont perçues comme étant agréables ($p < 0.001$) et familières ($p < 0.001$). De même, plus les odeurs sont perçues comme étant agréables, plus elles sont évaluées comme familières ($p < 0.001$).

Pour les conditions Perdant et Témoin, les analyses de corrélations révèlent que l'intensité et la familiarité (Perdant : $p < 0.001$; Témoin : $p < 0.001$) ainsi que la familiarité et l'hédonicité sont positivement corrélées (Perdant : $p < 0.001$; Témoin : $p < 0.001$) : plus les odeurs sont perçues comme étant familières, plus elles sont perçues agréables et intenses. En revanche, aucune relation n'est établie entre l'intensité et l'hédonicité pour ces deux conditions expérimentales (Perdant : $p = 0.27$; Témoin : $p = 0.94$).

5. Discussion

L'objectif de cette étude est d'étudier l'impact d'une induction émotionnelle positive et négative (gain ou perte d'un lot de nourriture) sur les évaluations sensorielles subséquentes. Les résultats obtenus montrent que seule l'évaluation de l'intensité perçue est modifiée. En effet, les participantes de la condition « Gagnant » évaluent les odeurs comme étant plus intenses que celles des conditions « Perdant » et « Témoin ». Les données révèlent également que les odeurs utilisées ici sont perçues différemment aussi bien en termes d'hédonicité, que d'intensité et de familiarité. Par exemple, les odeurs de menthe et de citron sont perçues comme étant plus agréables, plus intenses et plus familières que celle du pin, de la vanille et de la mer. À l'inverse, les odeurs de champignon, fenouil, feu de bois, mer et herbe sont systématiquement évaluées comme étant plus désagréables que toutes les autres odeurs utilisées, à savoir, menthe, savon, vanille, noisette, pomme, lavande, rose, noix de coco et citron. Elles sont également évaluées comme étant moins familières que les odeurs de menthe, de lavande et de citron, sauf pour le

fenouil. De même, l'odeur du savon est perçue comme étant plus agréable que les odeurs de pin, de champignon, de fenouil, de feu de bois de mer et d'herbe mais moins intense que celles de la menthe, de la lavande, noisette, lavande et citron.

Concernant les corrélations, des relations positives sont établies entre l'intensité et la familiarité et entre la familiarité et l'hédonicité dans les trois conditions expérimentales signifiant que le caractère familial augmente avec l'augmentation du caractère intense et hédonique. En revanche, une relation positive est retrouvée entre l'intensité et l'hédonicité uniquement pour la condition expérimentale « Gagnant ». Cela suggère donc que chez les participantes ayant remporté le lot (induction émotionnelle positive), plus les odeurs sont perçues comme intenses, plus elles sont perçues comme agréables. L'ensemble de ces résultats corroborent de précédents travaux menés dans le domaine. Effectivement, dans le cas d'odeurs agréables, plus la concentration augmente, plus l'intensité et l'hédonicité augmentent. De même, plus une odeur est perçue comme étant familière plus elle est appréciée (Moskowitz et al., 1976; Distel et al., 1999; Bensafi et al., 2002a).

Dans la littérature, les études menées sur perception olfactive et induction émotionnelle utilisent généralement une autre méthode d'induction : la présentation d'images émotionnelles. Ainsi, plusieurs auteurs (Pollatos et al., 2007; Krusemark et al., 2013; Cook et al., 2017) montrent que la présentation d'une image émotionnelle négative provoque une diminution de l'évaluation hédonique et une augmentation du caractère intense de l'odeur. À l'inverse, la présentation d'une image positive induit une augmentation de l'évaluation hédonique de l'odeur (Pollatos et al., 2007; Cook et al., 2017). Hummel et al., (2017) ont montré non seulement que la présentation de stimuli visuels émotionnels positifs augmente le caractère agréable perçu des odeurs agréables mais également, que la présentation de ces stimuli induit une activation de structures cérébrales impliquées à la fois dans le traitement des émotions et de la récompense (e.g., noyau accumbens et cortex orbito-frontal). Ainsi, les résultats obtenus dans la présente étude sont contradictoires avec ceux de la littérature déjà présente puisqu'aucune différence d'évaluation hédonique n'est retrouvée entre les conditions d'induction émotionnelle positive (Gagnant) et négative (Perdant) et une augmentation du caractère intense des odeurs est observée dans le cas d'une induction émotionnelle positive. L'une des hypothèses plausibles pouvant être émise est celle de la relation entre sensibilité et perception olfactive. Effectivement, des travaux ont montré que la sensibilité olfactive et l'intensité perçue diminuent, comparé à une condition normale (Huppertz et al., 2018). Ces résultats sous-entendent alors que l'intensité des odeurs perçue diminue lorsque la sensibilité olfactive

diminue. Or, il a été démontré qu'à la suite de la présentation d'images déplaisantes (état émotionnel négatif), la sensibilité olfactive diminue (Pollatos et al., 2007). Des auteurs stipulent également que l'état émotionnel négatif (tristesse) retrouvé dans la dépression par exemple pourrait expliquer la diminution de la sensibilité olfactive chez ces patients (Flohr et al., 2017). Cela suggère ainsi que ces états négatifs pourraient également induire une diminution de l'intensité des odeurs perçue. Ainsi, si un tel résultat semble probable dans le cas d'états affectifs et émotionnels négatifs, l'inverse pourrait être retrouvé dans le cas d'états positifs, à savoir une augmentation de la sensibilité olfactive et par conséquent une augmentation du caractère intense des odeurs perçues. Ainsi, dans la présente étude, les participantes de la condition Gagnant (i.e., état émotionnel positif) évaluent les odeurs comme étant plus intenses que la condition Perdant ou Témoin probablement parce qu'elles sont plus sensibles.

La principale différence entre les études déjà menées et la présente étude se rapporte au stimulus utilisé lors de l'induction. Les stimuli visuels comme les images (e.g., Kaufeld et al., 2022), les stimuli olfactifs (e.g., Seubert et al., 2009), les stimulus auditifs comme la musique (e.g., Ribeiro et al., 2019) ou encore la réalité virtuelle combinant à la fois des stimulations auditives et visuelles (e.g., Felnhofer et al., 2015; Kern et al., 2020), sont couramment utilisés pour induire des émotions. Toutefois, l'utilisation d'objets de la vie quotidienne (ici gain ou perte d'un panier garni de nourriture) reste moins conventionnelle. De ce fait, il est probable que l'induction émotionnelle soit trop faible pour induire une émotion très positive ou très négative pour obtenir des résultats concluants. De futures études pourront alors chercher à déterminer le type de gain ou de perte à utiliser afin d'induire deux états émotionnels opposés (positif et négatif) en utilisant par exemple des mesures psychophysiologiques comme la réponse électrodermale. Par ailleurs, afin de contrôler que l'induction émotionnelle est réussie, il serait intéressant d'évaluer l'état émotionnel des individus avant et après l'induction mais également d'évaluer le stimulus émotionnel utilisé à l'aide d'échelles d'évaluation psychométriques par exemple. C'est d'ailleurs ce que Cook et al., (2017) proposent en demandant aux participants d'évaluer le caractère agréable/désagréable des expressions faciales utilisées comme stimulus d'induction émotionnelle.

Certains facteurs non étudiés dans cette étude méritent d'être pris en compte lors de futurs travaux. Ainsi dans la présente étude, seules les femmes sont considérées afin de minimiser l'effet du sexe sur les évaluations olfactives, en particulier en ce qui concerne l'hédonicité (Bontempi et al., 2021). Néanmoins, il serait pertinent de s'intéresser à la différence hommes-femmes dans la mesure où l'intensité perçue est plus importante chez les hommes que chez les

femmes après une induction émotionnelle positive (Pollatos et al., 2007). De même, l'influence de l'âge n'est pas considérée dans cette étude en raison d'un échantillon d'âge homogène. Or, il est démontré que les personnes âgées présentent une diminution de leur réponses émotionnelles (e.g., Svärd et al., 2014). Ainsi, de futurs travaux pourront examiner l'effet de l'âge sur les réponses hédoniques aux odeurs à la suite d'induction émotionnelle. Enfin, un autre paramètre pourrait également être étudié : l'IMC (Indice de Masse Corporelle). L'IMC est connu pour moduler les réponses hédonique aux odeurs, en particulier dans le cas d'odeurs à forte densité énergétique comme le chocolat par exemple (Stafford & Whittle, 2015). Par ailleurs, dans le cas d'une induction émotionnelle réalisée à l'aide du gain ou de la perte d'un panier garni de nourriture (comme dans la présente étude), des différences de ressentis émotionnels à la suite de l'induction pourraient apparaître en fonction de l'IMC. Par exemple, les participants ayant un IMC important pourrait être probablement être plongé dans un état positif/négatif plus important que les participants ayant un IMC faible dans la mesure où les participants ayant un IMC plus élevé présentent davantage de comportements alimentaires émotionnels (e.g., incapacité d'empêcher la désinhibition du désir de manger...) (Barcin-Güzeldere & Devrim-Lanpir, 2022).

Dans l'ensemble, ces travaux mettent en évidence que les évaluations sensorielles des odeurs (ici intensité) peuvent être affectées par l'induction d'un état émotionnel positif et négatif. De même, la présente étude confirme que d'autres stimuli d'induction émotionnelle peuvent être utilisés, en dehors de stimuli visuels (images) ou auditifs (musique), tels que le gain ou la perte d'un panier garni de nourriture. Néanmoins, il est nécessaire de déterminer dans de futures études la composition exacte du stimulus « gain/perte » à employer, c'est-à-dire quel type de gain ou de perte doit être utilisé (e.g., nourriture plus appétente, objets high-tech.... etc.) afin de mettre davantage en évidence la relation qui s'établit entre perception hédonique des odeurs et induction émotionnelle.

V. Étude 5 : Évaluation hédonique des odeurs et voie de stimulation, ortho- et rétronasale (Axe Contexte, Annexe 10, publiée dans Flavor and Fragrance Journal)



1. Résumé

Volatile compounds can reach olfactory epithelium through the nose (orthonasal olfaction) or the mouth (retronasal olfaction). Although differences have been found between these two pathways in terms of odor sensitivity and identification, few studies have examined ortho- and retronasal differences taking into consideration the three main dimensions of olfactory perception (i.e., hedonicity, intensity and familiarity). Olfactory perception, and particularly odor hedonic perception, is influenced by several factors such as sex or age. Another variability factor worth considering, especially regarding food-related odors, is the ability to experience pleasure simulated by smell or taste, which can be measured with the Chemosensory Pleasure Scale (CPS). Thus, the aims of this study were 1) to compare odor sensory ratings in response to ortho- and retronasal presentation and 2) to examine the relationship between CPS scores and odor sensory ratings in ortho- and retronasal pathways. Participants rated ten food odors in ortho- and retronasal conditions using visual analog scales and were divided into two subgroups based on the median CPS score (CPS+ and CPS- groups). Results revealed similar sensory responses to food odors between ortho- and retronasal pathways for the three main dimensions of olfactory perception. Interestingly, when CPS scores were considered, clear differences in odor familiarity and hedonicity were shown, particularly for the retronasal pathway, (i.e., odors were perceived as more pleasant and more familiar in CPS+ group than in CPS- group). Overall, these findings suggest that differences in odor perception between ortho-and retronasal

pathways may be related to specific individual characteristics such as chemosensory hedonic capacity.

This study was funded by the Comité Interprofessionnel de Gestion du Comté as part of its collaboration with the laboratory.

2. Matériel et méthodes

A. Participants

La taille de l'échantillon requise N est calculée en utilisant un modèle de test ANOVA dans le logiciel Statistica® (version 12). Pour obtenir une puissance de 0.8 avec α de 0.05, la taille de l'échantillon requise N est de 29.

Trente participants volontaires pris part à l'ensemble de l'expérience. Tous les participants sont des étudiants de l'Université de Franche-Comté (France) (4 hommes, 26 femmes). Les participants déclarent n'avoir aucun trouble olfactif au moment de l'étude, i.e., aucun d'entre eux n'étaient atteints de troubles de la sphère ORL et exposées de manière intensive à des composés chimiques et toxiques (dont la cigarette) ou à un traitement médicamenteux de long-terme (hors contraceptif). Leur âge varie de 18 à 26 ans ($M_{\text{âge}} = 21,8 \pm 1,8$ ans).

L'étude est menée conformément à la Déclaration d'Helsinki-Hong Kong et le protocole de l'étude est approuvé par le Comité de Protection des Personnes (CPP) de Besançon. Chaque participant donne son consentement éclairé écrit avant d'être inclus dans l'étude et un numéro aléatoire lui est attribué à son arrivée.

B. Stimuli

Les odorants sont sélectionnés parmi ceux couramment utilisés par un panel d'experts du jury terroir dans l'évaluation du Comté. Ainsi, neuf odorants sont choisis. Une odeur générale représentant le Comté et nommée « fromage Comté » (Culinaide®, 55ml, France) est également sélectionnée. La liste des odeurs est présentée dans le Tableau 25.

Odeurs	Provenance
Abricot	Meilleurduchef®
Orange	Meilleurduchef®
Beurre fondu	Meilleurduchef®
Biscuit quatre-quarts	Meilleurduchef®
Crème fraîche	Meilleurduchef®
Croissant	Culinaide®
Pain grillé	Meilleurduchef®
Noix	Meilleurduchef®
Fromage « Comté »	Culinaide®

Tableau 25 : Liste et provenance des différentes odeurs.

C. Technique de stimulation

Dans la condition de stimulation orthonasale, trois gouttes de l'odorant sont déposés sur un morceau de papier filtre. Les participants ont alors pour consigne de sentir l'odeur par inspiration par le nez.

En ce qui concerne la technique de stimulation rétronasale, la technique utilisée dans la présente étude se base sur la technique dite « de la paille » développée par Chen & Halpern, (2007) et utilisés dans de récentes études (Pellegrino et al., 2021b; Yoshino et al., 2021). Six ml de chaque odorant sont placés dans un flacon en verre ambré de 30 ml. Les participants sont invités à pincer leur nez et à inhaler par la bouche l'air contenu dans le flacon (contenant l'odeur) par l'intermédiaire d'une paille placée dans un trou dans le bouchon du flacon (Figure 54). Ensuite, les participants inspirent pendant cinq secondes et expirent par le nez, bouche fermée. En amont de la phase de test proprement dite, les participants sont entraînés, à raison de deux fois, à utiliser la technique de stimulation avec un odorant spécifique non utilisé dans l'étude (lavande, Meilleurduchef®, 58mL, ref: lava58, France). Cet entraînement permet à l'expérimentateur de vérifier que les consignes de stimulation sont comprises du participant et de s'assurer de la bonne réalisation de la stimulation.

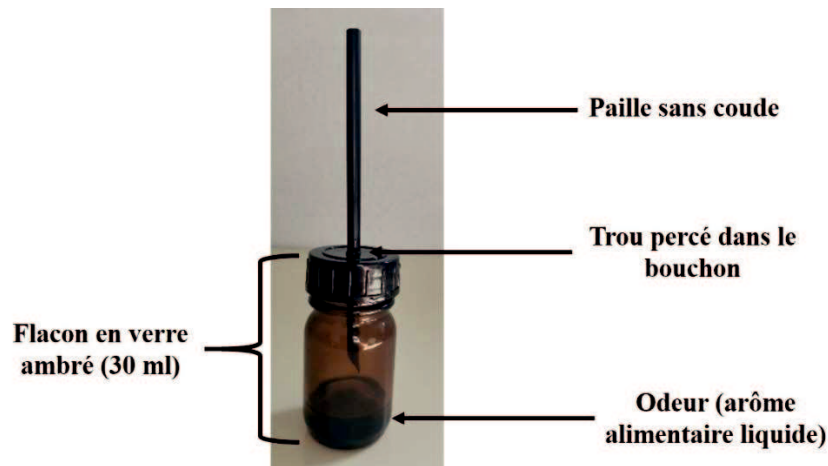


Figure 54 : Dispositif expérimental utilisé pour la stimulation en voie rétronasale.

Après chaque stimulation rétronasale, les participants se rincent la bouche avec de l'eau de source (Cristalline®). Il convient de noter que cette technique ne permet pas de connaître la concentration des substances odorantes au niveau des récepteurs. La concentration peut ainsi différer entre les voies orthonasale et rétronasale, ce qui pourrait entraîner des différences dans l'intensité perçue et, par conséquent, dans les évaluations de l'hédonicité et de la familiarité. Pour les deux conditions (i.e., ortho et rétronasale), l'ordre de présentation des odorants est aléatoire entre les participants.

D. Évaluation sensorielle

Les participants s'assoient sur une chaise dans un box individuel face à un écran d'ordinateur. Pour les conditions ortho- et rétronasale, les données sont recueillies à l'aide du logiciel d'analyses sensorielles FIZZ Biosystems (Couternon, France), permettant le recueil automatisé des données. Dans chaque condition de stimulation, l'hédonicité est évaluée en utilisant une échelle visuelle analogique bornée entre -10 et +10 (« extrêmement déplaisant » à « extrêmement plaisante »). L'intensité et la familiarité sont également évaluées à l'aide d'échelles similaires bornées entre 0 et +10 (« pas du tout intense/familière » à « extrêmement intense/familière »). Pendant la phase de test, les participants n'ont pas connaissance du nom des odeurs et seules les bornes lexicales des échelles sont visibles. L'expérimentateur présente les odeurs une à une dans un ordre aléatoire. L'intervalle de temps entre chaque stimulation est approximativement de deux minutes.

E. Procédure

L'étude se déroule dans une salle calme et bien ventilée du laboratoire et équipée de boxes individuels. Une fois arrivés, les participants sont invités à donner leur consentement par écrit.

Pour chaque condition de stimulation (i.e., ortho- vs. rétronasale), l'ensemble des participants réalisent les évaluations sensorielles lors de deux sessions différentes séparés d'une semaine et randomisées entre les participants. À l'issue des évaluations sensorielles, il est demandé aux participants de remplir la Chemosensory Pleasure Scale (CPS), une échelle d'auto-évaluation à 12 items permettant de quantifier le plaisir associé aux stimuli olfactifs et gustatifs (Annexe 2). Cette échelle est constituée de trois dimensions : nourriture, imagination et nature qui représentent la capacité d'éprouver du plaisir en mangeant (e.g., À chaque fois que je sens l'odeur de nourriture, je me sens bien », en anticipant de manger (« Quand je vois une publicité pour un aliment, j'anticipe facilement son goût ») et en sentant des odeurs en lien avec la nature (« Quand je me promène, j'aime respirer profondément l'air frais »). Les douze items sont évalués à l'aide d'une échelle de Likert en 6 points allant de 1 (« très faux pour moi ») à 6 (« très vrai pour moi »). Le score total de la CPS se situe entre 12 et 72. Un faible score reflète une plus grande probabilité que les participants présentent des capacités hédoniques réduites en matière d'odorat et de goût. La CPS possède une bonne validité et une fiabilité élevée dans une population adulte (Zhao et al., 2019).

Les évaluations sensorielles ont lieu entre 10h et 11h et il est demandé, en amont, à l'ensemble des participants de ne pas consommer de nourriture ou de boisson (sauf eau) deux heures avant le début de l'étude afin de minimiser les effets de l'état de satiété sur les évaluations olfactives (O'Doherty et al., 2000). La salle d'expérimentation est aérée 15 minutes entre chaque participant. L'étude est conduite entre novembre 2020 et avril 2021 en prenant en compte les mesures sanitaires locales pour lutter contre la pandémie du SARS-CoV-2.

F. Traitements statistiques

Étant donné que seuls deux facteurs (stimulation ortho- et rétronasale) et trois types de mesures (hédonicité, intensité et familiarité) sont pris en compte, une analyse statistique univariée est utilisée dans la présente étude.

Dans un premier temps, afin d'étudier les différences de perception olfactive entre les deux voies de stimulation, des ANOVAs à mesures répétées sont réalisées pour l'évaluation de l'hédonicité, de l'intensité et de la familiarité avec les facteurs *Voie de stimulation* (orthonasale, rétronasale) et *Odeur* (les dix odeurs utilisées). De plus, des corrélations de rang de Spearman sont effectuées entre les deux voies de stimulation et chaque paramètre sensoriel. Les résultats sont considérés comme significatif lorsque $p < 0.05$.

Par la suite, les participants sont divisés en deux sous-groupes selon le score obtenu à la CPS en utilisant la méthode de partage de la médiane. Étant donné que 30 participants sont inclus

dans la présente étude, la méthode de partage de la médiane distribue les participants en deux groupes de 15. L'ensemble des participants présentant un score supérieur à la médiane est nommé « groupe CPS + », et les participants dont le score de la CPS est inférieur à celui de la médiane sont nommés « groupe CPS - ». Des ANOVAs à mesures répétées sont conduites pour les deux groupes (CPS + et CPS -) et chaque paramètre sensoriel (hédonicité, intensité et familiarité) avec les facteurs *Voie de stimulation* et *Odeur*. Par ailleurs, une ANOVA à deux facteurs est menée pour les deux groupes et chaque évaluation sensorielle avec les facteurs *Groupe CPS* et *Odeurs*.

Des tests *post-hocs* de *Scheffé* sont réalisés lorsque le résultat de l'ANOVA est significatif. Les résultats sont considérés comme significatif lorsque $p < 0.05$.

3. Résultats

A. Analyse des évaluations sensorielles

Les données obtenues pour l'évaluation de l'hédonicité, de l'intensité et de la familiarité en fonction de la voie de stimulation sont présentées dans le Tableau 26.

L'ensemble des analyses statistiques ne montre aucun effet des facteurs *Voie de stimulation* et *Odeur* pour les trois caractéristiques sensorielles étudiées, à savoir hédonicité, intensité et familiarité (Tableau 26). De plus, aucune interaction n'est retrouvée entre les facteurs *Voie de stimulation* et *Odeurs* pour l'hédonicité ($F_{(9,261)} = 1.85, p = 0.059$), l'intensité ($F_{(9,261)} = 0.57, p = 0.82$) et la familiarité ($F_{(9,261)} = 1.59, p = 0.11$).

	Stimulation Orthonasale	Stimulation Rétronasale	Facteur <i>Voie de stimulation</i>	Facteur <i>Odeur</i>
<i>Hédonicité</i>	Moyenne : -0.021 ESM : 0.34	Moyenne : 0.78 ESM : 0.33	$F_{(1,29)} = 3.29$ $p = 0.079$	$F_{(9,261)} = 0.61$ $p = 0.78$
<i>Intensité</i>	Moyenne : 6.73 ESM : 0.27	Moyenne : 6.22 ESM : 0.13	$F_{(1,29)} = 2.86$ $p = 0.10$	$F_{(9,261)} = 1.04$ $p = 0.40$
<i>Familiarité</i>	Moyenne : 6.32 ESM : 0.18	Moyenne : 6.10 ESM : 0.17	$F_{(1,29)} = 0.82$ $p = 0.36$	$F_{(9,261)} = 1.02$ $p = 0.42$

Tableau 26 : Moyenne et erreur standard de la moyenne (ESM) pour les dix odeurs alimentaires après stimulation orthonasale et rétronasale et résultats statistiques obtenus lors des ANOVAs à mesure répétées.

Note : les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

Les données obtenues pour les corrélations de rang de Spearman sont présentées dans le Tableau 27. Pour les stimulations ortho- et rétronasales, l'intensité et l'hédonicité sont négativement corrélées (orthonasale : $p < 0.05$; rétronasale : $p < 0.05$), ce qui suggère que l'évaluation hédonique des odeurs diminue lorsque l'intensité augmente. Les résultats montrent également la présence d'une relation positive entre la familiarité et l'évaluation de l'hédonicité dans les deux voies de stimulation (orthonasale : $p < 0.001$; rétronasale : $p < 0.001$). Ainsi, plus une odeur est familière, plus elle est perçue comme étant agréable. En revanche, aucune corrélation n'est retrouvée entre l'intensité et la familiarité dans les voies de stimulation ortho- et rétronasale.

	Stimulation Orthonasale		Stimulation Rétronasale	
	ρ de Spearman	p -value	Spearman ρ	p -value
Intensité / Hédonicité	- 0.123	< 0.05	- 0.132	< 0.05
Familiarité / Hédonicité	0.553	< 0.001	0.576	< 0.001
Intensité / Familiarité	0.048	0.40	0.094	0.10

Tableau 27 : Corrélations de rang de Spearman pour Intensité/Hédonicité, Familiarité/Hédonicité et Intensité /Familiarité pour les voies de stimulation ortho-and rétronasales.

Note : Les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

B. Analyse des évaluations sensorielles avec les scores obtenus à la Chemosensory Pleasure Scale (CPS)

Le score médian obtenu à la CPS est de 60.5. En se basant sur la méthode du partage de la médiane, les participants sont divisés en deux sous-groupes : le groupe CPS+ (incluant les participants ayant un score supérieur à 60.5) et le groupe CPS- (incluant les participants ayant un score inférieur à 60.5).

Les moyennes de l'évaluation hédonique pour les groupes CPS+ et CPS- sont présentées dans la Figure 55A. Les ANOVAs à mesures répétées ne montrent aucun effet de la voie de stimulation dans les deux groupes (CPS+ : $F_{(1,14)} = 3.33, p = 0.088$; CPS- : $F_{(1,14)} = 0.33, p = 0.57$). De même, aucun effet du facteur *Odeur* n'est retrouvé dans les deux groupes (CPS+ : $F_{(9,126)} = 0.29, p = 0.97$; CPS- : $F_{(9,126)} = 0.84, p = 0.57$) et aucun effet d'interaction n'est observé entre les facteurs *Voie de Stimulation* et *Odeur* dans le groupe CPS+ ($F_{(9,126)} = 0.54, p = 0.84$) et CPS- ($F_{(9,126)} = 0.54, p = 0.052$).

L'analyse statistique effectuée avec l'ANOVA à deux facteurs montre un effet significatif du facteur *Groupe CPS* sur l'évaluation hédonique dans la condition rétronasale uniquement ($F_{(1,14)} = 10.44, p < 0.01$). Ainsi, les participants du groupe CPS+ évaluent les odeurs présentées en voie rétronasale comme plus plaisantes que les participants du groupe CPS-. La même tendance est observée pour la condition orthonasale, bien que la différence ne soit pas significative (condition orthonasale : $F_{(1,14)} = 3.28, p = 0.07$). Aucun effet du facteur *Odeur* n'est retrouvé pour les deux conditions de stimulation (orthonasale : $F_{(9,126)} = 1.02, p = 0.42$; rétronasale : $F_{(9,126)} = 1.06, p = 0.38$). De même, aucune interaction n'est observée entre les facteurs *Groupe CPS* et *Odeurs* pour la condition orthonasale ($F_{(9,126)} = 0.57, p = 0.81$) et rétronasale ($F_{(9,126)} = 0.47, p = 0.88$).

Les moyennes de l'évaluation de l'intensité pour les groupes CPS+ et CPS- sont présentées dans la Figure 55B. L'analyse statistique réalisée avec l'ANOVA à mesure répétées ne montre aucune différence significative entre les deux voies de stimulation dans les groupes CPS+ ($F_{(1,14)} = 3.14, p = 0.09$) et CPS- ($F_{(1,14)} = 0.27, p = 0.60$) ni d'effet du facteur *Odeur* (CPS+ : $F_{(9,126)} = 0.67, p = 0.72$; CPS- : $F_{(9,126)} = 0.73, p = 0.67$). Aucun effet d'interaction n'est rapporté entre les facteurs *Voie de stimulation* et *Odeur* dans les groupes CPS+ ($F_{(9,126)} = 0.47, p = 0.88$) et CPS- ($F_{(9,126)} = 0.67, p = 0.73$).

Aucune différence n'est constatée entre les groupes CPS+ et CPS- pour les voies orthonasale ($F_{(1,14)} = 1.15, p = 0.28$) et rétronasale ($F_{(1,14)} = 1.30, p = 0.25$) lors l'analyse statistique effectuée avec l'ANOVA à deux facteurs. Il n'y a pas non plus d'effet du facteur *Odeur* (orthonasale : $F_{(9,126)} = 0.45, p = 0.90$; rétronasale : $F_{(9,126)} = 0.68, p = 0.71$) et aucune interaction entre les facteurs *Odeur* et *Groupe CPS* (orthonasale : $F_{(9,126)} = 0.56, p = 0.82$; rétronasale : $F_{(9,126)} = 0.06, p = 0.99$).

En ce qui concerne la familiarité, les moyennes des évaluations pour les groupes CPS+ et CPS- sont présentées dans la Figure 55C. Les résultats statistiques réalisées avec les ANOVAs à mesure répétées ne montrent pas de différence significative entre les deux voies de stimulation dans les groupes CPS+ ($F_{(1,14)} = 0.009, p = 0.92$) et CPS- ($F_{(1,14)} = 1.50, p = 0.24$), ni d'effet du facteur *Odeur* (CPS+ : $F_{(9,126)} = 1.16, p = 0.32$; CPS- : $F_{(9,126)} = 1.79, p = 0.07$). Aucun effet d'interaction entre les facteurs *Voie de Stimulation* et *Odeur* n'est constaté dans les groupes CPS+ ($F_{(9,126)} = 0.84, p = 0.57$) et CPS- ($F_{(9,126)} = 1.08, p = 0.38$).

Cependant, les résultats obtenus avec l'ANOVA à deux facteurs démontrent clairement un effet du facteur *Groupe CPS* sur les évaluations de la familiarité. En effet, les participants du groupe CPS+ évaluent les odeurs comme étant plus familières que les participants du groupe CPS- à la

fois dans la condition orthonasale ($F_{(1,14)} = 5.14, p < 0.05$) et rétronasale ($F_{(1,14)} = 13.1, p < 0.001$). Aucun effet du facteur *Odeur* (orthonasale : $F_{(9,126)} = 1.06, p = 0.38$; rétronasale : $F_{(9,126)} = 1.26, p = 0.25$) et aucune interaction entre les facteurs *Groupe CPS* et *Odeur* (orthonasale : $F_{(9,126)} = 1.21, p = 0.28$; rétronasale : $F_{(9,126)} = 0.78, p = 0.65$) ne sont retrouvés.

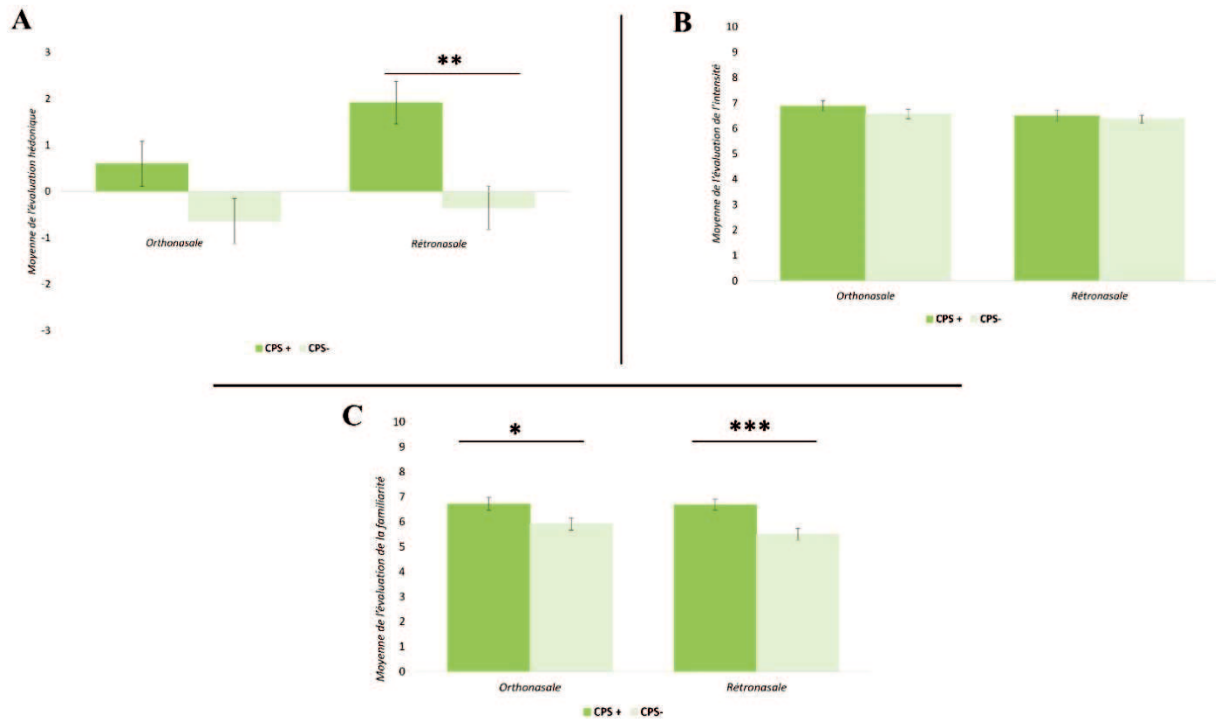


Figure 55 : Moyenne des évaluations sensorielles olfactives pour les groupes CPS+ et CPS- après stimulation orthonasale et rétronasale.

Note : les barres d'erreurs indiquent l'erreur standard de la moyenne. A : hédonicité, évaluée sur une échelle visuelle analogique allant de -10 (« extrêmement déplaisante ») à +10 (« extrêmement plaisante »). B : intensité, évaluée sur une échelle visuelle analogique allant de 0 (« pas du tout intense ») à +10 (« extrêmement intense »).

C : familiarité, évaluée sur une échelle visuelle analogique allant de 0 (« pas du tout familière ») à +10 (« extrêmement familière »). Les différences significatives sont notées en utilisant * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

4. Discussion

Le premier objectif de cette étude est d'étudier les réponses perceptives à des odeurs alimentaires selon deux modes de présentation : en voie orthonasale et en voie rétronasale. L'originalité de ce travail réside dans le fait que pour la première fois, à notre connaissance, l'évaluation des trois dimensions majeures (i.e., hédonicité, intensité et familiarité) de la perception olfactive sont considérées.

Les résultats obtenus pour l'évaluation hédonique ne montrent aucune différence en fonction de la voie par laquelle l'odorant est présenté, à savoir ortho- ou rétronasale. Ces données sont

en accord avec les études antérieures réalisées (Small et al., 2005; Hummel & Heilmann, 2008). La seule différence rapportée à ce jour dans la littérature concerne une odeur de parfum (Eau de Savage) perçue comme étant plus agréable en voie orthonasale qu'en voie rétronasale (Frasnelli et al., 2008). D'ailleurs, ces auteurs (Frasnelli et al., 2008) ne montrent pas ~~non plus~~ de différence hédonique entre les voies ortho- et rétronasales pour des odeurs alimentaires.

En ce qui concerne l'intensité, les odeurs sont perçues à une intensité similaire entre les deux voies, ce qui confirme les travaux déjà obtenus. En effet, en utilisant une seule odeur alimentaire (chocolat), Small et al., (2005) n'observent aucune différence d'évaluation de l'intensité selon que les odeurs soient présentées par la voie orthonasale ou rétronasale. Des différences d'intensité sont tout de même rapportées, mais cela ne concerne que les odeurs non alimentaires. Ainsi, la lavande, le farnésol et le butanol sont significativement perçus comme étant plus intenses en voie orthonasale qu'en voie rétronasale, de même que le sulfure de dihydrogène (H₂S) (Heilmann & Hummel, 2004).

Enfin, en ce qui concerne l'évaluation de la familiarité, la présente étude ne montre pas de différence significative entre les deux voies de stimulation. Dans ce domaine de recherche, ce paramètre n'a presque jamais été pris en compte. Seule une étude récente (Pellegrino et al., 2021b) stipule que les odeurs présentées en voie rétronasale sont perçues comme moins familières, en particulier pour les odeurs ayant une comestibilité importante. La question de la comestibilité est importante puisqu'il s'agit d'une autre dimension pertinente dans la perception olfactive (Zarzo, 2008), notamment en ce qui concerne la perception hédonique des odeurs. Ainsi, il serait intéressant d'inclure également, dans de futures recherches, des évaluations de la comestibilité des odeurs. Par ailleurs, la composante trigéminal des odorants n'est pas prise en compte dans ce travail. Pourtant, selon leur concentration, la plupart des odorants stimulent le nerf trijumeau (Doty, 1975b; Doty et al., 1978b; Wysocki et al., 2003) et il est admis que le système trigéminal influence la perception de l'intensité des odeurs (Cain, 1974, 1976; Cometto-Muñiz & Hernández, 1990) et de leur caractère agréable (Brand, 2006; Licon et al., 2018). Des recherches ultérieures pourraient ainsi déterminer si des odorants à forte composante trigéminal, comme le menthol par exemple, peuvent conduire à des évaluations perceptives différentes entre les deux voies.

Indépendamment de la voie de stimulation, les résultats mettent en évidence des relations entre les évaluations hédonique et de l'intensité, c'est-à-dire que plus une odeur est évaluée intense, moins elle est évaluée comme étant agréable, ainsi qu'entre les évaluations hédonique et de la familiarité : plus une odeur est perçue comme étant familière, plus elle est évaluée comme

agréable. L'existence de telles relations entre l'intensité, la familiarité et l'hédonicité est un résultat généralement retrouvée dans la recherche sur la perception olfactive (e.g., Moskowitz et al., 1976; Distel et al., 1999; Bensafi et al., 2002). Aucune corrélation n'est retrouvée entre l'intensité et la familiarité pour les deux types de stimulations, i.e., ortho- et rétronasales.

D'un point de vue méthodologique, la principale limite de la présente étude est le contrôle du stimulus, liée à la technique de stimulation, et aux différences de flux d'air entre les deux voies. En effet, il existe d'autres méthodes de stimulation rétronasale que celle utilisée ici (Heilmann & Hummel, 2004; Small et al., 2005; Frasnelli et al., 2008; Özay et al., 2019). Ainsi, dans certaines études un tube en plastique est positionné au niveau de l'épipharynx sous contrôle endoscopique. En ce qui concerne la stimulation orthonasale, un protocole similaire est également utilisé en plaçant des tubes en plastique au niveau de la portion antérieure de la cavité nasale, également sous contrôle endoscopique (Heilmann & Hummel, 2004; Small et al., 2005; Frasnelli et al., 2008). Cette technique permet de contrôler la stimulation (débit d'air, durée d'exposition au stimulus...) sans l'influence simultanée d'une stimulation gustative pendant la stimulation en voie rétronasale. Effectivement, il a été démontré que certains facteurs physiologiques liés à la fonction gustative tels que la salivation, la mastication ou encore les enzymes peuvent influencer la perception issue de la stimulation rétronasale (Goldberg et al., 2018). La méthode de « la paille » utilisée dans la présente étude a été validée et utilisée dans de récents travaux (Chen & Halpern, 2007; Pellegrino et al., 2021b; Yoshino et al., 2021). C'est une autre technique permettant la stimulation rétronasale sans qu'une stimulation gustative ne se produise conjointement. De plus, cette méthode est non invasive et facile à mettre en place contrairement à la technique « des tubes » utilisée par d'autres auteurs (Heilmann & Hummel, 2004; Small et al., 2005; Frasnelli et al., 2008). Elle permet également une stimulation plus écologique dans la mesure où la stimulation rétronasale intervient majoritairement lors de la prise alimentaire, i.e., les molécules volatiles atteignent l'épithélium olfactif par le carrefour rhinopharyngé. Contrairement à la perception *via* la voie orthonasale, la question du flux d'air pendant la perception par la voie rétronasale a été peu étudiée. Ni et al., (2015) ont rapporté que le flux d'air pendant la stimulation rétronasale était plus faible que pendant la stimulation orthonasale mais, qu'il est cependant suffisant pour permettre le transport efficace des molécules volatiles. Par ailleurs, il a récemment été suggéré que les processus sensorimoteurs régulent le flux d'air en voie rétronasale afin d'optimiser la libération des molécules volatiles au niveau de l'épithélium olfactif (Cousens et al., 2022). Enfin, la technique dite de la paille utilisée dans cette étude ne permet pas de connaître la concentration de l'odorant délivré au

niveau des récepteurs olfactifs, concentration qui peut alors être différente entre les systèmes de stimulation ortho- et rétronasale. Néanmoins, les présentes données montrent que l'intensité perçue est similaire entre les voies ortho- et rétronasales (avec un niveau d'intensité perçue relativement élevé). Cela suggère que la concentration des odorants au niveau des sites récepteurs de l'épithélium semble être similaire. Chez l'animal, des cartes d'activation de l'ensemble du bulbe olfactif ont été observées par IRMf (Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle) lors de stimulations ortho- et rétronasales, Il est cependant montré que, pour obtenir des amplitudes de réponse similaires dans le bulbe olfactif, la stimulation en voie rétronasale nécessite le double de la concentration en odeur par rapport à la stimulation en voie orthonasale (Sanganahalli et al., 2020). Chez l'Homme, d'autres études sont nécessaires pour comparer les niveaux d'activation dans le bulbe olfactif en fonction de la voie de stimulation.

Le second objectif de ces travaux est d'étudier les différences dans les scores obtenus à la CPS, i.e., différences dans les capacités hédoniques à ressentir le plaisir olfactif et gustatif (Zhao et al., 2019), peuvent conduire à des différences d'évaluations sensorielles entre les voies ortho- et rétronasales. Les résultats ne montrent aucune différence significative entre les voies de stimulation pour les deux groupes, à savoir CPS+ (i.e., participants avec un score supérieur à la médiane) et CPS- (i.e., participants avec un score inférieur à la médiane). De façon intéressante, des différences d'évaluation hédonique et de la familiarité sont retrouvées entre les groupes CPS+ et CPS-. Ainsi, les odeurs sont évaluées comme étant plus familières et plus agréables pour le groupe CPS+ comparé au groupe CPS- en voie ortho-et rétronasale, bien que la différence obtenue pour l'hédonicité dans le cas de la voie orthonasale ne soit pas significative. Ces données corroborent celles obtenues dans l'étude de Zhao et al., (2019) pour laquelle les auteurs montrent que le score total de la CPS est positivement corrélé avec les évaluations hédoniques des odeurs et des saveurs. Il est également nécessaire de noter que, les différences les plus significatives obtenues pour les évaluations hédoniques et de la familiarité entre les deux groupes (CPS+ et CPS-) se produisent lors de la stimulation rétronasale, ce qui mérite une étude plus approfondie sur le sujet afin de mieux comprendre les relations qui s'établissent entre les évaluations sensorielles et les caractéristiques individuelles.

Dans l'ensemble, ces résultats révèlent des réponses sensorielles similaires pour les dix odeurs alimentaires utilisées ici entre les voies ortho- et rétronasales pour les trois principales dimensions de la perception olfactive (hédonicité, intensité et familiarité). En se basant sur les précédentes études menées dans ce domaine, les différences de perception entre les deux voies semblent ne se produire que pour des odeurs non alimentaires. D'un point de vue neurologique,

il est prouvé que les perceptions ortho- et rétronasales des odeurs activent des réponses neurales différentes dans diverses zones cérébrales et qu'un recrutement neuronal différent se produit selon que l'odorant représente un aliment ou non (Small et al., 2005).²³ Cependant, lorsque les scores à la CPS sont pris en compte, de nettes différences dans l'évaluation hédonique et de la familiarité sont montrées, en particulier en ce qui concerne la voie rétronasale. Ceci suggère ainsi que, pour les odeurs alimentaires, les différences de perception olfactive entre les voies ortho- et rétronasale pourraient être liées à des caractéristiques individuelles. Globalement, ces résultats renforcent également la variabilité inter-individuelle bien établie dans la perception olfactive, notamment en termes d'évaluation hédonique (Rouby et al., 2009). Dans ce domaine, les principaux facteurs de variabilité sont le sexe et l'âge, connus pour modifier la fonction olfactive et notamment la perception hédonique des odeurs (Joussain et al., 2013; Sorokowski et al., 2019b; Vieillard et al., 2020; Bontempi et al., 2021). En raison d'un nombre non homogène d'hommes et de femmes et d'une tranche d'âge restreinte, ces effets ne sont pas pris en compte dans la présente étude et nécessitent d'autres investigations. Enfin, les déficits olfactifs et notamment l'altération de la perception hédonique des odeurs sont bien décrits (en stimulation orthonasale) chez les patients atteints de pathologies neurodégénératives, telles que les maladies d'Alzheimer (Joussain et al., 2016) et de Parkinson (Utz et al., 2021) ou de troubles neuropsychiatriques (Atanasova et al., 2010). Pourtant, la perception rétronasale dans ces populations spécifiques a reçu peu d'attention et mérite une analyse approfondie.

²³ Des activations différentes sont rapportées en fonction de la voie de stimulation. Ainsi, des activations plus importantes en voie orthonasale sont rapportées dans l'insula/operculum, le thalamus, l'hippocampe, l'amygdale et le cortex orbitofrontal caudo-latéral ; et une activation plus importante en voie rétronasale est aussi rapportée dans le cingulum périgonal et le cortex orbitofrontal médial uniquement en réponse à une odeur alimentaire (chocolat).

PARTIE 3. DISCUSSION GENERALE

Cette thèse avait pour objectif de contribuer à la caractérisation de la flexibilité de la perception hédonique des odeurs chez l'Homme. Dans ce contexte, les travaux menés s'articulent autour de trois axes proposés par Rouby et al., (2009), correspondants à chacun des trois grands facteurs de variabilité de la valence hédonique, à savoir le stimulus en lui-même (concentration et seuil de détection individuel), l'individu qui perçoit (régime alimentaire, induction émotionnelle) et enfin le contexte expérimental dans lequel l'individu perçoit le stimulus olfactif (voie de stimulation). De plus, la présente thèse propose une revue de la littérature sur l'influence du sexe dans la perception hédonique des odeurs ainsi qu'un outil d'autoévaluation permettant de caractériser des profils individuels de réponse hédonique lorsque des contextes olfactifs spécifiques sont évoqués.

Dans un premier temps, cette discussion présente les principaux résultats obtenus. Dans un deuxième temps et à partir de ces résultats, elle cherche à caractériser de façon générale la variabilité hédonique olfactive. Dans un troisième temps, elle traite de l'importance de la variabilité hédonique d'un point de vue fonctionnel et comportemental. Enfin, une dernière partie est consacrée aux limites et perspectives de ces travaux de thèse.

I. Principaux résultats

Un modèle de profil hédonique olfactif (PHO) a été proposé avec 14 items relatifs aux activités de la vie quotidienne (alimentation, loisirs, santé, hygiène, transport) sans présentation de stimulus (Étude 1). Le PHO est un outil d'auto-évaluation basé sur la représentation de l'estimation hédonique et permet de déterminer différents profils hédoniques : « conservateur », « neutre », « libéral », « d'alliesthésie négative » et « d'alliesthésie positive ». Son utilisation pourrait être utile comme aide au diagnostic dans le cas de pathologies où la modalité olfactive est connue pour être altérée comme certaines maladies neurodégénératives ou la dépression par exemple. Cette dernière notamment est connue pour induire des modifications de la perception olfactive, reliées à l'hédonicité (Atanasova et al., 2010, 2012).

L'étude portant sur le lien entre seuil de détection individuel, concentration et évaluation hédonique (Étude 2) montre que le caractère agréable (pomme et jasmin) et désagréable (durian) augmente pour des concentrations faibles et moyennes, suivi d'un plateau pour des concentrations plus élevées, sauf pour la triméthylamine. En effet, pour cet odorant un plateau est observé pour des concentrations faibles et moyennes puis est suivi d'une augmentation du

caractère désagréable pour les concentrations les plus élevées. Les corrélations réalisées selon deux configurations, à savoir entre l'évaluation hédonique et les niveaux de concentration (configuration 1), ainsi qu'entre l'évaluation hédonique et les concentrations au-delà du seuil de détection (configuration 2) sont toujours significatives. Par la suite et pour chaque odeur, les deux coefficients de corrélations obtenus dans les deux cas de figure (configurations 1 et 2) pour chaque odeur sont comparés statistiquement. Les résultats obtenus montrent que le coefficient de corrélation est significativement plus élevé lorsque le seuil de détection est pris en compte uniquement pour la triméthylamine (et avec une tendance pour la pomme). Ainsi, cette étude suggère que la relation entre l'hédonicité et le seuil de détection individuel est spécifique à l'odeur. Ces résultats contribuent à expliquer pour partie la grande variabilité retrouvée dans la population générale pour une concentration spécifique et pourraient servir à de futures recherches reliées à l'hédonicité telles que les préférences olfactives dans les études nutritionnelles ou l'anhédonie dans les troubles psychiatriques, par exemple.

L'étude réalisée entre régime alimentaire et évaluation hédonique (Étude 3) montre clairement que les végétariennes et les flexitariennes évaluent spécifiquement les odeurs de viande comme étant plus désagréables que les omnivores. En raison du nombre croissant de végétariens et de flexitariens dans la population générale et à partir de ces résultats, il semble nécessaire de prendre en compte le régime alimentaire dans les études portant sur la perception hédonique des odeurs, en particulier en ce qui concerne les odeurs alimentaires. Les résultats obtenus pourraient également contribuer aux recherches générales menées en santé et nutrition, telles que celles portant sur les troubles du comportement alimentaire (anorexie, boulimie... etc.), l'éducation alimentaire ou la gestion des comportements alimentaires chez les personnes âgées.

L'étude mesurant l'impact de l'induction émotionnelle sur l'évaluation hédonique des odeurs (Étude 4) démontre qu'une induction positive (ici le gain d'un lot par tirage au sort) entraîne une évaluation plus importante du caractère intense des odeurs par-rapport à une induction négative (ici la perte d'un lot par tirage au sort) et une situation témoin sans induction. En revanche, aucune différence d'évaluation hédonique n'est observée entre les trois conditions. Les données mettent aussi en évidence que le caractère familier augmente avec l'augmentation du caractère intense et hédonique dans les trois conditions expérimentales. Par ailleurs, une relation positive est retrouvée entre l'intensité et l'hédonicité dans la condition expérimentale « Gagnant » : chez les participantes ayant remporté le lot (induction émotionnelle positive), plus les odeurs sont perçues comme intenses, plus elles sont perçues comme agréables. Ces travaux montrent ainsi que les évaluations sensorielles des odeurs (ici intensité) peuvent être

affectées par l'induction d'un état émotionnel positif et négatif. Ces résultats ouvrent la perspective de l'utilisation d'autres stimuli d'induction émotionnelle au-delà des stimuli visuels (images) ou auditifs (musique) classiquement utilisés.

Les travaux portant sur l'influence de la voie de stimulation sur l'évaluation hédonique des odeurs (Étude 5) révèlent que les réponses sensorielles (hédonicité, intensité et familiarité) aux odeurs alimentaires sont similaires en voies ortho- et rétronasale. Il est intéressant de noter que lorsque les scores CPS (Chemosensory Pleasure Scale) sont pris en compte, des différences dans les évaluations hédonique et de familiarité sont mises en évidence en voie rétronasale : les odeurs sont perçues comme plus agréables et plus familières dans le groupe CPS+ que dans le groupe CPS-. Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que les différences de perception olfactive entre les voies de stimulation ortho- et rétronasale pourraient être liées à des caractéristiques individuelles spécifiques comme l'expérience de plaisir olfactif et gustatif, par exemple.

II. Caractérisation de la variabilité hédonique olfactive

Les propriétés relatives au stimulus telles que la concentration et l'intensité sont connues depuis longtemps pour moduler la réponse hédonique aux odeurs (Doty, 1975a; Moskowitz et al., 1976; Distel et al., 1999). Dans certains cas, des relations ont été établies entre hédonicité olfactive et structure moléculaire/propriétés physico-chimiques des odorants (Khan et al., 2007; Kermen et al., 2011; Keller et al., 2017). D'ailleurs de récents travaux (Arshamian et al., 2022) stipulent que les propriétés physico-chimiques des odorants sont impliquées à hauteur d'environ 40% dans la variabilité hédonique. Ainsi, si la valence hédonique peut être déterminée à partir des propriétés physico-chimiques et la structure moléculaire des odorants, il est possible de se demander s'il existe des odeurs perçues unanimement plaisantes ou déplaisantes. Il n'existe pas de données empiriques interculturelles indiquant un consensus sur l'évaluation hédonique olfactive. Une des rares études sur le sujet a été entreprise par l'armée américaine pour tenter de créer une « bombe puante » (Dilks et al., 1999). Malheureusement, il a été impossible de trouver une odeur (y compris l'odeur des latrines de l'armée américaine) considérée unanimement déplaisante dans différents groupes ethniques. En revanche, il semblerait que les produits alimentaires sucrés (e.g., biscuits) soient unanimement préférés aussi bien en termes de saveur, de texture en bouche, d'aspect que d'odeur (Laaksonen et al., 2020). D'ailleurs Arshamian et al., (2022) montrent que l'odeur de vanille est perçue comme la plus agréable et que celle issue de l'acide isovalérique la plus désagréable pour l'ensemble des cultures étudiées.

Chez les enfants, Armstrong et al., (2007) indiquent que les 34 enfants testés présentent des réponses faciales, enregistrées par électromyographie, identiques aux stimuli olfactifs et gustatifs agréables et désagréables. Bien que certaines études tendent à montrer une certaine universalité de la perception hédonique, liée aux propriétés physico-chimiques, des exceptions peuvent être relevées comme c'est le cas pour la complexité moléculaire. Des travaux prédictifs suggèrent que plus l'odeur est complexe d'un point de vue moléculaire, plus elle est perçue agréable (e.g., Keller & Vosshall, 2016). Bien que cette prédiction s'avère exacte pour de nombreux odorants, certaines molécules olfactives aux structures moléculaires très complexes comme le 4-méthyl-sulfanylpentan-2-one (odeur soufrée) par exemple, sont extrêmement déplaisantes (Brand, 2020).

Le contexte de stimulation peut également influencer la perception hédonique comme le montrent les études portant sur l'influence des labels verbaux (e.g., de Araujo et al., 2005; Bensafi et al., 2007; Seo et al., 2008; Jacquot et al., 2013; Ferdenzi et al., 2017), de la voie de stimulation (Heilmann & Hummel, 2004; Frasnelli et al., 2008) ou de la culture/origines (Pangborn et al., 1988a; Ayabe-Kanamura et al., 1998b). Alors que les études montrent systématiquement des différences d'évaluation selon le label présenté, les travaux menés sur la voie de stimulation sont divergents et semblent dépendre du type et de la catégorie de l'odorant (alimentaires vs. non alimentaires). Par exemple, aucune différence d'évaluation hédonique n'est rapportée pour les odeurs alimentaires en fonction de la voie de stimulation (Heilmann & Hummel, 2004; Frasnelli et al., 2008) alors qu'une différence est observée (Frasnelli et al., 2008) uniquement dans le cas d'une odeur non alimentaire (parfum). Ainsi, la voie de stimulation n'apparaît pas comme étant un facteur clef dans la variabilité de la perception hédonique des odeurs. Par ailleurs, la culture et les origines ne semblent pas non plus être majoritairement impliquées dans la variabilité hédonique. En effet, à partir d'un échantillon de 235 personnes issues de 9 cultures différentes (Semaq Beri, Maniq, Seri, Semelai, Mah Meri, Imbabura Quichua, Chachi, Mexicain, Thaïlandais et New-Yorkais), Arshamian et al., (2022) montrent que le facteur « Culture et origines » n'explique qu'environ 6% de la variabilité de la perception hédonique olfactive. Des données similaires sont également obtenues dans une population d'enfants sur 18 cultures différentes (Oleszkiewicz et al., 2022).

Enfin, à ces précédents facteurs s'ajoutent les caractéristiques individuelles comme le sexe (e.g., Sorokowski et al., 2019), l'âge (Joussain et al., 2013; Vieillard et al., 2020), les pathologies (maladies neurodégénératives, schizophrénie et troubles bipolaires, dépression, troubles du comportement alimentaire...) (Atanasova et al., 2010, 2012; Jiang et al., 2010; Joussain et al.,

2016; Urban-Kowalczyk et al., 2018, 2019; Utz et al., 2021) ou encore le statut physiologique (état de satiété, IMC) et hormonal (cycle menstruel, ménopause, grossesse) (Hummel et al., 1991; Grammer, 1993; Brondel et al., 2007; Pouliot et al., 2008; Fernandez et al., 2013; Cameron, 2014; Stafford & Whittle, 2015; Rosa et al., 2022).

Sur les quatre études expérimentales menées (Études 2 à 5) au cours de cette thèse, trois montrent que le facteur individuel intervient toujours dans la perception hédonique des odeurs. En effet, l'Étude 2 montre l'importance du seuil de détection olfactif individuel dans les évaluations hédoniques, l'Étude 3 met clairement en évidence que le régime alimentaire participe à la modulation hédonique et enfin, l'Étude 5 rapporte des différences de perception hédonique entre les deux voies de stimulation uniquement lorsque certaines caractéristiques individuelles sont prises en compte. Ces observations sont en accord avec de récents travaux (Arshamian et al., 2022). Les auteurs montrent en effet que la variabilité individuelle et les préférences personnelles expliquent plus de 50% de la variabilité hédonique olfactive (Arshamian et al., 2022)²⁴. Ces résultats sont corroborés par Mantel et al., (2019) suggérant que les variabilités individuelles sont un facteur clef dans la compréhension des processus hédoniques cérébraux. Si les préférences olfactives apparaissent stables dans le temps d'un point de vue individuel, elles sont toujours différentes d'un individu à l'autre. Ainsi, il est difficile de déterminer des préférences olfactives à l'échelle d'un groupe ou d'une population (Brand et al., 2012). En revanche, plusieurs profils individuels se distinguent, généralement pour un facteur donné, et chaque profil varie dans le même sens. C'est le cas par exemple, pour l'état de satiété. En effet, les odeurs alimentaires sont toujours perçues comme plus agréables avant qu'après un repas (Rolls & Rolls, 1997; O'Doherty et al., 2000; Small et al., 2001; Brondel et al., 2007; Fernandez et al., 2013). De même, dans le cas de pathologies comme la dépression, un phénomène d'alliesthésie négative est observé chez les patients, à savoir que les odeurs agréables sont évaluées moins agréables et les odeurs désagréables plus désagréables par les patients comparativement à des participants sains (Atanasova et al., 2010; Naudin et al., 2012; Colle et al., 2020). Il en va de même pour le statut hormonal chez la femme. La littérature tend à montrer que les femmes en phase ovulatoire évaluent les odeurs comme étant plus agréables (Hummel et al., 1991; Grammer, 1993; Pause et al., 1996a) qu'en phase folliculaire et lutéale.

²⁴Oleszkiewicz et al., (2022) ont également montré que, chez les enfants, la perception hédonique des odeurs est similaire entre les 18 cultures étudiées.

En prenant en considération les résultats des travaux de thèse et ceux de la littérature existante, il apparaît que les caractéristiques individuelles constituent probablement le facteur principal impliqué dans la flexibilité de la perception hédonique des odeurs.

III. Hédonicité et comportement

La dimension agréable/désagréable des odeurs renvoie au concept de valence émotionnelle et correspond à l'une des principales dimensions selon laquelle les émotions sont décrites, les autres étant le niveau d'éveil et de dominance (Wundt, 1897; Russell, 1980; Feldman, 1995; Mehrabian, 1996). À la suite d'une stimulation, une séquence d'événements avec un ordre prédéfini permet d'initier le comportement le plus adéquat pour faire face à la situation, aussi bien chez l'Homme que chez l'animal (Plutchik, 1980). Dans la majorité des cas, le comportement induit est soit attractif, à la suite d'une stimulation émotionnelle à valence positive, soit aversif lors d'une stimulation à valence négative.

D'un point de vue comportemental, les stimuli chimiosensoriels, en particulier les odeurs, sont une source d'information importante chez de nombreuses espèces animales et guident la plupart des comportements fondamentaux (déplacement, recherche de nourriture, évitement du danger...). La réponse aux odorants apparaît relativement binaire selon un modèle d'attraction/répulsion basée sur la valence de l'odeur. Par exemple, les odeurs peuvent signaler des stimuli attractifs tels que la présence de nourriture appétissante ou l'attractivité d'un congénère. À l'inverse, les odeurs répulsives peuvent indiquer un danger comme la présence d'un prédateur ou de nourriture toxique et déclencher un comportement d'évitement. L'hypothèse selon laquelle la valence hédonique des odorants chez les mammifères puisse découler de ce modèle de base attraction/répulsion est ancienne (Anderson & Adolphs, 2014). D'ailleurs, il a été récemment démontré que ce modèle d'attraction/répulsion est aussi retrouvé chez l'Homme : une odeur agréable est approchée plus vite et plus près du nez, est sentie plus longtemps et éloignée plus lentement qu'une odeur désagréable (Chalençon et al., 2022; Dantec et al., 2023). Basée sur le nombre de gènes codant les récepteurs olfactifs, le spectre des odorants perçus est nettement plus large chez les mammifères que chez d'autres animaux tels que les nématodes ou les insectes par exemple (Brand, 2023). Il est probable que l'évolution phylogénétique et l'expérience vis-à-vis des odeurs ait contribué au fil du temps à la grande variabilité de la réponse hédonique aux odeurs retrouvées aujourd'hui chez l'Homme dans la

mesure où un certain degré de variabilité du modèle attraction/répulsion est déjà observé dans les embranchements inférieurs²⁵.

Les mécanismes en jeu dans le traitement de la valence hédonique sont complexes et peuvent intervenir à tous les niveaux de perception. Dans certains embranchements de la classification animale comme les nématodes (e.g., *C. elegans*) ou les arthropodes (e.g., *Drosophila melanogaster*), il a été montré que la distinction attraction/répulsion vis-à-vis des odorants s'opère directement au niveau des récepteurs olfactifs (Bargmann et al., 1993; Troemel et al., 1997; Knaden et al., 2012; Li & Liberles, 2015; Seki et al., 2017). Par exemple chez *C. elegans*, les neurones nommés AWA et AWC sont responsables des réponses attractives aux odeurs alors que les neurones AWB sont responsables des réponses d'aversion (Bargmann et al., 1993; Troemel et al., 1997). Chez *Drosophila melanogaster*, il a été récemment montré que la valence hédonique des odeurs est codée dans une région supérieure du cerveau olfactif appelé corne latérale (Das Chakraborty et al., 2022). Chez les vertébrés, une partie du traitement de la valence hédonique des odorants s'opère au niveau du bulbe olfactif. Par exemple, chez le poisson-zèbre, les odeurs attractives comme les phéromones et les odeurs appétentes activent le bulbe olfactif ventromédian et ventrolatéral (Yabuki et al., 2016; Kermen et al., 2020). Chez la souris et le rat, la valence hédonique des odeurs attractives serait codée dans le bulbe olfactif ventral (Kang et al., 2009; Auffarth et al., 2011), plus particulièrement au niveau de l'axe antéro-postérieur (Kermen et al., 2016). À l'inverse, la valence hédonique des odeurs aversives serait codée au niveau du bulbe olfactif dorsal (Pacífico et al., 2012; Hussain et al., 2013; Dieris et al., 2017). Ces représentations hédoniques retrouvées dans le bulbe semblent également être intégrées au niveau central en particulier au niveau du système de la récompense (Midroit et al., 2021b). En effet chez la souris, les cellules mitrales du bulbe olfactif projettent directement au niveau du tubercule olfactif, une structure cérébrale centrale connue pour être impliquée dans le système de récompense et dans les comportements motivés (Ikemoto & Wise, 2004; Ikemoto, 2010; Agustín-Pavón et al., 2014; Gadziola et al., 2015, 2020; Murata, 2020). Ainsi, Midroit et al., (2021) démontrent une activation importante du tubercule olfactif suite à la présentation d'odeurs attractives aussi bien chez la souris que chez l'Homme. L'aire tegmentale ventrale est une autre structure impliquée dans le système de la récompense dont certaines études mentionnent le rôle dans le traitement émotionnel des stimuli olfactifs aussi bien chez l'Homme que chez l'animal. Par exemple, l'aire tegmentale ventrale serait davantage activée en réponse

²⁵ Chez *C. elegans*, il existe une asymétrie de réception des stimuli olfactifs conduisant alors à une perception différenciée de plusieurs odorants.

à des stimuli plaisants chez l'Homme (Bensafi et al., 2012), et la stimulation optogénétique de la voie tubercule olfactif - aire tegmentale ventrale chez la souris permet de générer une préférence pour une odeur neutre et d'abolir l'aversion d'une odeur déplaisante (Zhang et al., 2017b). De récents travaux suggèrent que le système de la récompense joue un rôle central dans la perception hédonique en coordonnant l'activité des différents systèmes mis en jeu (sensoriel, affectif et de la récompense) lors de stimulations olfactives (Low et al., 2021).

Naturellement, ces différentes structures cérébrales précédemment citées sont loin d'être les seules à être impliquées dans le traitement de l'hédonicité olfactive. Le cortex olfactif primaire (amygdale, cortex piriforme) participe également au traitement émotionnel des stimuli olfactifs. Par exemple, chez l'Homme, le cortex piriforme (Gottfried & Dolan, 2003; Bensafi et al., 2007b) et l'amygdale (Zald & Pardo, 1997; Royet et al., 2003) sont davantage activés en réponse à des stimuli olfactifs désagréables. Les structures associées au cortex olfactif secondaire comme le cortex orbitofrontal, l'insula ou l'hypothalamus sont également connues pour être activées à la suite de stimulations olfactives agréables et désagréables (Savic et al., 2001; Anderson et al., 2003; Wicker et al., 2003; Reske et al., 2010; Billot et al., 2011). D'ailleurs, la plupart de ces structures cérébrales sont également impliquées dans le traitement émotionnel, raison pour laquelle les odeurs possèdent une saillance émotionnelle particulièrement importante (Masserman, 1941; Rolls, 1990; Blair, 1995; Davidson & Irwin, 1999; Craig, 2009; Feinstein et al., 2011).

L'ensemble de ces études montrent que le traitement de l'hédonicité regroupe de nombreuses structures, aussi bien périphériques que centrales, allant des récepteurs olfactifs aux aires corticales olfactives en passant par le bulbe olfactif et le système de la récompense. Ainsi, il n'existe pas de régions cérébrales olfactives spécifiquement impliquées dans le traitement de l'hédonicité olfactive mais plutôt un ensemble de régions fonctionnant en réseau (Ruser et al., 2021).

IV. Limites et perspectives

1. Limites

Les résultats présentés dans ce travail de thèse doivent être analysés et interprétés à la lumière de certaines limites méthodologiques. Ces limites concernent principalement les questions du sexe, de l'âge, de l'état physiologique (état de satiété, statut hormonal, IMC...) et de la taille des échantillons.

En ce qui concerne le sexe, les Études 2 et 5 qui portent respectivement sur les seuils de détection olfactifs individuels et sur la voie de stimulation (ortho-et rétronasale), ne comportent pas un nombre d'hommes et de femmes homogène. Bien qu'elle soit examinée dans la première étude mentionnée, la différence de sexe n'est pas considérée dans la seconde notamment parce que le nombre de femmes est nettement supérieur à celui des hommes (26 femmes pour seulement 4 hommes). À l'inverse, dans les Études 3 et 4, seules des femmes sont recrutées et la question n'a par conséquent pas été étudiée. Bien que la différence hommes-femmes soit davantage marquée pour les odeurs corporelles que pour les odeurs non sociales (Bontempi et al., 2021), les résultats doivent être confortés par des comparaisons des évaluations hédoniques olfactives dans une population d'hommes et de femmes homogène, d'autant plus que des différences sont généralement relevées en ce qui concerne la perception olfactive (sensibilité, discrimination et identification) (Sorokowski et al., 2019b).

En ce qui concerne l'âge, l'ensemble des travaux de cette thèse est réalisé chez des étudiants âgés de 18 à 30 ans. Or, l'importance de l'âge dans la perception des odeurs est aujourd'hui bien connue (Markovic et al., 2007; Jousain et al., 2013; Vieillard et al., 2020). Des études complémentaires chez des individus plus jeunes (enfants et adolescents) et plus âgés (adultes âgés de plus de 30 ans et personnes âgées) sont donc nécessaires dans la mesure où la perception des odeurs semble dépendre du type d'odorant (Sabiniewicz et al., 2023).

En ce qui concerne l'état physiologique, en particulier l'état de satiété ou l'IMC, les protocoles utilisés dans cette thèse ne prennent pas systématiquement en considération ces critères. Pour l'ensemble des études menées, il est demandé aux participants de ne pas consommer de nourriture, de collation ou de boisson (hors eau nature) au minimum deux heures avant le début des évaluations olfactives. Bien que l'expérimentateur se soit assuré en amont du respect des consignes, l'effet de l'état de faim/satiété n'est pas étudié, sauf pour l'Étude 2, alors que les différences de perception hédonique en fonction de l'état faim/satiété sont bien établies (e.g., O'Doherty et al., 2000; Albrecht et al., 2009). Par ailleurs, l'IMC n'est pas considéré alors que les études montrent très clairement que les participants en surpoids ou obèses évaluent les odeurs alimentaires comme plus agréables (Stafford & Whittle, 2015).

Dans les présents travaux, la taille de l'échantillon N requise a été calculée en utilisant un modèle de test ANOVA (logiciel Statistica® ; version 12). Ainsi, pour obtenir une puissance de 0.8 avec un α de 0.05, la taille de l'échantillon requise N est de 38 pour l'Étude 3, de 15 pour l'Étude 4 et de 29 pour l'Étude 5. Bien que le nombre de participants dans l'ensemble des travaux de thèse soit supérieur à celui statistiquement requis, il conviendrait de valider les

résultats sur des échantillons plus importants, même si les études menées sur la perception hédonique olfactive comportent un nombre de participants variable allant 15 à 60 (Frasnelli et al., 2008; Poncelet et al., 2010a; Jousain et al., 2013; Ferdenzi et al., 2017; Chalençon et al., 2022).

Les résultats de ce travail de thèse doivent également être discutés à la lumière des mesures effectuées et des odorants utilisés. Ils reposent en effet principalement sur des mesures subjectives basées sur des échelles d'auto-évaluation psychométriques, de type échelle visuelle analogique. De ce fait, il est difficile de mesurer la validité des réponses du participant (attention, motivation, fatigue, ...). Afin de consolider les données subjectives obtenues, des mesures objectives auraient pu être employées avec par exemple, l'enregistrement de réponses psychophysiques (réponse électrodermale, activité respiratoire, fréquence cardiaque...) ou la mesure des expressions émotionnelles faciales à l'aide du logiciel Facereader Noldus®. En effet, dans l'Étude 3, il est possible d'émettre l'hypothèse selon laquelle les végétariennes et les flexitariennes exprimeraient davantage d'expressions faciales associées au dégoût envers les odeurs de viande que les omnivores, dans la mesure où elles évaluent ces odeurs comme étant plus désagréables. L'utilisation de la réponse électrodermale et de la fréquence cardiaque par exemple, pourraient également être utiles dans le cas de l'Étude 4, afin de confirmer l'état émotionnel induit. Qu'elle soit positive ou négative, l'induction émotionnelle devrait permettre d'observer une augmentation de la conductance cutanée, mais également de quantifier l'émotion ressentie dans la mesure où l'amplitude de la réponse est positivement corrélée avec l'intensité de l'émotion ressentie. De même, une augmentation de la fréquence cardiaque pourrait être observée à la suite d'une induction émotionnelle positive. Enfin, l'utilisation de technique d'imagerie cérébrale comme l'fMRI par exemple, pourrait permettre d'observer précisément les différentes aires corticales activées lors des stimulations, en particulier en ce qui concerne l'Étude 5 en lien avec la voie de stimulation ortho- et rétronasale. Plus précisément, un enregistrement EEG-fMRI en simultané pourrait permettre de comparer l'organisation spatiale et temporelle de l'activité cérébrale à la suite de stimulation olfactive ortho- et rétronasale. En effet, l'enregistrement EEG permettrait de déterminer précisément l'ordre de recrutement des structures cérébrales et l'fMRI permettrait de caractériser les structures cérébrales impliquées. Par la suite, ces données EEG-fMRI pourraient être associées à la Chemosensory Pleasure Scale (CPS) pour déterminer si des activations différentielles (temporelles et spatiales) se produisent en fonction du groupe CPS (CPS+ et CPS-).

Enfin, l'une des questions critiques d'un point de vue méthodologique dans les évaluations de l'hédonicité olfactive concerne les odorants utilisés. Dans le cas de l'Étude 2 par exemple, sur les quatre odorants utilisés, trois sont des arômes alimentaires (pomme, jasmin et durian) c'est-à-dire un mélange synthétique de plusieurs composés pour obtenir ladite odeur, alors que l'odorant « triméthylamine » est un composé chimique dont l'odeur est issue d'une molécule unique appelée la triméthylamine. Cette étude examine les réponses hédoniques en fonction du seuil de détection individuel à deux odeurs alimentaires (une agréable, une désagréable) et deux odeurs non alimentaires (une agréable, une désagréable). Ainsi, les arômes de jasmin (odeur agréable) et de durian (odeur désagréable) sont sélectionnés pour représenter les odeurs non alimentaires.²⁶ C'est ensuite l'arôme de pomme (odeur agréable) et le composé chimique triméthylamine (odeur de poisson pourri, désagréable) qui sont choisis comme odeurs alimentaires, dans la mesure où la recherche d'un arôme alimentaire représentant une odeur désagréable d'un aliment s'est avérée infructueuse. Les résultats de l'étude suggèrent que la relation entre l'évaluation hédonique et le seuil de détection olfactif est spécifique à l'odeur utilisée, en particulier pour la triméthylamine. Ainsi, la généralisation des effets décrits dans cette étude à d'autres odeurs, représente une question de recherche à part entière. Un autre exemple qu'il est possible de citer concerne l'Étude 3 pour laquelle l'ensemble des odorants utilisés sont des arômes alimentaires. Bien que ces derniers soient associés à des odeurs représentant des produits alimentaires, l'utilisation de produits alimentaires « réels » pourrait confirmer les données obtenues.

2. Perspectives

Dans la continuité de ces travaux de thèse, plusieurs études sont en cours de réalisation ou en projet.

Ainsi, une étude portant sur l'influence du cycle menstruel chez la jeune femme (18 à 30 ans) sur les réponses hédoniques aux odeurs est actuellement menée. Des femmes sans contraception hormonale sont conviées trois fois (i.e., une fois en phase folliculaire, une fois en phase ovulatoire et une fois en phase lutéale) à évaluer l'hédonicité de différentes odeurs à la fois alimentaires (viande, légumes, fruits...) et non alimentaires (fleurs...). L'objectif est donc ici de confirmer les résultats antérieurs acquis (e.g., Hummel et al., 1991) mais également d'apporter des précisions quant aux différences significatives obtenues : est-ce que ces

²⁶ Bien que l'odeur du durian soit issue d'un fruit asiatique, il a été mentionné dans de précédents travaux que le durian sentait la pourriture (Ferdenzi et al., 2011). De ce fait, l'odeur de durian a été considérée comme étant non alimentaire dans ces travaux.

différences sont valables pour l'ensemble des odeurs utilisées ou seulement pour certaines catégories d'odeurs ? À ce sujet, l'étude propose de travailler uniquement avec des odeurs non-sociales. Cependant, il est montré que des différences d'évaluation hédonique en fonction du statut hormonal chez la femme sont observées dans le cas d'odeurs corporelles, comme c'est le cas pour l'androsténone, par exemple (Grammer, 1993; Lübke & Pause, 2014). De futures études pourront donc également évaluer l'hédonicité d'odeurs corporelles associées aux différents facteurs de variabilité précédemment cités.

D'autres projets sont également en cours en lien avec les facteurs de variabilité liés aux caractéristiques individuelles. Ainsi, une étude comparative est en cours dans le cadre de l'utilisation du profil hédonique des odeurs (PHO) (Étude 1) dans une population de patients dépressifs.

De futurs travaux portant sur les facteurs de variabilité associés au stimulus et au contexte sont en cours d'élaboration. Ainsi, une étude prévoit d'examiner l'éventuelle relation entre l'évaluation hédonique et le type de solvant utilisé lors des dilutions des odorants dans la mesure où il a été montré que la sensibilité olfactive est différente selon le type de solvant utilisé (hydrophile, hydrophobe) (Pierce et al., 1996). D'autres études sont également envisagées en lien par exemple avec la température de l'odeur présentée (chaude, froide) ou encore le niveau de pression (Kuehn et al., 2008; Burdack-Freitag et al., 2011; Cingi et al., 2011).

Par ailleurs, de récents travaux menés en EEG lors d'un concours international de chefs d'orchestre montrent que les émotions suscitées par la musique peuvent se propager d'un individu à l'autre (Chabin et al., 2022). L'étude parle alors de contagion émotionnelle cérébrale. En d'autres termes, les auteurs montrent que les participants physiquement proches dans la salle présentent une cohérence cérébrale élevée (activations cérébrales similaires) uniquement lorsqu'ils rapportent simultanément un niveau de plaisir élevé. Ceci suggère que les émotions présentent un fort pouvoir de propagation entre les individus entraînant ainsi des activités cérébrales et des ressentis émotionnels équivalents. Des travaux similaires pourraient être entrepris en utilisant des stimulations olfactives. La question serait donc de savoir si, au sein d'un groupe, la stimulation par une odeur évaluée agréable ou désagréable induirait des émotions similaires et par conséquent une évaluation hédonique identique. Si tel est le cas, cela signifierait l'existence d'une contagion hédonique olfactive.

Ces travaux de thèse ouvrent également la voie à des recherches liées à d'autres modalités sensorielles comme l'audition ou la vision. Par exemple, la présentation d'un chant de Noël conduit les participants à évaluer l'odeur de cannelle comme plus agréable que lorsqu'elle est

présentée à la suite d'un bruit de pas (Seo et al., 2009a). De même, l'odeur de rose est perçue plus agréable lorsqu'un symbole abstrait congruent à l'odeur est présenté par-rapport à la condition sans présentation de symbole (Seo et al., 2010).

Un autre exemple est celui lié aux sensations trigéminales. Effectivement, peu d'études se sont intéressées à l'évaluation hédonique en considérant l'aspect trigéminale des odeurs alors que la grande majorité des odorants active à la fois le système olfactif et le système trigéminale (odorants bimodaux). Dans ce domaine, la plupart des travaux menés se sont par exemple intéressés à l'influence de la présentation d'un odorant trigéminale sur le seuil de détection olfactif subséquent (Jacquot et al., 2004) ou encore à l'intensité perçue des odeurs trigéminales (Pellegrino et al., 2017; Joshi et al., 2021). Néanmoins, dans leur étude, Pellegrino et al., (2017) ont examiné le lien entre hédonicité olfactive et composante trigéminale, mais ne rapportent aucune différence significative.²⁷ Ainsi, de futurs travaux dans le domaine sont nécessaires afin de mieux comprendre le lien entre évaluation hédonique et sensations trigéminales dans la mesure où la majorité des odorants sont bimodaux.

Enfin, puisque la complexité de l'évaluation hédonique est démontrée et que le facteur individuel semble prépondérant, l'un des axes majeurs des futures recherches est sans doute de tenter de comprendre comment l'appréciation hédonique des odeurs se construit au cours du développement, en lien avec l'expérience, les habitudes et le contexte social ou culturel.

²⁷ Les participants sont exposés à des odorants unimodaux (activant uniquement le système olfactif) ou avec une composante trigéminale « fraîcheur » (bimodaux) à des concentrations inférieures et supérieures au seuil trigéminale individuel de la composante « fraîcheur ».

BIBLIOGRAPHIE

- Adolphs R, Tranel D, Hamann S, Young AW, Calder AJ, Phelps EA, Anderson A, Lee GP, Damasio AR (1999) Recognition of facial emotion in nine individuals with bilateral amygdala damage. *Neuropsychologia* 37:1111–1117.
- Agapakis CM, Tolaas S (2012) Smelling in multiple dimensions. *Current Opinion in Chemical Biology* 16:569–575.
- Aggleton JP (1992) The Amygdala: Neurobiological Aspects of Emotion, Memory, and Mental Dysfunction. *Yale J Biol Med* 65:540–542.
- Agustín-Pavón C, Martínez-García F, Lanuza E (2014) Focal lesions within the ventral striato-pallidum abolish attraction for male chemosignals in female mice. *Behav Brain Res* 259:292–296.
- Aimé P, Duchamp-Viret P, Chaput MA, Savigner A, Mahfouz M, Julliard AK (2007) Fasting increases and satiation decreases olfactory detection for a neutral odor in rats. *Behav Brain Res* 179:258–264.
- Akerlund A, Bende M, Murphy C (1995) Olfactory Threshold and Nasal Mucosal Changes in Experimentally Induced Common Cold. *Acta Oto-Laryngologica* 115:88–92.
- Al Ain S, Frasnelli JA (2017) Intranasal Trigeminal Chemoreception. In: *Conn's Translational Neuroscience*, 1ère édition., pp 379–397. Academic Press. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-802381-5.00030-0>
- Alaoui-Ismaïli O, Robin O, Rada H, Dittmar A, Vernet-Maury E (1997a) Basic emotions evoked by odorants: Comparison between autonomic responses and self-evaluation. *Physiology and Behavior* 62:713–720.
- Alaoui-Ismaïli O, Vernet-Maury E, Dittmar A, Delhomme G, Chanel J (1997b) Odor hedonics: Connection with emotional response estimated by autonomic parameters. *Chemical Senses* 22:237–248.
- Albrecht J, Schreder T, Kleemann AM, Schöpf V, Kopietz R, Anzinger A, Demmel M, Linn J, Kettenmann B, Wiesmann M (2009) Olfactory detection thresholds and pleasantness of a food-related and a non-food odour in hunger and satiety. *Rhinology* 47:160–165.
- Altman KW, Desai SC, Moline J, de la Hoz RE, Herbert R, Gannon PJ, Doty RL (2011) Odor identification ability and self-reported upper respiratory symptoms in workers at the post-9/11 World Trade Center site. *Int Arch Occup Environ Health* 84:131–137.
- Amoore JE, Venstrom D (1966) Sensory Analysis of Odor Qualities in Terms of the Stereochemical Theory. *Journal of Food Science* 31:118–128.
- Amsellem S, Ohla K (2016) Perceived Odor–Taste Congruence Influences Intensity and Pleasantness Differently. *Chemical Senses* 41:677–684.
- Anderson AK, Christoff K, Stappen I, Panitz D, Ghahremani DG, Glover G, Gabrieli JDE, Sobel N (2003) Dissociated neural representations of intensity and valence in human olfaction. *Nat Neurosci* 6:196–202.

- Anderson DJ, Adolphs R (2014) A Framework for Studying Emotions across Species. *Cell* 157:187–200.
- Anderson EC, Wormwood J, Barrett LF, Quigley KS (2019) Vegetarians' and omnivores' affective and physiological responses to images of food. *Food Quality and Preference* 71:96–105.
- Anderson J, Maxwell L, Murphy C (1995) Odorant identification testing in the young child. *Chemical Senses* 17:590.
- Angelucci FL, Silva VV, Dal Pizzol C, Spir LG, Praes CEO, Maibach H (2014) Physiological effect of olfactory stimuli inhalation in humans: an overview. *International Journal of Cosmetic Science* 36:117–123.
- Anon (2019) The Science of Emotion: Exploring the Basics of Emotional Psychology. UWA Online Available at: <https://online.uwa.edu/news/emotional-psychology/> [Accessed September 12, 2022].
- Armstrong JE, Hutchinson I, Laing DG, Jinks AL (2007) Facial electromyography: Responses of children to odor and taste stimuli. *Chemical Senses* 32:611–621.
- Arshamian A, Gerkin RC, Kruspe N, Whuk E, Floyd S, O'Meara C, Rodriguez GG, Lundström JN, Mainland JD, Majid A (2022) The perception of odor pleasantness is shared across cultures. *Current Biology* 32:2061–2066.
- Atanasova B, El-Hage W, Chabanet C, Gaillard P, Belzung C, Camus V (2010) Olfactory anhedonia and negative olfactory alliesthesia in depressed patients. *Psychiatry Research* 176:190–196.
- Atanasova B, Gaillard P, Minier F, Belzung C, El-Hage W (2012) Hedonic Olfactory Perception in Depression: Relationship between Self-Evaluation and Autonomic Response. *Psychology* 03:959–965.
- Atanasova B, Graux J, El Hage W, Hommet C, Camus V, Belzung C (2008) Olfaction: a potential cognitive marker of psychiatric disorders. *Neurosci Biobehav Rev* 32:1315–1325.
- Atanasova B, Mondon K, Dreyfuss L, Beaufile E, Desmidt T, Hommet C, El-Hage W, Belzung C (2018) Hedonic Assessment of Odors: A Comparison of Two Sensory Scales for Use with Alzheimer's Disease Patients and Elderly Individuals. *J Alzheimers Dis* 61:929–938.
- Auffarth B, Gutierrez-Galvez A, Marco S (2011) Continuous Spatial Representations in the Olfactory Bulb may Reflect Perceptual Categories. *Front Syst Neurosci* 5:82.
- Ayabe-Kanamura S, Kikuchi T, Saito S (1997) Effect of verbal cues on recognition memory and pleasantness evaluation of unfamiliar odors. *Perceptual and Motor Skills* 85:275–285.
- Ayabe-Kanamura S, Schicker I, Laska M, Hudson R, Distel H, Kobayakawa T, Saito S (1998a) Differences in Perception of Everyday Odors: a Japanese-German Cross-cultural Study. *Chemical Senses* 23:31–38.
- Ayabe-Kanamura S, Schicker I, Laska M, Hudson R, Distel H, Kobayakawa T, Saito S (1998b) Differences in Perception of Everyday Odors: a Japanese-German Cross-cultural Study. *Chemical Senses* 23:31–38.

- Baccarani A, Brand G, Dacremont C, Valentin D, Brochard R (2021) The influence of stimulus concentration and odor intensity on relaxing and stimulating perceived properties of odors. *Food Quality and Preference* 87:104030.
- Bachorowski J-A, Owren MJ (2003) Sounds of emotion: production and perception of affect-related vocal acoustics. *Ann N Y Acad Sci* 1000:244-265.
- Baciu M (2011) *Bases de neurosciences - Neuroanatomie fonctionnelle*, De Boeck Sup. Bruxelles.
- Baer T, Coppin G, Porcherot C, Cayeux I, Sander D, Delplanque S (2018) "Dior, J'adore": The role of contextual information of luxury on emotional responses to perfumes. *Food Quality and Preference* 69:36-43.
- Baly C, Aioun J, Badonnel K, Lacroix M-C, Durieux D, Schlegel C, Salesses R, Caillol M (2007) Leptin and its receptors are present in the rat olfactory mucosa and modulated by the nutritional status. *Brain Res* 1129:130-141.
- Baron-Güzelde HK, Devrim-Lanpir A (2022) The Association Between Body Mass Index, Emotional Eating and Perceived Stress during COVID-19 Partial Quarantine in Healthy Adults. *Public Health Nutrition* 25:43-50.
- Barfield RJ (1979) The hypothalamus and social behavior with special reference to the hormonal control of sexual behavior. *Poult Sci* 58:1625-1632.
- Bargmann CI (1997) Olfactory Receptors, Vomeronasal Receptors, and the Organization of Olfactory Information. *Cell* 90:585-587.
- Bargmann CI, Hartweg E, Horvitz HR (1993) Odorant-selective genes and neurons mediate olfaction in *C. elegans*. *Cell* 74:515-527.
- Barkat S, Poncelet J, Landis BN, Rouby C, Bensafi M (2008) Improved smell pleasantness after odor-taste associative learning in humans. *Neuroscience Letters* 434:108-112.
- Bartkiene E, Mockus E, Mozurienė E, Klementaviciute J, Monstaviciute E, Starkute V, Zavistanaviciute P, Zokaityte E, Cernauskas D, Klupsaite D (2021) The Evaluation of Dark Chocolate-Elicited Emotions and Their Relation with Physico-Chemical Attributes of Chocolate. *Foods* 10:642.
- Becker S, Bräscher AK, Bannister S, Bensafi M, Calma-Birling D, Chan RCK, Eerola T, Ellingsen DM, Ferdenzi C, Hanson JL, Joffily M, Lidhar NK, Lowe LJ, Martin LJ, Musser ED, Noll-Hussong M, Olino TM, Pintos Lobo R, Wang Y (2019) The role of hedonics in the Human Affectome. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 102:221-241.
- Beguín P, Costermans J (1994) Le traitement de l'information olfactive. *L'Année psychologique* 94:99-121.
- Bende M, Nordin S (1997) Perceptual learning in olfaction: Professional wine tasters versus controls. *Physiology & Behavior* 62:1065-1070.
- Bennett PA, Lindell K, Karlsson C, Robinson IC, Carlsson LM, Carlsson B (1998) Differential expression and regulation of leptin receptor isoforms in the rat brain: effects of fasting and oestrogen. *Neuroendocrinology* 67:29-36.

- Bensafi M, Iannilli E, Poncelet J, Seo H-S, Gerber J, Rouby C, Hummel T (2012) Dissociated Representations of Pleasant and Unpleasant Olfacto-Trigeminal Mixtures: An fMRI Study. *PLoS One* 7:e38358
- Bensafi M, Porter J, Pouliot S, Mainland J, Johnson B, Zelano C, Young N, Bremner E, Aframian D, Khan R, Sobel N (2003) Olfactomotor activity during imagery mimics that during perception. *Nat Neurosci* 6:1142-1144.
- Bensafi M, Rinck F, Schaal B, Rouby C (2007a) Verbal Cues Modulate Hedonic Perception of Odors in 5-Year-Old Children as well as in Adults. *Chemical Senses* 32:855-862
- Bensafi M, Rouby C, Farget V, Bertrand B, Vigroux M, Holley A (2002a) Autonomic nervous system responses to odours: The role of pleasantness and arousal. *Chemical Senses* 27:703-709.
- Bensafi M, Rouby C, Farget V, Bertrand B, Vigouroux M, Holley A (2002b) Psychophysiological correlates of affects in human olfaction. *Neurophysiologie Clinique = Clinical Neurophysiology* 32:326-332
- Bensafi M, Rouby C, Farget V, Bertrand B, Vigouroux M, Holley A (2002c) Influence of affective and cognitive judgments on autonomic parameters during inhalation of pleasant and unpleasant odors in humans. *Neuroscience Letters* 319:162-166.
- Bensafi M, Rouby C, Farget V, Bertrand B, Vigouroux M, Holley A (2002d) Influence of affective and cognitive judgments on autonomic parameters during inhalation of pleasant and unpleasant odors in humans. *Neuroscience Letters* 319:162-166.
- Bensafi M, Rouby C, Farget V, Vigouroux M, Holley A (2002e) Asymmetry of pleasant vs. unpleasant odor processing during affective judgment in humans. *Neuroscience Letters* 328:309-313
- Bensafi M, Sobel N, Khan RM (2007b) Hedonic-specific activity in piriform cortex during odor imagery mimics that during odor perception. *Journal of Neurophysiology* 98:3254-3262
- Berding K, Vlckova K, Marx W, Schellekens H, Stanton C, Clarke G, Jacka F, Dinan TG, Cryan JF (2021) Diet and the Microbiota-Gut-Brain Axis: Sowing the Seeds of Good Mental Health. *Adv Nutr* 12:1239-1285.
- Berendse HW, Booij J, Francot CM, Bergmans PL, Hijman R, Stoof JC, Wolters EC (2001) Subclinical dopaminergic dysfunction in asymptomatic Parkinson's disease patients' relatives with a decreased sense of smell. *Ann Neurol* 50:34-41.
- Bestgen A-K, Schulze P, Kuchinke L (2015) Odor Emotional Quality Predicts Odor Identification. *Chemical Senses* 40:517-523.
- Betella A, Verschure PFMJ (2016) The Affective Slider: A Digital Self-Assessment Scale for the Measurement of Human Emotions. *PLOS ONE* 11:e0148037.
- Bettison TM, Mahmut MK, Stevenson RJ (2013) The relationship between psychopathy and olfactory tasks sensitive to orbitofrontal cortex function in a non-criminal student sample. *Chemosensory Perception* 6:198-210
- Beyeler A, Dabrowska J (2020) Chapter 3 - Neuronal diversity of the amygdala and the bed nucleus of the stria terminalis. In: *Handbook of Behavioral Neuroscience* (Urban JH, Rosenkranz JA, eds), pp 63-100 *Handbook of Amygdala Structure and Function*. Elsevier. Available at:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780128151341000039> [Accessed January 9, 2023].

- Bhatnagar KP, Kennedy RC, Baron G, Greenberg RA (1987) Number of mitral cells and the bulb volume in the aging human olfactory bulb: A quantitative morphological study. *The Anatomical Record* 218:73–87.
- Bianchi F, Flisi S, Careri M, Riboni N, Resimini S, Sala A, Conti V, Mattarozzi M, Taddei S, Spadini C, Basini G, Grolli S, Cabassi CS, Ramoni R (2019) Vertebrate odorant binding proteins as antimicrobial humoral components of innate immunity for pathogenic microorganisms. *PLoS ONE* 14:e0213545.
- Bijur PE, Silver W, Gallagher EJ (2001) Reliability of the visual analog scale for measurement of acute pain. *Academic Emergency Medicine* 8:1153–1157.
- Billot P-E, Andrieu P, Biondi A, Vieillard S, Mbulin T, Millot J-L (2017) Cerebral bases of emotion regulation toward odours: A first approach. *Behav Brain Res* 317:37–45.
- Billot P-E, Comte A, Galliot E, Andrieu P, Bonnans V, Tatu L, Gharbi T, Moulin T, Millot J-L (2011) Time course of odorant- and trigeminal-induced activation in the human brain: an event-related functional magnetic resonance imaging study. *Neuroscience* 189:370–376.
- Birte-Antina W, Ilona C, Antje H, Thomas H (2018) Olfactory training with older people. *International Journal of Geriatric Psychiatry* 33:212–220.
- Blair RJ (1995) A cognitive developmental approach to mortality: investigating the psychopath. *Cognition* 57:1–29.
- Boehm N, Gasser B (1993) Sensory receptor-like cells in the human foetal vomeronasal organ. *Neuroreport* 4:867–870.
- Boesveldt S, de Graaf K (2017) The differential role of smell and taste for eating behavior. *Perception* 46:307–319.
- Boesveldt S, Frasnelli J, Gordon AR, Lundström JN (2010) The fish is bad: Negative food odors elicit faster and more accurate reactions than other odors. *Biological Psychology* 84:313–317.
- Bojanowski V, Hummel T (2012) Retronasal perception of odors. *Physiology and Behavior* 107:484–487.
- Bontempi C, Corbelin P, Brand G, Jacquot L (2023) Ortho- and Retronasal stimulations with specific food odours: Hedonic and familiarity ratings are related to chemosensory pleasure scale (CPS) scores. *Flavour and Fragrance Journal* Available at: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ffj.3743> [Accessed May 4, 2023].
- Bontempi C, Jacquot L, Brand G (2021) Sex differences in odor hedonic perception: an overview. *Frontiers in Neuroscience* 15:764520.
- Bontempi C, Jacquot L, Brand G (2022a) Diet and odor hedonic ratings: comparative study between vegetarians, flexitarians, and omnivores. *Nutritional Neuroscience*:1–11.
- Bontempi C, Jacquot L, Brand G (2022b) A study on the relationship between odor hedonic ratings and individual odor detection threshold. *Sci Rep* 12:18482

- Borg G (1982) A category scale with ratio properties for intermodal and interindividual comparisons. In: *Psychophysical judgment and the process of perception*, H. G. Geissler & P. Petzold. New York, NY: North-Holland Publishing Company.
- Borg G (1990) A General Model for Interindividual Comparison. In: *Recent Trends in Theoretical Psychology* (Baker WJ, Hyland ME, van Hezewijk R, Terwee S, eds), pp 439–444. *Recent Research in Psychology*. New York, NY: Springer US.
- Bradley MM, Codispoti M, Cuthbert BN, Lang PJ (2001) Emotion and motivation I: defensive and appetitive reactions in picture processing. *Emotion* 1: 276–298.
- Bradley MM, Lang PJ (1994) Measuring emotion: The self-assessment manikin and the semantic differential. *Journal of Behavior Therapy and Experimental Psychiatry* 25: 49–59.
- Brady S, Lalli P, Midha N, Chan A, Garven A, Chan C, Toth C (2013) Presence of Neuropathic Pain May Explain Poor Performances on Olfactory Testing in Diabetes Mellitus Patients. *Chemical Senses* 38: 497–507.
- Brämerson A, Johansson L, Ek L, Nordin S, Bende M (2004) Prevalence of Olfactory Dysfunction: The Skövde Population-Based Study. *Laryngoscope* 114: 733–737.
- Brand G (1999) La latéralisation olfactive chez l'homme—Revue de la littérature. *Clinical Neurophysiology* 29: 495–506.
- Brand G (2001) *L'olfaction: de la molécule au comportement*. (Solal Editeur, ed). Paris: Solal Editeur.
- Brand G (2006) Olfactory/trigeminal interactions in nasal chemoreception. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 30: 908–917.
- Brand G (2020) *Discovering Odors*. London: Wiley, ISTE.
- Brand G (2023) *L'odorat des animaux, Performances et adaptations*. EDP Sciences
- Brand G, Bontempi C, Jacquot L (2023) Impact of deep brain stimulation (DBS) on olfaction in Parkinson's disease: Clinical features and functional hypotheses. *Revue Neurologique*. In Press
- Brand G, Haaz V, Jacquot L (2012) Transitivity of odors preferences: constant and particularities in hedonic perception. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 98: 191–197.
- Brand G, Jacquot L (2001) Quality of odor and olfactory lateralization processes in humans. *Neuroscience Letters* 316: 91–94.
- Brand G, Millot JL (2001) Sex differences in human olfaction: between evidence and enigma. *Q J Exp Psychol B* 54: 259–270.
- Brand G, Millot JL, Biju C (2000) Comparison between monorhinal and birhinal olfactory stimulations in bilateral electrodermal recordings. *Comptes rendus de l'Académie des sciences Série III, Sciences de la vie* 323: 959–965.
- Brand G, Millot JL, Henquell D (2001) Complexity of olfactory lateralization processes revealed by functional imaging: a review. *Neurosci Biobehav Rev* 25: 159–166.

- Brand G, Millot JL, Saffaux M, Morand-Villeneuve N (2002) Lateralization in human nasal chemoreception: differences in bilateral electrodermal responses related to olfactory and trigeminal stimuli. *Behavioural Brain Research* 133:205-210.
- Brand G, Schaal B (2017) L'olfaction dans les troubles dépressifs: intérêts et perspectives. *L'Encéphale* 43:176-182.
- Brann DH et al. (2020) Non-neuronal expression of SARS-CoV-2 entry genes in the olfactory system suggests mechanisms underlying COVID-19-associated anosmia. *Sci Adv* 6:eabc5801.
- Brauchli P, Rüegg PB, Etzweiler F, Zeier H (1995) Electrocortical and autonomic alteration by administration of a pleasant and an unpleasant odor. *Chemical Senses* 20:505-515.
- Bremner EA, Mainland JD, Khan RM, Sobel N (2003) The prevalence of androstenone anosmia. *Chem Senses* 28:423-432.
- Brewer WJ, Wood SJ, McGorry PD, Francey SM, Phillips LJ, Yung AR, Anderson V, Copolov DL, Singh B, Velakoulis D, Pantelis C (2003) Impairment of olfactory identification ability in individuals at ultra-high risk for psychosis who later develop schizophrenia. *Am J Psychiatry* 160:1790-1794.
- Broks P, Young AW, Maratos EJ, Coffey PJ, Calder AJ, Isaac CL, Mayes AR, Hodges JR, Montaldi D, Cezayirli E, Roberts N, Hadley D (1998) Face processing impairments after encephalitis: amygdala damage and recognition of fear. *Neuropsychologia* 36:59-70.
- Broman DA, Nordin S (2000) Olfactory gender differences in sensation and perception. *International Journal of Psychophysiology* 35:329.
- Brondel L, Romer M, Van Wymelbeke V, Walla P, Jiang T, Deecke L, Rigaud D (2007) Sensory-specific satiety with simple foods in humans: No influence of BMI? *International Journal of Obesity* 31:987-995.
- Brothánková P, Vodička J, Bažant J (2020) The influence of a child's age on the evaluation of smells and their hedonistic assessment. *European Journal of Pediatrics* 180:745-749.
- Buck L, Axel R (1991) A novel multigene family may encode odorant receptors: A molecular basis for odor recognition. *Cell* 65:175-187.
- Buettner A, Otto S, Beer A, Mestres M, Schieberle P, Hummel T (2008) Dynamics of retronasal aroma perception during consumption: cross-linking on-line breath analysis with medico-analytical tools to elucidate a complex process. *Food Chemistry* 108:1234-1246.
- Burdack-Freitag A, Bullinger D, Mayer F, Breuer K (2011) Odor and taste perception at normal and low atmospheric pressure in a simulated aircraft cabin. *J Verbr Lebensm* 6:95-109.
- Burke SM, Cohen-Kettenis PT, Veltman DJ, Klink DT, Bakker J (2014) Hypothalamic Response to the Chemo-Signal Androstadienone in Gender Dysphoric Children and Adolescents. *Front Endocrinol (Lausanne)* 5:60.
- Buschhüter D, Smitka M, Puschmann S, Gerber JC, Witt M, Abolmaali ND, Hummel T (2008) Correlation between olfactory bulb volume and olfactory function. *NeuroImage* 42:498-502.
- Cabanac M (1971) Physiological Role of Pleasure. *Science* 173:1103-1107.

- Cahill L (2006) Why sex matters for neuroscience. *Nat Rev Neurosci* 7:477–484.
- Cain WS (1974) Contribution of the trigeminal nerve to perceived odor magnitude. *Ann N Y Acad Sci* 237:28–34.
- Cain WS (1976) Olfaction and the common chemical sense: some psychophysical contrasts. *Sensory Processes* 1:57–67.
- Cain WS (1979) To know with the nose: Keys to odor identification. *Science* 203:467–470.
- Cain WS, Gent JF (1991) Olfactory Sensitivity: Reliability, Generality, and Association With Aging. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance* 17:382–391.
- Cain WS, Gent JF, Goodspeed RB, Leonard G (1988) Evaluation of olfactory dysfunction in the Connecticut Chemosensory Clinical Research Center. *Laryngoscope* 98:83–88.
- Cain WS, Johnson F (1978) Lability of odor pleasantness: Influence of mere exposure. *Perception* 7:459–465.
- Caldas ASC, Facundes VLD, Melo TMA, Filho MGD, Pinheiro PF, da Silva HJ (2011) Modifications and evaluation of smell and taste functions in total laryngectomy: Systematic review. *JORNAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE FONOAUDIOLOGIA* 23:82–88.
- Calder AJ (1996) Facial Emotion Recognition after Bilateral Amygdala Damage: Differentially Severe Impairment of Fear. *Cognitive Neuropsychology* 13:699–745.
- Callara AL, Greco A, Frasnelli J, Rho G, Vanello N, Scilingo EP (2021) Cortical network and connectivity underlying hedonic olfactory perception. *J Neural Eng* 18.
- Cameron EL (2007) Measures of human olfactory perception during pregnancy. *Chem Senses* 32:775–782.
- Cameron EL (2014) Pregnancy and olfaction: a review. *Frontiers in Psychology* 5:67.
- Cameron JD, Goldfield GS, Doucet É (2012) Fasting for 24 h improves nasal chemosensory performance and food palatability in a related manner. *Appetite* 58:978–981.
- Campos J, Ramkhalawansingh R, Pichora-Fuller MK (2018) Hearing, self-motion perception, mobility, and aging. *Hearing Research* 369:42–55.
- Cantone E, Ciofalo A, Vodicka J, Iacono V, Mylonakis I, Scarpa B, Russo M, Iengo M, de Vincentiis M, Martini A, Ottaviano G (2017) Pleasantness of olfactory and trigeminal stimulants in different Italian regions. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology* 274:3907–3913.
- Cantoni P, Hudson R, Distel H, Laska M (1999) Changes in olfactory perception and dietary habits in the course of pregnancy: a questionnaire study. *Chemical Senses* 24:58.
- Camemolla SE, Hsieh JW, Sipione R, Landis BN, Kumfor F, Piguet O, Manuel AL (2020) Olfactory dysfunction in frontotemporal dementia and psychiatric disorders: A systematic review. *Neurosci Biobehav Rev* 118:588–611.
- Carstensen LL, DeLiema M (2018) The positivity effect: a negativity bias in youth fades with age. *Current opinion in behavioral sciences* 19:7–12.

- Caruso S, Grillo C, Agnello C, Maiolino L, Intelisano G, Serra A (2001) A prospective study evidencing rhinomanometric and olfactometric outcomes in women taking oral contraceptives. *Hum Reprod* 16:2288-2294.
- Caterina MJ, Julius D (2001) The vanilloid receptor: a molecular gateway to the pain pathway. *Annu Rev Neurosci* 24:487-517.
- Caterina MJ, Schumacher MA, Tominaga M, Rosen TA, Levine JD, Julius D (1997) The capsaicin receptor: a heat-activated ion channel in the pain pathway. *Nature* 389:816-824.
- Chabin T, Gabriel D, Comte A, Haffen E, Moulin T, Pazart L (2022) Interbrain emotional connection during music performances is driven by physical proximity and individual traits. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1508:178-195.
- Chalengon L, Thevenet M, Noury N, Bensafi M, Mandairon N (2022) Identification of new behavioral parameters to assess odorant hedonic value in humans: A naturalistic approach. *Journal of Neuroscience Methods* 366:109422.
- Chan JYK, García-Esquinas E, Ko OH, Tong MCF, Lin SY (2018) The association between diabetes and olfactory function in adults. *Chemical Senses* 43 Available at: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29126164/>.
- Chan RCK, Shi Y, Lai M, Wang Y, Wang Y, Kring AM (2012) The Temporal Experience of Pleasure Scale (TEPS): Exploration and Confirmation of Factor Structure in a Healthy Chinese Sample. *PLoS One* 7:e35352.
- Chan RCK, Wang Y, Huang J, Shi Y, Wang Y, Hong X, Ma Z, Li Z, Lai MK, Kring AM (2010) Anticipatory and consummatory components of the experience of pleasure in schizophrenia: cross-cultural validation and extension. *Psychiatry Res* 175:181-183.
- Chang SY, Glezer I (2018) The balance between efficient anti-inflammatory treatment and neuronal regeneration in the olfactory epithelium. *Neural Regeneration Research* 13:1711-1714.
- Chapman HA, Anderson AK (2012) Understanding disgust. *Ann N Y Acad Sci* 1251:62-76.
- Chapman HA, Kim DA, Susskind JM, Anderson AK (2009) In bad taste: evidence for the oral origins of moral disgust. *Science* 323:1222-1226.
- Chen V, Halpern BP (2007) Retronasal but not oral-cavity-only identification of "purely olfactory" odorants. *Chemical Senses* 33:107-118.
- Chen X, Xu J, Li B, Guo W, Zhang J, Hu J (2018) Olfactory impairment in first-episode schizophrenia: A case-control study, and sex dimorphism in the relationship between olfactory impairment and psychotic symptoms. *BMC Psychiatry* 18 Available at: [/pmc/articles/PMC6006724/?report=abstract](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6006724/?report=abstract)
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6006724/>.
- Chmelar S, Temmel A, Kier P, Toplak H, Pail E (2014) Olfactory disorders in oncology-an overview.
- Choi K-H, Kim J, Kwon OS, Kim MJ, Ryu YH, Park J-E (2017) Is heart rate variability (HRV) an adequate tool for evaluating human emotions? – A focus on the use of the International Affective Picture System (IAPS). *Psychiatry Research* 251:192-196.

- Choi R, Goldstein BJ (2018) Olfactory epithelium: Cells, clinical disorders, and insights from an adult stem cell niche. *Laryngoscope Investigative Otolaryngology* 3: 35–42.
- Chopra A, Baur A, Hummel T (2008) Thresholds and chemosensory event-related potentials to malodors before, during, and after puberty: Differences related to sex and age. *NeuroImage* 40:1257–1263.
- Chrea C, Grandjean D, Delplanque S, Cayeux I, Le Calvé B, Aymard L, Velazoo M, Sander D, Scherer KR (2009) Mapping the semantic space for the subjective experience of emotional responses to odors. *Chem Senses* 34: 49–62.
- Chung TWH et al. (2020) Olfactory Dysfunction in Coronavirus Disease 2019 Patients: Observational Cohort Study and Systematic Review. *Open Forum Infectious Diseases* 7: 199.
- Cingi C, Selouk A, Oghan F, Firat Y, Guvey A (2011) The physiological impact of high altitude on nasal and lower airway parameters. *Eur Arch Otorhinolaryngol* 268:841–844.
- Clepece M, Gossler A, Reich K, Kornhuber J, Thuerauf N (2010) The relation between depression, anhedonia and olfactory hedonic estimates-A pilot study in major depression. *Neuroscience Letters* 471: 139–143.
- Clepece M, Neumann K, Martus P, Nitsch M, Wielopolski J, Koch A, Kornhuber J, Reich K, Thuerauf N (2014) The psychophysical assessment of odor valence: Does an anchor stimulus influence the hedonic evaluation of odors? *Chemical Senses* 39: 17–25.
- Cohen LS, Soares CN, Vitonis AF, Otto MW, Harlow BL (2006) Risk for new onset of depression during the menopausal transition: the Harvard study of moods and cycles. *Arch Gen Psychiatry* 63: 385–390.
- Coleman ER, Grosberg BM, Robbins MS (2011) Olfactory hallucinations in primary headache disorders: Case series and literature review. *Cephalalgia* 31: 1477–1489.
- Colle R, El Asmar K, Verstuyft C, Lledo PM, Lazarini F, Chappell K, Deflesselle E, El Kader Ait Tayeb A, Falissard B, Duron E, Rotenberg S, Costemale-Lacoste JF, David DJ, Gressier F, Gardier AM, Hummel T, Becquemont L, Corruble E (2020) The olfactory deficits of depressed patients are restored after remission with venlafaxine treatment. *Psychological Medicine*: 1–9.
- Cometto-Muñiz JE, Abraham MH (2008) Human olfactory detection of homologous n-alcohols measured via concentration-response functions. *Pharmacol Biochem Behav* 89: 279–291.
- Cometto-Muñiz JE, Abraham MH (2009a) Olfactory psychometric functions for homologous 2-ketones. *Behav Brain Res* 201: 207–215.
- Cometto-Muñiz JE, Abraham MH (2009b) Olfactory detectability of homologous n-alkylbenzenes as reflected by concentration-detection functions in humans. *Neuroscience* 161: 236–248.
- Cometto-Muñiz JE, Abraham MH (2010) Odor detection by humans of lineal aliphatic aldehydes and helional as gauged by dose-response functions. *Chem Senses* 35: 289–299.
- Cometto-Muñiz JE, Cain WS, Abraham MH, Gil-Lostes J (2008) Concentration-detection functions for the odor of homologous n-acetate esters. *Physiol Behav* 95: 658–667.

- Cometto-Muñiz JE, Hernández SM (1990) Odorous and pungent attributes of mixed and unmixed odorants. *Perception & Psychophysics* 47: 391–399.
- Cook S, Kokmotou K, Soto V, Fallon N, Tyson-Carr J, Thomas A, Giesbrecht T, Field M, Stancak A (2017) Pleasant and unpleasant odour-face combinations influence face and odour perception: An event-related potential study. *Behavioural Brain Research* 33: 304–313.
- Coppin G, Delplanque S, Cayeux I, Porcherot C, Sander D (2010) I'm no longer torn after choice: How explicit choices implicitly shape preferences of odors. *Psychological Science* 21: 489–493.
- Costa I, Rodrigues B, Dias L (2021) Congenital Agenesis of the Olfactory Bulbs: What to Suspect? *Cureus* 13:e12659.
- Costafreda SG, Brammer MJ, David AS, Fu CHY (2008) Predictors of amygdala activation during the processing of emotional stimuli: a meta-analysis of 385 PET and fMRI studies. *Brain Res Rev* 58: 57–70.
- Costanzo RM, Becker DP (1986) Smell and taste disorders in head injury and neurosurgery patients. In: *Clinical Measurements of Taste and Smell.*, H.L. Meiselman and R.S. Rivlin., pp 565–578. New York.
- Costanzo RM, Reiter RJ, Yelverton JC (2012) Smell and Taste. In: *Brain Injury Medicine: Principles and Practice, Demos.*, pp 794–808. New York.
- Costanzo RM, Zasler ND (1991) Head Trauma. In: *Smell and Taste in Health and Disease*, Raven Press, pp 711–730. New York.
- Courtiol E, Wilson DA, Connelly WM, Plailly J, Slotnick B (2015) The olfactory thalamus: unanswered questions about the role of the mediodorsal thalamic nucleus in olfaction. *Frontiers in Neural Circuits* 9:49.
- Cousens GA, Fotis MM, Bradshaw CM, Ramirez-Alvarado YM, McKittrick CR (2022) Characterization of Retronasal Airflow Patterns during Intraoral Fluid Discrimination Using a Low-Cost, Open-Source Biosensing Platform. *Sensors* 22:6817.
- Cowan CSM, Dinan TG, Cryan JF (2020) Annual Research Review: Critical windows– the microbiota-gut-brain axis in neurocognitive development. *Journal of Child Psychology and Psychiatry* 61: 353–371.
- Cowart BJ, Flynn-Rodden K, McGeady SJ, Lowry LD (1993) Hyposmia in allergic rhinitis. *The Journal of Allergy and Clinical Immunology* 91: 747–751.
- Craig ADB (2009) How do you feel—now? The anterior insula and human awareness. *Nat Rev Neurosci* 10: 59–70.
- Cristovam E, Russell C, Paterson A, Reid E (2000) Gender preference in hedonic ratings for espresso and espresso-milk coffees. *Food Quality and Preference* 11: 437–444.
- Crow AJD, Janssen JM, Vickers KL, Parish-Morris J, Moberg PJ, Roalf DR (2020) Olfactory Dysfunction in Neurodevelopmental Disorders: A Meta-analytic Review of Autism Spectrum Disorders, Attention Deficit/Hyperactivity Disorder and Obsessive–Compulsive Disorder. *Journal of Autism and Developmental Disorders* 50: 2685–2697.

- Croy I, Bendas J, Wittrodt N, Lenk M, Joraschky P, Weidner K (2017) Gender-Specific Relation Between Olfactory Sensitivity and Disgust Perception. *Chem Senses* 42:487–492.
- Croy I, Buschhüter D, Seo H-S, Negoias S, Hummel T (2010) Individual significance of olfaction: development of a questionnaire. *Eur Arch Otorhinolaryngol* 267:67–71.
- Croy I, Maboshe W, Hummel T (2013) Habituation effects of pleasant and unpleasant odors. *International Journal of Psychophysiology* 88:104–108.
- Cumming AG, Matthews NL, Park S (2011) Olfactory identification and preference in bipolar disorder and schizophrenia. *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience* 261:251–259.
- Cupchik G, Phillips K, Truong H (2005) Sensitivity to the cognitive and affective qualities of odours. *Cognition and Emotion* 19:121–131.
- Czerny M, Brueckner R, Kirchoff E, Schmitt R, Buettner A (2011) The influence of molecular structure on odor qualities and odor detection thresholds of volatile alkylated phenols. *Chemical Senses* 36:539–553.
- Dalton P, Doty RL, Murphy C, Frank R, Hoffman HJ, Maute C, Kallen MA, Slotkin J (2013) Olfactory assessment using the NIH Toolbox. *Neurology* 80:S32–S36.
- Dalton PH, Opiekun RE, Gould M, McDermott R, Wilson T, Maute C, Ozdener MH, Zhao K, Emmett E, Lees PSJ, Herbert R, Moline J (2010) Chemosensory Loss: Functional Consequences of the World Trade Center Disaster. *Environ Health Perspect* 118:1251–1256.
- D'Aniello B, Semin GR, Scandurra A, Pinelli C (2017) The Vomeronasal Organ: A Neglected Organ. *Frontiers in Neuroanatomy* 11 Available at: <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fnana.2017.00070> [Accessed June 21, 2022].
- Dantec M, Chalencón L, Thévenet M, Adrar I, Baudino S, Mandairon N, Bensafi M (2023) Measuring Hedonic Behaviors to Food Odors in Children. In: *Basic Protocols on Emotions, Senses, and Foods* (Bensafi M, ed), pp 131–143 *Methods and Protocols in Food Science*. New York, NY: Springer US. Available at: https://doi.org/10.1007/978-1-0716-2934-5_11 [Accessed March 21, 2023].
- Darwin C (1872) *The Expression of Emotions in Man and Animals*. Oxford: Oxford Press. Available at: <https://content.apa.org/PsycBOOKS/toc/10001> [Accessed June 23, 2022].
- Das Chakraborty S, Chang H, Hansson BS, Sachse S (2022) Higher-order olfactory neurons in the lateral horn support odor valence and odor identity coding in *Drosophila*. *Elife* 11:e74637.
- Davidson null, Irwin null (1999) The functional neuroanatomy of emotion and affective style. *Trends Cogn Sci* 3:11–21.
- Dazzi F, Nitto SD, Zambetti G, Loredi C, Ciofalo A (2013) Alterations of the Olfactory-Gustatory Functions in Patients with Eating Disorders. *European Eating Disorders Review* 21:382–385.
- de Araujo IE, Rolls ET, Velasco MI, Margot C, Cayeux I (2005) Cognitive Modulation of Olfactory Processing. *Neuron* 46:671–679.
- de Groot JHB, Smeets MAM, Rowson MJ, Bulsing PJ, Blonk CG, Wilkinson JE, Semin GR (2015) A Sniff of Happiness. *Psychol Sci* 26:684–700.

- de Kloet ER, Oitzl MS, Joëls M (1999) Stress and cognition: are corticosteroids good or bad guys? *Trends Neurosci* 22:422-426
- De Wijk RA, Cain WS (1994) Odor quality: Discrimination versus free and cued identification. *Perception & Psychophysics* 56:12-18
- de Wijk RA, Kooijman V, Verhoeven RHG, Holthuysen NTE, de Graaf C (2012) Autonomic nervous system responses on and facial expressions to the sight, smell, and taste of liked and disliked foods. *Food Quality and Preference* 26:196-203
- Deems DA, Doty RL (1987) Age-related changes in the phenyl ethyl alcohol odor detection threshold. *Transactions - Pennsylvania Academy of Ophthalmology and Otolaryngology* 39:646-650
- Deems DA, Doty RL, Settle RG, Moore-Gillon V, Shaman P, Mester AF, Kimmelman CP, Brightman VJ, Snow JB (1991) Smell and Taste Disorders, A Study of 750 Patients From the University of Pennsylvania Smell and Taste Center. *Archives of Otolaryngology-Head and Neck Surgery* 117:519-528
- Delgado-Losada ML, Delgado-Lima AH, Bouhaben J (2020) Spanish Validation for Olfactory Function Testing Using the Sniffin' Sticks Olfactory Test: Threshold, Discrimination, and Identification. *Brain Sci* 10:E943
- DeLoach LJ, Higgins MS, Caplan AB, Stiff JL (1998) The Visual Analog Scale in the Immediate Postoperative Period. *Anesthesia & Analgesia* 86:102-106
- Delplanque S, Chrea C, Scherer KR (2013) Quelles émotions sont provoquées par des odeurs? In: *Odeurs et émotions: le nez a ses raisons...*, Benoist Schaal, Camille Ferdenzi et Olivier Wathelet., pp 85-113 Sciences. Dijon: Éditions Universitaires de Dijon.
- Delplanque S, Coppin G, Bloesch L, Cayeux I, Sander D (2015) The mere exposure effect depends on an odor's initial pleasantness. *Frontiers in Psychology* 6 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyg.2015.00920> [Accessed January 30, 2023].
- Delplanque S, Grandjean D, Chrea C, Coppin G, Aymard L, Cayeux I, Margot C, Velasco MI, Sander D, Scherer KR (2009) Sequential Unfolding of Novelty and Pleasantness Appraisals of Odors: Evidence From Facial Electromyography and Autonomic Reactions. *Emotion* 9:316-328
- Demarquay G, Rymin P, Royet JP (2007) Revue générale Olfaction et pathologies neurologiques: revue de la littérature. *Revue Neurologique* 163:155-167.
- Demattè ML, Sanabria D, Spence C (2009) Olfactory Discrimination: When Vision Matters? *Chemical Senses* 34:103-109.
- Demtl B, Schöpf V, Kollindorfer K, Lanzenberger R (2013) Menstrual cycle phase and duration of oral contraception intake affect olfactory perception. *Chemical Senses* 38:67-75
- Desai M, Agadi JB, Karthik N, Praveenkumar S, Netto AB (2015) Olfactory abnormalities in temporal lobe epilepsy. *Journal of Clinical Neuroscience* 22:1614-1618
- Devanand DP (2016) Olfactory Identification Deficits, Cognitive Decline, and Dementia in Older Adults. *The American Journal of Geriatric Psychiatry* 24:1151-1157.

- Devos M, Patte F, Rouault J, Laffort P, Gemert LJV (1990) *Standardized Human Olfactory Thresholds*. Oxford, New York: Oxford University Press
- Di Benedetto M, Lindner H, Hare DL, Kent S (2005) A Cardiac Depression Visual Analogue Scale for the brief and rapid assessment of depression following acute coronary syndromes. *Journal of Psychosomatic Research* 59:223–229.
- Di Nardo W, Di Girolamo S, Galli A, Meduri G, Paludetti G, De Rossi G (2000) Olfactory Function Evaluated by SPECT. *American Journal of Rhinology* 14:57–61.
- Dieris M, Ahuja G, Krishna V, Korsching SI (2017) A single identified glomerulus in the zebrafish olfactory bulb carries the high-affinity response to death-associated odor cadaverine. *Sci Rep* 7:40892.
- Dijksterhuis GB, Møller P, Bredie WLP, Rasmussen G, Martens M (2002) Gender and handedness effects on hedonicity of laterally presented odours. *Brain Cogn* 50:272–281.
- Dileo JF, Brewer WJ, Hopwood M, Anderson V, Creamer M (2008) Olfactory identification dysfunction, aggression and impulsivity in war veterans with post-traumatic stress disorder. *Psychological Medicine* 38:523–531.
- Dilks DD, Dalton P, Beauchamp GK (1999) Cross-cultural variation in responses to malodors. *Chemical Senses* 24:599.
- Dimberg U (1990) For Distinguished Early Career Contribution to Psychophysiology: Award Address, 1988 Facial Electromyography and Emotional Reactions. *Psychophysiology* 27:481–494.
- Ding D, Liang X, Xiao Z, Wu W, Zhao Q, Cao Y (2020) Can dementia be predicted using olfactory identification test in the elderly? A Bayesian network analysis. *Brain and Behavior* Available at: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/brb3.1822>
- Dishman RK, Nakamura Y, Garcia ME, Thompson RW, Dunn AL, Blair SN (2000) Heart rate variability, trait anxiety, and perceived stress among physically fit men and women. *International Journal of Psychophysiology* 37:121–133.
- Distel H, Ayabe-Kanamura S, Martinez-Gomez M, Schicker I, Kobayashi M, Saito S, Hudson R (1999) Perception of everyday odors correlation between intensity, familiarity and strength of hedonic judgement. *Chemical Senses* 24:191–199.
- Distel H, Hudson R (2001) Judgement of Odor Intensity is Influenced by Subjects' Knowledge of the Odor Source. *Chemical Senses* 26:247–251.
- Djordjevic J, Jones-Gotman M, De Sousa K, Chertkow H (2008a) Olfaction in patients with mild cognitive impairment and Alzheimer's disease. *Neurobiology of Aging* 29:693–706.
- Djordjevic J, Lundstrom JN, Clément F, Boyle JA, Pouliot S, Jones-Gotman M (2008b) A rose by any other name: Would it smell as sweet? *Journal of Neurophysiology* 99:386–393.
- Dodé C, Hardelin JP (2009) Kallmann syndrome. *European Journal of Human Genetics* 17:139–146.
- Doorduijn AS, de van der Schueren MAE, van de Rest O, de Leeuw FA, Fieldhouse JLP, Kester MI, Teunissen CE, Scheltens P, van der Flier WM, Visser M, Boesveldt S (2020) Olfactory and gustatory functioning and food preferences of patients with Alzheimer's disease and mild

- cognitive impairment compared to controls: the NUDAD project. *Journal of Neurology* 267:144-152
- Doty RL (1975a) An examination of relationships between the pleasantness, intensity, and concentration of 10 odorous stimuli. *Perception & Psychophysics* 17: 492-496
- Doty RL (1975b) Intranasal trigeminal detection of chemical vapors by humans. *Physiology & Behavior* 14: 855-859.
- Doty RL (2012) Olfactory dysfunction in Parkinson's disease. *Nature Reviews Neurology* 15: 329-339.
- Doty RL (2015) Neurotoxic exposure and impairment of the chemical senses of taste and smell. In: *Handbook of Clinical Neurology*, pp 299-324. Elsevier B.V.
- Doty RL, Applebaum S, Zusho H, Settle RG (1985) Sex differences in odor identification ability: A cross-cultural analysis. *Neuropsychologia* 23: 667-672
- Doty RL, Brugger WE, Jurs PC, Omdorff MA, Snyder PJ, Dale Lowry L, Brugger WE, Jurs PC, Omdorff MA, Snyder PJ, LOWRY Intranasal LD (1978a) Intranasal Trigeminal Stimulation from Odorous Volatiles. Psychometric Responses from Anosmic and Normal Humans I. *Physiology & Behavior* 20:175-185.
- Doty RL, Brugger WE, Jurs PC, Omdorff MA, Snyder PJ, Lowry LD (1978b) Intranasal trigeminal stimulation from odorous volatiles: psychometric responses from anosmic and normal humans. *Physiol Behav* 20:175-185.
- Doty RL, Cameron EL (2009) SEX DIFFERENCES AND REPRODUCTIVE HORMONE INFLUENCES ON HUMAN ODOR PERCEPTION. *Physiology and Behavior* 97: 213-228.
- Doty RL, Deems DA, Stellar S (1988) Olfactory dysfunction in parkinsonism: A general deficit unrelated to neurologic signs, disease stage, or disease duration. *Neurology* 38:1237-1244.
- Doty RL, Ford M, Preti G, Huggins GR (1975) Changes in the Intensity and Pleasantness of Human Vaginal Odors During the Menstrual Cycle. *Science* 190:1316-1318
- Doty RL, Green PA, Ram C, Yankell SL (1982) Communication of gender from human breath odors: Relationship to perceived intensity and pleasantness. *Hormones and Behavior* 16:13-22
- Doty RL, Kamath V (2014) The influences of age on olfaction: A review. *Frontiers in Psychology* 5 Available at: /pmc/artides/PMC3916729/?report=abstract <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/artides/PMC3916729/>.
- Doty RL, Marcus A, Lee WW (1996) Development of the 12-item Cross-Cultural Smell Identification Test (CC-SIT). *The Laryngoscope* 106: 353-356
- Doty RL, Omdorff MM, Leyden J, Kligman A (1978c) Communication of gender from human axillary odors: Relationship to perceived intensity and hedonicity. *Behavioral Biology* 23:373-380
- Doty RL, Perl DP, Steele JC, Chen KM, Pierce JD, Reyes P, Kurland LT (1991a) Olfactory dysfunction in three neurodegenerative diseases - PubMed. *Geriatrics* 46:47-52

- Doty RL, Perl DP, Steele JC, Chen KM, Pierce JD, Reyes P, Kurland LT (1991b) Odor identification deficit of the parkinsonism-dementia complex of Guam: Equivalence to that of Alzheimer's and idiopathic Parkinson's disease. *Neurology* 41:77-80.
- Doty RL, Petersen I, Mensah N, Christensen K (2011) Genetic and environmental influences on odor identification ability in the very old. *Psychology and Aging* 26:864-871.
- Doty RL, Reyes PF, Gregor T (1987) Presence of both odor identification and detection deficits in alzheimer's disease. *Brain Research Bulletin* 18:597-600.
- Doty RL, Shaman P, Applebaum SL, Giberson R, Siksorski L, Rosenberg L (1984a) Smell Identification Ability: Changes with Age. *Science* 226:1441-1443.
- Doty RL, Shaman P, Dann M, Doty RL, Shaman P, Development MD (1984b) Development of the University of Pennsylvania Smell Identification Test: A Standardized Microencapsulated Test of Olfactory Function. *Physiology & Behavior* 32:489-502.
- Doty RL, Yousem DM, Pham LT, Kreshah AA, Gechle R, Lee VW (1997) Olfactory dysfunction in patients with head trauma. *Archives of Neurology* 54:1131-1140.
- Doucette W, Gire DH, Whitesell J, Carmean V, Lucero MIT, Restrepo D (2011) Associative Cortex Features in the First Olfactory Brain Relay Station. *Neuron* 69:1176-1187.
- Døving KB, Trotier D (1998) Structure and function of the vomeronasal organ. *J Exp Biol* 201:2913-2925.
- Drummond M, Douglas J, Olver J (2018) A Prospective Analysis of Olfactory Impairment Recovery after Severe Traumatic Brain Injury. *Journal of Head Trauma Rehabilitation* 33:53-61.
- Duda-Sobczak A, Araszkievicz A, Urbas M, Borucki L, Kulas K, Chudzinski M, Suwalska A, Zozulinska-Ziolkiewicz D (2017) Impaired olfactory function is related to the presence of neuropathy in adults with type 1 diabetes. *Diabetes and Vascular Disease Research* 14:139-143.
- Dulac C, Axel R (1995) A novel family of genes encoding putative pheromone receptors in mammals. *Cell* 83:195-206.
- Dulac C, Torello AT (2003) Molecular detection of pheromone signals in mammals: from genes to behaviour. *Nat Rev Neurosci* 4:551-562.
- Duncan HJ, Seiden AM (1995) Long-term Follow-up of Olfactory Loss Secondary to Head Trauma and Upper Respiratory Tract Infection. *Archives of Otolaryngology-Head and Neck Surgery* 121:1183-1187.
- Ebrahimi H, Mardani A, Basirinezhad MH, Hamidzadeh A, Eskandari F (2022) The effects of Lavender and Chamomile essential oil inhalation aromatherapy on depression, anxiety and stress in older community-dwelling people: A randomized controlled trial. *EXPLORE* 18:272-278.
- Ekman P (1992) Are there basic emotions? *Psychological Review* 99:550-553.
- Ekman P, Friesen VW (1978) *Facial Action Coding System: A Technique for the Measurement of Facial Movement.*, Consulting Psychologists Press. California.

- Ekman P, Friesen WW, Ellsworth P (1972) *Emotion in the human face: Guidelines for research and an integration of findings*. Oxford, England: Pergamon Press
- Elsherif H s, Landis B n., Hamad M h., Hugentobler M, Bahig S m., Gamaa A m., Lacroix J s. (2007) Olfactory function and nasal nitric oxide. *Clinical Otolaryngology* 32:356-360
- Engen T (1965) Psychophysical analysis of the odor intensity of homologous alcohols. *Journal of Experimental Psychology* 70:611-616
- Ennis M, Puche AC, Holy T, Shipley MT (2015) The Olfactory System. In: *The Rat Nervous System*, 4ème édition., pp 761-803. Elsevier Inc. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-374245-2.00027-9>.
- Espinosa-Jovel C, Toledano R, Jiménez-Huete A, Aledo-Serrano Á, García-Morales I, Campo P, Gil-Nagel A (2019) Olfactory function in focal epilepsies: Understanding mesial temporal lobe epilepsy beyond the hippocampus. *Epilepsia Open* 4:487-492
- Evans WJ, Qui L, Starr A (1995) Olfactory event-related potentials in normal human subjects: effects of age and gender. *ELSEVIER Electroencephalography and clinical Neurophysiology* 95:293-301.
- Eysenck SBG, Eysenck HJ, Barrett P (1985) A revised version of the psychoticism scale. *Personality and Individual Differences* 6:21-29.
- Faras H, Al Ateeqi N, Tidmarsh L (2010) Autism spectrum disorders. *Annals of Saudi Medicine* 30:295-300
- Farhadian SF, Suárez-Fariñas M, Cho CE, Pellegrino M, Vosshall LB (2012) Post-fasting olfactory, transcriptional, and feeding responses in *Drosophila*. *Physiol Behav* 105:544-553
- Fedoroff IC, Stoner SA, Andersen AE, Doty RL, Rolls BJ (1995) Olfactory dysfunction in anorexia and bulimia nervosa. *International Journal of Eating Disorders* 18:71-77.
- Feinstein JS, Adolphs R, Damasio AR, Tranel D (2011) The human amygdala and the induction and experience of fear. *Curr Biol* 21:34-38
- Feldman LA (1995) Variations in the Circumplex Structure of Mood. *Personality and Social Psychology Bulletin* 21:806-817.
- Felnhöfer A, Kothgassner OD, Schmidt M, Heinzle A-K, Beutl L, Hlavacs H, Kryspin-Exner I (2015) Is virtual reality emotionally arousing? Investigating five emotion inducing virtual park scenarios. *International Journal of Human-Computer Studies* 82:48-56
- Felten DL, Shetty AN (2011) *Atlas de Neurosciences humaines de Netter Neuroanatomie-Neurophysiologie*, 2ème édition. Issy-Les-Moulineaux: Elsevier Masson.
- Feng G, Zhou W (2019) Nostril-specific and structure-based olfactory learning of chiral discrimination in human adults. *eLife* 8:1-12
- Ferdenzi C, Delplanque S, Barbosa P, Court K, Guinard J-X, Guo T, Craig Roberts S, Schirmer A, Porcherot C, Cayeux I, Sander D, Grandjean D (2013a) Affective semantic space of scents. Towards a universal scale to measure self-reported odor-related feelings. *Food Quality and Preference* 30:128-138

- Ferdenzi C, Fournel A, Thévenet M, Coppin G, Bensafi M (2015) Viewing olfactory affective responses through the sniff prism: Effect of perceptual dimensions and age on olfactomotor responses to odors. *Frontiers in Psychology* 6:1776.
- Ferdenzi C, Jossain P, Digard B, Luneau L, Djordjevic J, Bensafi M (2017) Individual Differences in Verbal and Non-Verbal Affective Responses to Smells: Influence of Odor Label Across Cultures. *Chemical Senses* 42:37–46.
- Ferdenzi C, Poncelet J, Rouby C, Bensafi M (2014) Repeated exposure to odors induces affective habituation of perception and sniffing. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* 8:1–10.
- Ferdenzi C, Razafindrazaka H, Baldovini N, Poupon D, Pierron D, Bensafi M (2019) Influence of gender and culture on the perception of acidic compounds of human body odor. *Physiology and Behavior* 210:112561.
- Ferdenzi C, Roberts SC, Schirmer A, Delplanque S, Cekic S, Porcherot C, Cayeux I, Sander D, Grandjean D (2013b) Variability of affective responses to odors: Culture, gender, and olfactory knowledge. *Chemical Senses* 38:175–186.
- Ferdenzi C, Schirmer A, Roberts SC, Delplanque S, Porcherot C, Cayeux I, Velasco MI, Sander D, Scherer KR, Grandjean D (2011) Affective dimensions of odor perception: A comparison between swiss, British, and singaporean populations. *Emotion* 11:1168–1181.
- Fernandez P, Bensafi M, Rouby C, Giboreau A (2013) Does olfactory specific satiety take place in a natural setting? *Appetite* 60:1–4.
- Fessler DMT, Arguello AP, Mekdara JM, Macias R (2003) Disgust sensitivity and meat consumption: a test of an emotivist account of moral vegetarianism. *Appetite* 41:31–41.
- Fischer EW, Lund VJ, Rutman A (1992) The human nasal mucosa after deprivation of airflow: a study of laryngectomy patients. *Rhinology* 30:5–10.
- Flohr ELR, Erwin E, Croy I, Hummel T (2017) Sad man's nose: Emotion induction and olfactory perception. *Emotion* 17:369–378.
- Fondberg R, Lundström JN, Blöchl M, Olsson MJ, Seubert J (2018) Multisensory flavor perception: The relationship between congruency, pleasantness, and odor referral to the mouth. *Appetite* 125:244–252.
- Forestell CA, Mennella JA (2005) Children's hedonic judgments of cigarette smoke odor: Effects of parental smoking and maternal mood. *Psychology of Addictive Behaviors* 19:423–432.
- Fournel A, Ferdenzi C, Sezille C, Rouby C, Bensafi M (2016) Multidimensional representation of odors in the human olfactory cortex. *Human Brain Mapping* 37:2161–2172.
- Francis S, Rolls ET, Bowtell R, McGlone F, O'Doherty J, Browning A, Clare S, Smith E (1999) The representation of pleasant touch in the brain and its relationship with taste and olfactory areas. *Neuroreport* 10:453–459.
- François A, Grebert D, Rhimi M, Mariadassou M, Naudon L, Rabot S, Meunier N (2016) Olfactory epithelium changes in germfree mice. *Scientific Reports* 6:24687.

- Frank RA, Dulay MF, Gesteland RC (2003) Assessment of the Sniff Magnitude Test as a clinical test of olfactory function. *Physiol Behav* 78:195-204.
- Frasnelli J, Hummel T (2007) Interactions between the chemical senses: Trigeminal function in patients with olfactory loss. *International Journal of Psychophysiology* 65:177-181.
- Frasnelli J, Lundström JN, Boyle JA, Katsarkas A, Jones-Gotman M (2010) The Vomeronasal Organ is not Involved in the Perception of Endogenous Odors. *Human Brain Mapping* 32:450-460.
- Frasnelli J, Ungermann M, Hummel T (2008) Ortho- and retronasal presentation of olfactory stimuli modulates odor percept. *Chemosensory Perception* 1:9-15.
- Fujii M, Fukazawa K, Hatta C, Yasuno H, Sakagami M (2002) Olfactory acuity after total laryngectomy. *Chemical Senses* 27:117-121.
- Fujio H, Inokuchi G, Tatehara S, Kuroki S, Fukuda Y, Kowa H, Nibu KI (2019) Characteristics of smell identification test in patients with parkinson disease. *Clinical and Experimental Otorhinolaryngology* 12:206-211.
- Fulbright RK, Skudlarski P, Lacadie CM, Warrenburg S, Bowers AA, Gore JC, Wexler BE (1998) Functional MR imaging of regional brain responses to pleasant and unpleasant odors. *AJNR Am J Neuroradiol* 19:1721-1726.
- Fuller GN, Guiloff RJ (1987) Migrainous olfactory hallucinations. *Neurosurgery, and Psychiatry* 50:1688-1690.
- Gaby JM, Bakke AJ, Baker AN, Hopfer H, Hayes JE (2020) Individual differences in thresholds and consumer preferences for rotundone added to red wine. *Nutrients* 12:2522.
- Gadziola MA, Stetzk LA, Wright KN, Milton AJ, Arakawa K, del Mar Cortijo M, Wesson DW (2020) A Neural System that Represents the Association of Odors with Rewarded Outcomes and Promotes Behavioral Engagement. *Cell Rep* 32:107919.
- Gadziola MA, Tylicki KA, Christian DL, Wesson DW (2015) The olfactory tubercle encodes odor valence in behaving mice. *J Neurosci* 35:4515-4527.
- Galle S, Courchesne V, Frasnelli J, Galle SA, Mottron L (2013) Olfaction in the autism spectrum: Trigeminal system. View project. Strength-informed parent-mediated intervention for young autistic children. View project. Olfaction in the autism spectrum. *Perception* 42:341-355.
- Gamsakhurdashvili D, Antov MI, Lübke KT, Pause BM, Stockhorst U (2021) The role of olfaction and sex-hormone status in empathy-related measures. *Physiology & Behavior* 230:113289.
- Gard DE, Gard MG, Kring AM, John OP (2006) Anticipatory and consummatory components of the experience of pleasure: A scale development study. *Journal of Research in Personality* 40:1086-1102.
- Gautier Y, Bergeat D, Serrand Y, Réthoré N, Mahéroul M, Malbert CH, Meurice P, Coquery N, Moirand R, Val-Laillet D (2022) Le régime occidental, l'obésité et la chirurgie bariatrique modulent l'anxiété, les habitudes alimentaires et la réponse cérébrale au goût sucré. *Med Sci (Paris)* 38:125-129.

- Gellrich J, Sparing-Paschke LM, Thieme T, Schwabe K, Dworschak A, Hummel T, Schriever VA (2019) Normative data for olfactory threshold and odor identification in children and adolescents. *International Journal of Pediatric Otorhinolaryngology* 123:5-9.
- Gellrich J, Stetzler C, Oleszkiewicz A, Hummel T, Schriever VA (2017) Olfactory threshold and odor discrimination ability in children – evaluation of a modified “Sniffin’ Sticks” test. *Scientific Reports* 7.
- Gershon RC, Cella D, Fox NA, Havlik RJ, Hendrie HC, Wagster MV (2010) Assessment of neurological and behavioural function: the NIH Toolbox. *Lancet Neurol* 9:138-139.
- Getchell TV, Kwong K, Saunders CP, Stromberg AJ, Getchell ML (2006) Leptin regulates olfactory-mediated behavior in ob/ob mice. *Physiology & Behavior* 87:848-856.
- Gilbert AN, Martin R, Kemp SE (1996) Cross-modal correspondence between vision and olfaction: the color of smells. *Am J Psychol* 109:335-351.
- Gilbert AN, Wysocki CJ (1991) Quantitative assessment of olfactory experience during pregnancy. *Psychosomatic Medicine* 53:693-700.
- Gilbert P, McEwan K, Mitra R, Richter A, Franks L, Mills A, Bellew R, Gale C (2009) An exploration of different types of positive affect in students and patients with a bipolar disorders. *Clinical Neuropsychiatry: Journal of Treatment Evaluation* 6:135-143.
- Ginieis R, Abeywickrema S, Oey I, Peng M (2022) Testing Links of Food-Related Olfactory Perception to Peripheral Ghrelin and Leptin Concentrations. *Front Nutr* 9:888608.
- Giraldo M, Buodo G, Sarlo M (2019) Food processing and emotion regulation in vegetarians and omnivores: An event-related potential investigation. *Appetite* 141:104334.
- Glass ST, Lingg E, Heuberger E (2014) Do ambient urban odors evoke basic emotions? *Frontiers in Psychology* 5:1-11.
- Glezer I, Malnic B (2019) Olfactory receptor function. In: *Handbook of Clinical Neurology*, pp 67-78. *Smell and Taste*. Amsterdam: Elsevier. Available at: <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63855-7.00005-8>
- Gruchowski A, Czarniecka-Skubina E, Kostyra E, Wasiak-Zys G, Bylinka K (2021) Sensory Features, Liking and Emotions of Consumers towards Classical, Molecular and Note by Note Foods. *Foods* 10:133.
- Gogolla N (2017) The insular cortex. *Current Biology* 27:R580-R586.
- Goldberg EM, Wang K, Goldberg J, Aliani M (2018) Factors affecting the ortho- and retronasal perception of flavors: A review. *Crit Rev Food Sci Nutr* 58:913-923.
- Good KP, Leslie RA, McGlone J, Milliken HJ, Kopala LC (2007) Sex differences in olfactory function in young patients with psychotic disorders. *Schizophrenia Research* 97:97-102.
- Gottfried JA, Deichmann R, Winston JS, Dolan RJ (2002a) Functional Heterogeneity in Human Olfactory Cortex: An Event-Related Functional Magnetic Resonance Imaging Study. *J Neurosci* 22:10819-10828.

- Gottfried JA, Dolan RJ (2003) The nose smells what the eye sees: crossmodal visual facilitation of human olfactory perception. *Neuron* 39:375–386
- Gottfried JA, O'Doherty J, Dolan RJ (2002b) Appetitive and Aversive Olfactory Learning in Humans Studied Using Event-Related Functional Magnetic Resonance Imaging. *J Neurosci* 22:10829–10837.
- Gouveri E, Katotomichelakis M, Gouveris H, Danielides V, Maltezos E, Papanas N (2014) Olfactory dysfunction in type 2 diabetes mellitus: An additional manifestation of microvascular disease? *Angiology* 65:869–876
- Gower DB, Bird S, Sharma P, House FR (1985) Axillary 5 α -androst-16-en-3-one in men and women: Relationships with olfactory acuity to odorous 16-androstenes. *Experientia* 41:1134–1136
- Grammer K (1993) 5- α -androst-16-en-3 α -on: A male pheromone? A brief report. *Ethology and Sociobiology* 14:201–207.
- Green BG, Dalton P, Cowart B, Shaffer G, Rankin K, Higgins J (1996) Evaluating the 'Labeled Magnitude Scale' for Measuring Sensations of Taste and Smell. *Chemical Senses* 21:323–334.
- Green BG, Shaffer GS, Gilmore MM (1993) Derivation and evaluation of a semantic scale of oral sensation magnitude with apparent ratio properties. *Chemical Senses* 18:683–702
- Green DM, Swets JA (1966) *Signal detection theory and psychophysics*. Oxford, England: John Wiley.
- Gross-Isseroff R, Luca-Haimovici K, Sasson Y, Kindler S, Kotler M, Zohar J (1994) Olfactory sensitivity in major depressive disorder and obsessive compulsive disorder. *Biological Psychiatry* 35:798–802
- Grover S, Kulhara P (2008) Deficit schizophrenia: Concept and validity. *Indian J Psychiatry* 50:61–66
- Guameros M, Hummel T, Martínez-gómez M, Hudson R (2009) Mexico city air pollution adversely affects olfactory function and intranasal trigeminal sensitivity. *Chemical Senses* 34:819–826
- Gudziol H, Pohlmeier C, Guntinas-Lichius O, Bitter T (2022) [Smell of fish slightly increases the heart rate and only one parameter of variability in adults]. *Laryngorhinotologie* 101:574–584.
- Guild AA (1956) Olfactory acuity in normal and obese human subjects: diurnal variations and the effect of d-amphetamine sulphate. *J Laryngol Otol* 70:408–414.
- Guthoff M, Tschritter O, Berg D, Liepelt I, Schulte C, Machicao F, Breer H, Haering HU, Fritsche A (2011) A polymorphism in the gene encoding AdipoR1 affects olfactory recognition. *International Journal of Obesity* 35:873–876
- Guthoff M, Tschritter O, Berg D, Liepelt I, Schulte C, Machicao F, Haering HU, Fritsche A (2009) Effect of genetic variation in Kv1.3 on olfactory function. *Diabetes/Metabolism Research and Reviews* 25:523–527.
- Haddad R, Medhanie A, Roth Y, Harel D, Sobel N (2010a) Predicting Odor Pleasantness with an Electronic Nose. *PLoS Computational Biology* 6:1000740

- Haddad R, Weiss T, Khan R, Nadler B, Mandairon N, Bensafi M, Schneidman E, Sobel N (2010b) Global features of neural activity in the olfactory system form a parallel code that predicts olfactory behavior and perception. *Journal of Neuroscience* 30:9017–9026.
- Haegerstrom-Portnoy G (1999) Seeing into Old Age: Vision Function Beyond Acuity. *Optometry and Vision Science* 73:141–158.
- Haehner A, Boesveldt S, Berendse HW, Mackay-Sim A, Fleischmann J, Silburn PA, Johnston AN, Mellick GD, Herting B, Reichmann H, Hummel T (2009) Prevalence of smell loss in Parkinson's disease - A multicenter study. *Parkinsonism and Related Disorders* 15:490–494.
- Haidt J, McCauley C, Rozin P (1994) Individual differences in sensitivity to disgust: A scale sampling seven domains of disgust elicitors. *Personality and Individual Differences* 16:701–713.
- Halpern M, Frumin N (1979) Roles of the vomeronasal and olfactory systems in prey attack and feeding in adult garter snakes. *Physiol Behav* 22:1183–1189.
- Hamilton M (2006) Disgust Reactions to Meat Among Ethically and Health Motivated Vegetarians. *Ecology of Food and Nutrition* 45:125–158.
- Han P, Su T, Qin M, Chen H, Hummel T (2021) A systematic review of olfactory related questionnaires and scales. *Rhinology* 59:133–143.
- Hand D, Altun H (2016) Hunger state affects both olfactory abilities and gustatory sensitivity. *European archives of oto-rhino-laryngology : official journal of the European Federation of Oto-Rhino-Laryngological Societies (EUFOS) : affiliated with the German Society for Oto-Rhino-Laryngology - Head and Neck Surgery* 273:1637–1641.
- Handwerker HO, Kobal G (1993) Psychophysiology of experimentally induced pain. *Physiol Rev* 73:639–671.
- Hannum M, Stegman MA, Fryer JA, Simons CT (2018) Different olfactory percepts evoked by orthonasal and retronasal odorant delivery. *Chemical Senses* 43:515–521.
- Hanson-Vaux G, Crisinel AS, Spence C (2013) Smelling shapes: Crossmodal correspondences between odors and shapes. *Chemical Senses* 38:161–166.
- Hardy C, Rosedale M, Messinger JW, Kleinhaus K, Aujero N, Silva H, Goetz RR, Goetz D, Harkavy-Friedman J, Malaspina D (2012) Olfactory acuity is associated with mood and function in a pilot study of stable bipolar disorder patients. *Bipolar Disord* 14:109–117.
- Hardy JD, Wolff HG, Goodell H (1952) Pain sensations and reactions. Baltimore: Williams & Wilkins
- Hasin-Brumshtein Y, Lancet D, Olender T (2009) Human olfaction: from genomic variation to phenotypic diversity. *Trends in Genetics* 25:178–184.
- Hass N, Haub H, Stevens R, Breer H, Schwarzenbacher K (2008) Expression of adiponectin receptor 1 in olfactory mucosa of mice. *Cell Tissue Res* 334:187–197.
- Havlíček J, Nováková L, Vondrová M, Kuběna AA, Valentová J, Craig Roberts S (2012) Olfactory perception is positively linked to anxiety in young adults. *Perception* 41:1246–1261.

- Hayden S, Teeling EC (2014) The molecular biology of vertebrate olfaction. *Anat Rec (Hoboken)* 297: 2216-2226.
- He W, Boesveldt S, De graaf C, De wijk RA (2012) Behavioural and physiological responses to two food odours. *Appetite* 59:628.
- He W, Boesveldt S, de Graaf C, de Wijk RA (2014) Dynamics of autonomic nervous system responses and facial expressions to odors. *Frontiers in Psychology* 5:110.
- He W, de Wijk RA, de Graaf C, Boesveldt S (2016) Implicit and explicit measurements of affective responses to food odors. *Chemical Senses* 41:661-668.
- Hedner M, Larsson M, Arnold N, Zucco GM, Hummel T (2010) Cognitive factors in odor detection, odor discrimination, and odor identification tasks. *J Clin Exp Neuropsychol* 32:1062-1067.
- Heger E, Rubinstein G, Braun LT, Zopp S, Honegger J, Seidensticker M, Reincke M, Obwald A (2021) Chemosensory dysfunction in Cushing's syndrome. *Endocrine* 73:674-681.
- Heidari F, Karimi E, Firouzifar M, Khamushian P, Ansari R, Ardehali MM, Heidari F (2020) Anosmia as a prominent symptom of COVID-19 infection. *Rhinology* 58:302-303.
- Heilmann S, Hummel T (2004) A new method for comparing orthonasal and retronasal olfaction. *Behavioral Neuroscience* 118:412-419.
- Heining M, Young AW, Ioannou G, Andrew CM, Brammer MJ, Gray JA, Phillips ML (2003) Disgusting smells activate human anterior insula and ventral striatum. *Ann N Y Acad Sci* 1000:380-384.
- Henion KE (1971) Odor pleasantness and intensity: a single dimension? *Journal of Experimental Psychology* 90:275-279.
- Henkin RI (2018) Gender differences in hyposmic men and women. *Journal of Otolaryngology-ENT Research* 10 Available at: <http://medcraveonline.com>.
- Herman AM, Critchley H, Duka T (2018) Decreased olfactory discrimination is associated with impulsivity in healthy volunteers. *Scientific Reports* 8:15584.
- Herr DW, Boyes WK, Rice DC (2018) Somatosensory Neurotoxicity: Agents and Assessment Methodology. In: *Comprehensive Toxicology: Third Edition*, pp 319-337. Elsevier Inc. Available at: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780128012383022030>.
- Herrada G, Dulac C (1997) A novel family of putative pheromone receptors in mammals with a topographically organized and sexually dimorphic distribution. *Cell* 90:763-773.
- Herz R (2004) The Effect of Verbal Context on Olfactory Perception. *Journal of experimental psychology General* 132:595-606.
- Herz RS (2009) Aromatherapy facts and fictions: a scientific analysis of olfactory effects on mood, physiology and behavior. *Int J Neurosci* 119:263-290.
- Herz RS, Beland SL, Hellerstein M (2004) Changing Odor Hedonic Perception Through Emotional Associations in Humans. *International Journal of Comparative Psychology* 17:315-338.

- Herz RS, Von Clef J (2001) The influence of verbal labeling on the perception of odors: Evidence for olfactory illusions? *Perception* 30:381–391.
- Heydari M, Zarabadipour M, Mirzadeh M, Asgari Ghonche MR (2022) Effect of competition on salivary α -amylase in taekwondo athletes. *Science & Sports* 37:618–623.
- Heywood PG, Costanzo RM (1986) Identifying Normosmics: A Comparison of Two Populations. *American Journal of Otolaryngology* 7:194–199.
- Hirasawa Y, Shirasu M, Okamoto M, Touhara K (2019) Subjective unpleasantness of malodors induces a stress response. *Psychoneuroendocrinology* 106:206–215.
- Hoenen M, Wolf OT, Pause BM (2017) The impact of stress on odor perception. *Perception* 46:366–376.
- Hoffmann M, Kleine-Weber H, Schroeder S, Krüger N, Herrler T, Erichsen S, Schiergens TS, Herrler G, Wu N-H, Nitsche A, Müller MA, Drosten C, Pöhlmann S (2020) SARS-CoV-2 Cell Entry Depends on ACE2 and TMPRSS2 and Is Blocked by a Clinically Proven Protease Inhibitor. *Cell* 181:271–280.e8.
- Hoffmann-Hensel SM, Freiherr J (2016) Intramodal olfactory priming of positive and negative odors in humans using respiration-triggered olfactory stimulation (RETROS). *Chemical Senses* 41:567–578.
- Howard JD, Kahnt T, Gottfried JA (2016) Converging prefrontal pathways support associative and perceptual features of conditioned stimuli. *Nat Commun* 7:11546.
- Howell J, Costanzo RM, Reiter ER (2018) Head trauma and olfactory function. *World Journal of Otorhinolaryngology - Head and Neck Surgery* 4:39–45.
- Hrdlicka M, Vodicka J, Havlovicova M, Urbanek T, Blatny M, Dudova I (2011) Brief Report: Significant Differences in Perceived Odor Pleasantness Found in Children with ASD. *J Autism Dev Disord* 41:524–527.
- Hsieh JW, Keller A, Wong M, Jiang RS, Vosshall LB (2017) SMELL-S and SMELL-R: Olfactory tests not influenced by odor-specific insensitivity or prior olfactory experience. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114:11275–11284.
- Huang G-J, Qiu Y-Q, Tan S-Z, Social G, Institute W, Ma Q-W, Zou L (2020) Impaired odor identification ability and olfactory hedonic capacity in children with elevated autistic traits. Available at: <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-118795/v1>.
- Hudry J, Saoud M, D'Amato T, Daléry J, Royet JP (2002) Ratings of Different Olfactory Judgements in Schizophrenia. *Chemical Senses* 27:407–416.
- Hudry J, Thobois S, Broussolle E, Adeleine P, Royet JP (2003) Evidence for deficiencies in perceptual and semantic olfactory processes in Parkinson's disease. *Chemical Senses* 28:537–543.
- Hulshoff Pol HE (2000) Odor Discrimination and Task Duration in Young and Older Adults. *Chemical Senses* 25:461–464.
- Hulshoff Pol HE, Hijman R, Baaré WFC, Van Eekelen S, Van Ree JM (2000) Odor discrimination and task duration in young and older adults. *Chemical Senses* 25:461–464.

- Hummel T, Fark T, Baum D, Warr J, Hummel CB, Schriever VA (2017) The Rewarding Effect of Pictures with Positive Emotional Connotation upon Perception and Processing of Pleasant Odors—An fMRI Study. *Frontiers in Neuroanatomy* 11 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnana.2017.00019> [Accessed February 16, 2023].
- Hummel T, Frasnelli J (2019) The intranasal trigeminal system. In: *Handbook of Clinical Neurology*, pp 119-134 Smell and Taste. Amsterdam: Elsevier. Available at: <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63855-7.00008-3>.
- Hummel T, Gollisch R, Wildt G, Kobal G (1991) Changes in olfactory perception during the menstrual cycle. *Experientia* 47:712–715.
- Hummel T, Heilmann S (2008) Olfactory event-related potentials in response to ortho- and retronasal stimulation with odors related or unrelated to foods. *International Dairy Journal* 18:874–878.
- Hummel T, Kobal G, Gudziol H, Mackay-Sim A (2007) Normative data for the “Sniffin’ Sticks” including tests of odor identification, odor discrimination, and olfactory thresholds: an upgrade based on a group of more than 3,000 subjects. *Eur Arch Otorhinolaryngol* 264:237–243.
- Hummel T, Mohammadian P, Kobal G, Hummel T (1998) SHORT COMMUNICATION Handedness is a Determining Factor in Lateralized Olfactory Discrimination. *Chemical Senses* 23:541–544.
- Hummel T, Reden KRJ, Hähner A, Weidenbecher M, Hüttenbrink KB (2009) Effects of olfactory Training in patients with olfactory loss. *Laryngoscope* 119:496–499.
- Hummel T, Sekinger B, Wolf SR, Pauli E, Kobal G (1997) “Sniffin’ sticks”. Olfactory performance assessed by the combined testing of odor identification, odor discrimination and olfactory threshold. *Chemical Senses* 22:39–52.
- Huppertz T, Freiherr J, Olzowy B, Kissler U, Stephan J, Fesl G, Haegler K, Feddersen B, Fischer R, Mees K, Becker S (2018) Reduction of olfactory sensitivity during normobaric hypoxia. *Auris Nasus Larynx* 45:747–752.
- Hurwitz T, Kopala L, Clark C, Jones B (1988) Olfactory deficits in schizophrenia. *Biological Psychiatry* 23:123–128.
- Hussain A, Saraiva LR, Ferrero DM, Ahuja G, Krishna VS, Liberles SD, Korsching SI (2013) High-affinity olfactory receptor for the death-associated odor cadaverine. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110:19579–19584.
- Hüttenbrink KB, Hummel T, Berg D, Gasser T, Hähner A (2013) Riechstörungen: Häufig im Alter und wichtiges Frühsymptom neurodegenerativer Erkrankungen. *Deutsches Ärzteblatt International* 110:1–8.
- Hwang BY, Mampre D, Penn R, Anderson WS, Kang J, Kamath V (2020) Olfactory Testing in Temporal Lobe Epilepsy: a Systematic Review. *Curr Neurol Neurosci Rep* 20:65.
- Iannilli E, Gerber J, Frasnelli J, Hummel T (2007) Intranasal trigeminal function in subjects with and without an intact sense of smell. *Brain Research* 1139:235–244.
- Ikemoto S (2010) Brain reward circuitry beyond the mesolimbic dopamine system: A neurobiological theory. *Neurosci Biobehav Rev* 35:129–150.

- Ikemoto S, Wise RA (2004) Mapping of chemical trigger zones for reward. *Neuropharmacology* 47: 190-201.
- Imamura F, Ito A, LaFeve BJ (2020) Subpopulations of Projection Neurons in the Olfactory Bulb. *Frontiers in Neural Circuits* 14 Available at: <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fncir.2020.561822> [Accessed June 20, 2022].
- Imamura F, Rodriguez-Gil DJ (2011) Functional Architecture of the Olfactory Bulb. *Neurons* 69: 44-60
- Ishii A, Roudnitzky N, Béno N, Bensafi M, Hummel T, Rouby C, Thomas-Danguin T (2008) Synergy and masking in odor mixtures: An electrophysiological study of orthonasal vs. retronasal perception. *Chemical Senses* 33: 553-561.
- Ishinaga K, Higa M, Yasuda M, Kuwana M, Nishiwaki C, Sunaga M, Okamura H (2018) Alterations in emotional responses (pleasantness/unpleasantness) induced by sniffing food odors during chemotherapy in patients with lung cancer. *Japanese Journal of Clinical Oncology* 48: 906-912
- Jacob TJC, Fraser C, Wang L, Walker V, O'Connor S (2003) Psychophysical evaluation of responses to pleasant and mal-odour stimulation in human subjects: adaptation, dose response and gender differences. *International Journal of Psychophysiology* 48: 67-80
- Jacobson A, Green E, Haase L, Szajer J, Murphy C (2019) Differential Effects of BMI on Brain Response to Odor in Olfactory, Reward and Memory Regions: Evidence from fMRI. *Nutrients* 11: E926
- Jacobson L, Trotter D, Døving KB (1998) Anatomical description of a new organ in the nose of domesticated animals by Ludvig Jacobson (1813). *Chem Senses* 23: 743-754.
- Jacquot L, Berthaud L, Sghair A, Diep C, Brand G (2013) The Influence of "Tastiness" and "Healthiness" Labels in Cheese Flavor Perception. *Chemosensory Perception* 6: 53-59.
- Jacquot L, Millot J-L, Paillard AC (2018) Assessment of Olfactory Perception in Individuals with Motion Sickness. *Aerospace Medicine and Human Performance* 84: 1-6
- Jacquot L, Monnin J, Brand G (2004) Influence of nasal trigeminal stimuli on olfactory sensitivity. *C R Biologies* 327: 305-311.
- Jafek BW, Gordon AS, Moran DT, Eller PM (1990) Congenital anosmia. *Ear Nose Throat J* 69: 331-337.
- Jagetia S, Milton AJ, Stetzk LA, Liu S, Pai K, Arakawa K, Mandairon N, Wesson DW (2018) Inter- and intra-mouse variability in odor preferences revealed in an olfactory multiple-choice test. *Behav Neurosci* 132: 88-98
- Jäncke L, Kaufmann N (1994) Facial EMG responses to odors in solitude and with an audience. *Chemical Senses* 19: 99-111.
- Jehl C, Royet JP, Holley A (1995) Odor discrimination and recognition memory as a function of familiarization. *Percept Psychophys* 57: 1002-1011.
- Jiang T, Soussignan R, Rigaud D, Martin S, Royet J-P, Brondel L, Schaal B (2008) Alliesthesia to food cues: heterogeneity across stimuli and sensory modalities. *Physiol Behav* 95: 464-470

- Jiang T, Soussignan R, Rigaud D, Schaal B (2010) Pleasure for visual and olfactory stimuli evoking energy-dense foods is decreased in anorexia nervosa. *Psychiatry Res* 180:42–47.
- Jin J, Zelano C, Gottfried JA, Mohanty A (2015) Human Amygdala Represents the Complete Spectrum of Subjective Valence. *J Neurosci* 35:15145–15156.
- Jinks A, Laing DG (1999) A limit in the processing of components in odour mixtures. *Perception* 28:395–404.
- Johnson A, Josephson R, Hawke M (1985) Clinical and histological evidence for the presence of the vomeronasal (Jacobson's) organ in adult humans. *J Otolaryngol* 14:71–79.
- Jönsson EH, Bendas J, Weidner K, Wessberg J, Olausson H, Wasling HB, Croy I (2017) The relation between human hair follicle density and touch perception. *Sci Rep* 7:2499.
- Joshi A, Thaploo D, Yan X, Zang Y, Warr J, Hummel T (2021) Habitual Exposure to Trigeminal Stimuli and Its Effects on the Processing of Chemosensory Stimuli. *Neuroscience* 470:70–77.
- Joussain P, Bessy M, Fournel A, Ferdenzi C, Rouby C, Delphin-Combe F, Krolak-Salmon P, Bensafi M (2016) Altered affective evaluations of smells in Alzheimer's disease. *Journal of Alzheimer's disease: JAD* 49:433–441.
- Joussain P, Chakirian A, Kermen F, Rouby C, Bensafi M (2011) Physicochemical influence on odor hedonics: Where does it occur first? *Commun Integr Biol* 4:563–565.
- Joussain P, Thevenet M, Rouby C, Bensafi M (2013) Effect of aging on hedonic appreciation of pleasant and unpleasant odors. *PLoS ONE* 8.
- Juodeikiene G, Basinskiene L, Vidmantiene D, Klupsaitė D, Bartkiene E (2014) The use of face reading technology to predict consumer acceptance of confectionery products. In: *Baltic Conference on Food Science and Technology*. LLU. Available at: http://lufb.llu.lv/conference/foodbalt/2014/FoodBalt_Proceedings_2014-276-279.pdf [Accessed May 18, 2022].
- Kadohisa M (2013) Effects of odor on emotion, with implications. *Frontiers in Systems Neuroscience* 7 Available at: <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fnsys.2013.00066> [Accessed January 20, 2022].
- Kalin NH, Shelton SE, Davidson RJ (2004) The Role of the Central Nucleus of the Amygdala in Mediating Fear and Anxiety in the Primate. *J Neurosci* 24:5506–5515.
- Kallman F, Schoenfeld W, Barrera S (1944) The genetic aspects of primary eunuchoidism. *American journal of mental deficiency* 48:203–236.
- Kamath V, Moberg PJ, Kohler CG, Gur RE, Turetsky BI (2013) Odor hedonic capacity and anhedonia in schizophrenia and unaffected first-degree relatives of schizophrenia patients. *Schizophrenia Bulletin* 39:59–67.
- Kamath V, Paksarian D, Cui L, Moberg PJ, Turetsky BI, Merikangas KR (2018) Olfactory processing in bipolar disorder, major depression, and anxiety. *Bipolar Disorders* 20:547–555.

- Kaneda H, Maeshima K, Goto N, Kobayakawa T, Ayabe-Kanamura S, Saito S (2000) Decline in Taste and Odor Discrimination Abilities with Age, and Relationship between Gustation and Olfaction. *Chemical Senses* 25: 331–337.
- Kang N, Baum MJ, Cherry JA (2009) A direct main olfactory bulb projection to the ‘vomeronasal’ amygdala in female mice selectively responds to volatile pheromones from males. *Eur J Neurosci* 29:624–634.
- Katata K, Sakai N, Doi K, Kawamitsu H, Fujii M, Sugimura K, Nibu KI (2009) Functional MRI of regional brain responses to “pleasant” and “unpleasant” odors. *Acta Oto-Laryngologica* 129:85–90.
- Kato M, Okumura T, Tsubo Y, Honda J, Sugiyama M, Touhara K, Okamoto M (2022) Spatiotemporal dynamics of odor representations in the human brain revealed by EEG decoding. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119:e2114966119.
- Katz S, Talbert E (1930) Intensities of odors and irritating effects of warning agents for inflammable and poisonous gases. [Comparison of 74 potential compounds]. Available at: <https://www.semanticscholar.org/paper/Intensities-of-odors-and-irritating-effects-of-for-Katz-Talbert/d2cc3a8d36b5089839dba4d7b9799720ae9d1599> [Accessed March 27, 2023].
- Kaufeld M, Bourdeinik J, Prinz LM, Mundt M, Hecht H (2022) Emotions are associated with the genesis of visually induced motion sickness in virtual reality. *Exp Brain Res* 240:2757–2771.
- Kay LM, Laurent G (1999) Odor- and context-dependent modulation of mitral cell activity in behaving rats. *Nat Neurosci* 2:1003–1009.
- Kazén M, Kuenne T, Frankenberg H, Quirin M (2012) Inverse relation between cortisol and anger and their relation to performance and explicit memory. *Biological Psychology* 91: 28–35.
- Keller A et al. (2017) Predicting human olfactory perception from chemical features of odor molecules. *Science* 355:820–826.
- Keller A, Hempstead M, Gomez IA, Gilbert AN, Vosshall LB (2012) An olfactory demography of a diverse metropolitan population. *BMC Neuroscience* 13:122.
- Keller A, Vosshall LB (2016) Olfactory perception of chemically diverse molecules. *BMC Neuroscience* 17:55.
- Keller A, Zhuang H, Chi Q, Vosshall LB, Matsunami H (2007) Genetic variation in a human odorant receptor alters odour perception. *Nature* 449:468–472.
- Kenneth J (1924) Some experiments on mental reactions to odours. *Perfumery and essential oil record* 15:85–87.
- Kepler VF, Seet MS, Hamano J, Saba M, Thakor NV, Dimitriadis SI, Dragomir A (2022) Odor Pleasantness Modulates Functional Connectivity in the Olfactory Hedonic Processing Network. *Brain Sciences* 12:1408.
- Kermen F, Chakirian A, Sezille C, Jousain P, Le Goff G, Ziessel A, Chastrette M, Mandairon N, Didier A, Rouby C, Bensafi M (2011) Molecular complexity determines the number of olfactory notes and the pleasantness of smells. *Scientific Reports* 1 Available at: [/pmc/articles/PMC3244502/?report=abstract](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3244502/)
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3244502/>.

- Kermen F, Darnet L, Wiest C, Palumbo F, Bechert J, Uslu O, Yaksi E (2020) Stimulus-specific behavioral responses of zebrafish to a large range of odors exhibit individual variability. *BMC Biology* 18:66.
- Kermen F, Mandairon N, Chaléçon L (2021) Odor hedonics coding in the vertebrate olfactory bulb. *Cell Tissue Res* 383:485–493.
- Kermen F, Midroit M, Kuczewski N, Forest J, Thévenet M, Sacquet J, Benetollo C, Richard M, Didier A, Mandairon N (2016) Topographical representation of odor hedonics in the olfactory bulb. *Nat Neurosci* 19:876–878.
- Kem AC, Ellermeier W, Jost L (2020) The influence of mood induction by music or a soundscape on presence and emotions in a virtual reality park scenario. In: *Proceedings of the 15th International Audio Mostly Conference*, pp 233–236 AM'20 New York, NY, USA: Association for Computing Machinery. Available at: <https://doi.org/10.1145/3411109.3411129> [Accessed March 1, 2023].
- Kem DW, Wroblewski KE, Schumm LP, Pinto JM, Chen RC, McClintock MK (2014) Olfactory function in wave 2 of the national social life, health, and aging project. *Journals of Gerontology - Series B Psychological Sciences and Social Sciences* 69:S134–S143.
- Keiverne EB (1999) The vomeronasal organ. *Science* 286:716–720.
- Khan RM, Luk C-H, Flinker A, Aggarwal A, Lapid H, Haddad R, Sobel N (2007) Predicting Odor Pleasantness from Odorant Structure: Pleasantness as a Reflection of the Physical World. *The Journal of Neuroscience* 27:10015–10023.
- Khan S, Gomes J (2020) Neuropathogenesis of SARS-CoV-2 infection. *eLife* 9:e59136.
- Kim DH, Kim SW, Hwang SH, Kim BG, Kang JM, Cho JH, Park YJ, Kim SW (2017) Prognosis of Olfactory Dysfunction according to Etiology and Timing of Treatment. *Otolaryngol Head Neck Surg* 156:371–377.
- Kimmelman CP (1993) Clinical review of olfaction. *American Journal of Otolaryngology* 14:227–239.
- Kiparizoska S, Ikuta T (2017) Disrupted Olfactory Integration in Schizophrenia: Functional Connectivity Study. *Int J Neuropsychopharmacol* 20:740–746.
- Kirkpatrick B, Galderisi S (2008) Deficit schizophrenia: an update. *World Psychiatry* 7:143–147.
- Klemm WR, Lutes SD, Hendrix DV, Warrenburg S (1992) Topographical EEG maps of human response to odors. *Chemical Senses* 17:347–361.
- Knaapila A, Keskitalo K, Kallela M, Wessman M, Sammalisto S, Hiekkalinna T, Palotie A, Peltonen L, Tuorila H, Perola M (2007) Genetic component of identification, intensity and pleasantness of odours: a Finnish family study. *Eur J Hum Genet* 15:596–602.
- Knaapila A, Laaksonen O, Virtanen M, Yang B, Lagström H, Sandell M (2017) Pleasantness, familiarity, and identification of spice odors are interrelated and enhanced by consumption of herbs and food neophilia. *Appetite* 109:190–200.

- Knaapila A, Tuorila H, Vuoksima E, Keskitalo-Vuokko K, Rose RJ, Kaprio J, Silventoinen K (2012a) Pleasantness of the odor of Androstenone as a function of sexual intercourse experience in women and men. *Archives of Sexual Behavior* 41:1403-1408
- Knaapila A, Zhu G, Medland SE, Wysocki CJ, Montgomery GW, Martin NG, Wright MJ, Reed DR (2012b) A Genome-Wide Study on the Perception of the Odorants Androstenone and Galaxolide. *Chemical Senses* 37:541-552
- Knaden M, Strutz A, Ahsan J, Sachse S, Hansson BS (2012) Spatial Representation of Odorant Valence in an Insect Brain. *Cell Reports* 1:392-399.
- Knight HC, Mowat SL, Hesse C (2020) Fearing the wurst: Robust approach bias towards non-vegetarian food images in a sample of young female vegetarian eaters. *Appetite* 149:104617.
- Kobal G, Hummel T, Van Toller S (1992) Differences in human chemosensory evoked potentials to olfactory and somatosensory chemical stimuli presented to left and right nostrils. *Chemical Senses* 17:233-244.
- Kobayakawa K, Kobayakawa R, Matsumoto H, Oka Y, Imai T, Ikawa M, Okabe M, Ikeda T, Itohara S, Kikusui T, Mori K, Sakano H (2007) Innate versus learned odour processing in the mouse olfactory bulb. *Nature* 450:503-508
- Kobayashi M, Reiter ER, DiNardo LJ, Costanzo RM (2007) A new clinical olfactory function test: Cross-cultural influence. *Archives of Otolaryngology - Head and Neck Surgery* 133:331-336
- Koelega HS (1970) Extraversion, sex, arousal and olfactory sensitivity. *Acta Psychologica* 34:51-66
- Koelega HS, Köster EP (1974) SOME EXPERIMENTS ON SEX DIFFERENCES IN ODOR PERCEPTION. *Annals of the New York Academy of Sciences* 237:234-246
- Kohler CG, Moberg PJ, Gur RE, O'Connor MJ, Yeomans MR, Doty RL (2001) Olfactory dysfunction in schizophrenia and temporal lobe epilepsy. *Neuropsychiatry, Neuropsychology, and Behavioral Neurology* 14:83-88
- Kölble N, Hummel T, Von Mering R, Huch A, Huch R (2001) Gustatory and olfactory function in the first trimester of pregnancy. *European Journal of Obstetrics and Gynecology and Reproductive Biology* 99:179-183
- Kontaris I, East BS, Wilson DA (2020) Behavioral and Neurobiological Convergence of Odor, Mood and Emotion: A Review. *Frontiers in Behavioral Neuroscience* 14 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnbeh.2020.00035> [Accessed February 6, 2023].
- Kopala LC, Good KP, Honer WG (1994) Olfactory hallucinations and olfactory identification ability in patients with schizophrenia and other psychiatric disorders. *Schizophrenia Research* 12:205-211.
- Koskinen K, Reichert JL, Hoier S, Schachenreiter J, Duller S, Moissl-Eichinger C, Schöpf V (2018) The nasal microbiome mirrors and potentially shapes olfactory function. *Scientific Reports* 8 Available at: www.nature.com/scientificreports
- Koss E, Weiffenbach JM, Haxby JV, Friedland RP (1988) Olfactory detection and identification performance are dissociated in early alzheimer's disease. *Neurology* 38:1228-1232

- Krantz EM, Schubert CR, Dalton DS, Zhong W, Huang GH, Klein BEK, Klein R, Nieto FJ, Cruickshanks KJ (2009) Test-Retest Reliability of the San Diego Odor Identification Test and Comparison with the Brief Smell Identification Test. *Chem Senses* 34: 435-440
- Kritsidima M, Newton T, Asimakopoulou K (2010) The effects of lavender scent on dental patient anxiety levels: a cluster randomised-controlled trial. *Community Dent Oral Epidemiol* 38: 83-87.
- Kroupi E, Yazdani A, Vesin JM, Ebrahimi T (2014) EEG correlates of pleasant and unpleasant odor perception. *ACM Transactions on Multimedia Computing, Communications and Applications* 11.
- Krüger S, Frasnelli J, Bräunig P, Hummel T (2006) Increased olfactory sensitivity in euthymic patients with bipolar disorder with event-related episodes compared with patients with bipolar disorder without such episodes. *Journal of Psychiatry and Neuroscience* 31: 263-270
- Krusemark EA, Novak LR, Gitelman DR, Li W (2013) When the sense of smell meets emotion: Anxiety-state-dependent olfactory processing and neural circuitry adaptation. *Journal of Neuroscience* 33: 15324-15332
- Kuehn M, Welsch H, Zahnert T, Hummel T (2008) Changes of pressure and humidity affect olfactory function. *Eur Arch Otorhinolaryngol* 265: 299-302
- Laaksonen O, Ma X, Pasanen E, Zhou P, Yang B, Linderborg KM (2020) Sensory Characteristics Contributing to Pleasantness of Oat Product Concepts by Finnish and Chinese Consumers. *Foods* 9:1234.
- Lahera G, Ruiz-Murugarren S, Fernández-Liria A, Saiz-Ruiz J, Buck BE, Penn DL (2016) Relationship between olfactory function and social cognition in euthymic bipolar patients. *CNS Spectr* 21: 53-59.
- Laing DG, Francis GW (1989) The capacity of humans to identify odors in mixtures. *Physiology & Behavior* 46: 809-814.
- Lane G, Zhou G, Noto T, Zelano C (2020) Assessment of direct knowledge of the human olfactory system. *Experimental Neurology* 329 Available at: <https://doi.org/10.1016/j.expneurol.2020.113304>.
- Lang J (1989) *Clinical Anatomy of the Nose, Nasal Cavity, and Paranasal Sinuses*. Thieme.
- Lang PJ, Bradley MM, Cuthbert BN (1997) *International Affective Picture System (IAPS): Technical Manual and Affective Ratings*, NIMH Center for the Study of Emotion and Attention.
- Lang PJ, Greenwald MK, Bradley MM, Hamm AO (1993) Looking at pictures: affective, facial, visceral, and behavioral reactions. *Psychophysiology* 30: 261-273.
- Lapid H, Shushan S, Plotkin A, Voet H, Roth Y, Hummel T, Schneidman E, Sobel N (2011) Neural activity at the human olfactory epithelium reflects olfactory perception. *Nature Neuroscience* 14: 1455-1461.
- Larsson M, Farde L, Hummel T, Witt M, Lindroth NE, Bäckman L (2009) Age-related loss of olfactory sensitivity: Association to dopamine transporter binding in putamen. *Neuroscience* 161: 422-426

- Larsson M, Finkel D, Pedersen NL (2000) Odor identification: Influences of age, gender, cognition, and personality. *Journals of Gerontology - Series B Psychological Sciences and Social Sciences* 55: 304-310.
- Larsson M, Lundin A, Robins Wahlin T-B (2006) Olfactory functions in asymptomatic carriers of the Huntington disease mutation. *J Clin Exp Neuropsychol* 28:1373-1380.
- Larsson M, Nilsson LG, Olofsson JK, Nordlin S (2004) Demographic and cognitive predictors of cued odor identification: Evidence from a population-based study. *Chemical Senses* 29:547-554.
- Larsson M, Öberg C, Bäckman L (2005) Odor Identification in Old Age: Demographic, Sensory and Cognitive Correlates. *Aging, Neuropsychology, and Cognition* 12:231-244.
- Laska M (2004) Olfactory discrimination ability of human subjects for enantiomers with an isopropenyl group at the chiral center. *Chemical Senses* 29:143-152.
- Laska M, Distel H, Hudson R (1997) Trigeminal perception of odorant quality in congenitally anosmic subjects. *Chemical Senses* 22:447-456.
- Laska M, Koch B, Heid B, Hudson R (1996) Failure to Demonstrate Systematic Changes in Olfactory Perception in the Course of Pregnancy: a Longitudinal Study. *Chemical Senses* 21:567-571.
- Laska M, Teubner P (1999) Olfactory Discrimination Ability for Homologous Series of Aliphatic Alcohols and Aldehydes. *Chemical Senses* 24:263-270.
- Lawless H, Engen T (1977) Associations to odors: Interference, mnemonics, and verbal labeling. *Journal of Experimental Psychology: Human Learning and Memory* 3:52-59.
- Le Floch J-P, Le Lièvre G, Labroue M, Paul M, Peynegre R, Perlemuter L (1993) Smell Dysfunction and Related Factors in Diabetic Patients. *Diabetes Care* 16:934-937.
- Le Magnen J (1952) Les phénomènes olfacto-sexuels chez l'Homme. In: *Les phénomènes olfacto-sexuels chez l'homme*, pp 125-160. Paris: Archives des Sciences de Physiologie.
- Ledoux J (1987) Emotion. In: *Handbook of physiology* (Plum F, Mountcastle VB, eds), pp 419-459. Washington, D.C.: American Physiological Society.
- Lee BK, Glass TA, McAtee MJ, Wand GS, Bandeen-Roche K, Bolla KI, Schwartz BS (2007) Associations of Salivary Cortisol With Cognitive Function in the Baltimore Memory Study. *Archives of General Psychiatry* 64:810-818.
- Lee K, Choi IH, Lee SH, Kim TH (2019) Association between subjective olfactory dysfunction and female hormone-related factors in South Korea. *Scientific Reports* 9 Available at: [/pmc/articles/PMC6934502/?report=abstract](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6934502/?report=abstract)
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6934502/>.
- Legiša J, Messinger DS, Kermol E, Marlier L (2013) Emotional responses to odors in children with high-functioning autism: Autonomic arousal, facial behavior and self-report. *Journal of Autism and Developmental Disorders* 43:869-879.
- Lehmer J, Eckersberger C, Walla P, Pötsch G, Deede L (2000) Ambient odor of orange in a dental office reduces anxiety and improves mood in female patients. *Physiol Behav* 71:83-86.

- Lehmer J, Marwinski G, Lehr S, Jöhren P, Deedke L (2005) Ambient odors of orange and lavender reduce anxiety and improve mood in a dental office. *Physiol Behav* 86: 92–95.
- Leonardos G, Kendall D, Barnard N (1969) Odor Threshold Determinations of 53 Odorant Chemicals. *Journal of the Air Pollution Control Association* 19:91–95.
- Leung CT, Coulombe PA, Reed RR (2007) Contribution of olfactory neural stem cells to tissue maintenance and regeneration. *Nat Neurosci* 10:720–726.
- Li J, Zou K, Li W, Wang G, Yang W (2019) Olfactory Characterization of Typical Odorous Pollutants Part I: Relationship Between the Hedonic Tone and Odor Concentration. *Atmosphere* 10:524.
- Li Q, Liberles SD (2015) Aversion and attraction through olfaction. *Current Biology* 25:R120–R129.
- Li S-B, Li Z-T, Lyu Z-H, Zhang X-Y, Zou L-Q (2021) Odour identification impairment is a trait but not a disease-specific marker for bipolar disorders: Comparisons of bipolar disorder with different episodes, major depressive disorder and schizophrenia. *Aust N Z J Psychiatry*:4867421998774.
- Li W, Howard JD, Parrish TB, Gottfried JA (2008) Aversive learning enhances perceptual and cortical discrimination of indiscriminable odor cues. *Science* 319:1842–1845.
- Li W, Lopez L, Osher J, Howard JD, Parrish TB, Gottfried JA (2010) Right Orbitofrontal Cortex Mediates Conscious Olfactory Perception. *Psychol Sci* 21:1454–1463.
- Li Z, Li S, Wen J, Zhang X, Hummel T, Zou L (2020) Early-Onset Schizophrenia Showed Similar but More Severe Olfactory Identification Impairment Than Adult-Onset Schizophrenia. *Front Psychiatry* 11:626.
- Li Z, Lui SSY, Geng F-L, Li Y, Li W-X, Wang C-Y, Tan S-P, Cheung EFC, Kring AM, Chan RCK (2015) Experiential pleasure deficits in different stages of schizophrenia. *Schizophr Res* 166:98–103.
- Liberini P, Parola S, Spano PF, Antonini L (2000) Olfaction in Parkinson's disease: methods of assessment and clinical relevance. *J Neurol* 247:88–96.
- Licon CC, Bosc G, Sabri M, Mantel M, Fournel A, Bushdid C, Golebiowski J, Robardet C, Plantevit M, Kaytoue M, Bensafi M (2019) Chemical features mining provides new descriptive structure-odor relationships Morozov AV, ed. *PLOS Computational Biology* 15:e1006945.
- Licon CC, Manesse C, Dantec M, Fournel A, Bensafi M (2018) Pleasantness and trigeminal sensations as salient dimensions in organizing the semantic and physiological spaces of odors. *Scientific Reports* 8:8444.
- Lindig J, Steger C, Beiersdorf N, Michl R, Beck JF, Hummel T, Mainz JG (2013) Smell in cystic fibrosis. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology* 270:915–921.
- Lithari C, Frantzidis CA, Papadelis C, Vivas AB, Klados MA, Kourtidou-Papadeli C, Pappas C, Ioannides AA, Bamidis PD (2010) Are females more responsive to emotional stimuli? A neurophysiological study across arousal and valence dimensions. *Brain Topogr* 23:27–40.
- Liu DT, Welge-Lüssen A, Besser G, Mueller CA, Renner B (2020a) Assessment of odor hedonic perception: the Sniffin' sticks parosmia test (SSParoT). *Scientific Reports* 10:18019.

- Liu P, Jia X, Chen Y, Yu Y, Zhang K, Lin Y, Wang B, Peng G (2020b) Gut microbiota interacts with intrinsic brain activity of patients with amnesic mild cognitive impairment. *CNS Neurosci Ther* 27:163-173.
- Liuzza MT, Lindholm T, Hawley C, Sendén MG, Ekström I, Olsson MJ, Larsson M, Olofsson JK (2017a) The Body Odor Disgust Scale (BODS): Development and Validation of a Novel Olfactory Disgust Assessment. *Chem Senses* 42 499-508.
- Liuzza MT, Lindholm T, Hawley C, Sendén MG, Ekström I, Olsson MJ, Larsson M, Olofsson JK (2017b) The Body Odor Disgust Scale (BODS): Development and Validation of a Novel Olfactory Disgust Assessment. *Chem Senses* 42 499-508.
- Livemore A, Laing DG (1996) Influence of training and experience on the perception of multicomponent odor mixtures. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 22:267-277.
- Livemore A, Laing DG (1998) The influence of chemical complexity on the perception of multicomponent odor mixtures. *Perception and Psychophysics* 60:650-661.
- Lombion S, Comte A, Tatu L, Brand G, Moulin T, Millot J (2008) Patterns of cerebral activation during olfactory and trigeminal stimulations. *Hum Brain Mapp* 30:821-828.
- Lombion-Pouthier S, Vandel P, Nezelof S, Haffen E, Millot JL (2006) Odor perception in patients with mood disorders. *Journal of Affective Disorders* 90:187-191.
- London B, Nabet B, Fisher AR, White B, Sammel MD, Doty RL (2008) Predictors of prognosis in patients with olfactory disturbance. *Annals of Neurology* 63:159-166.
- López V, Nielsen B, Solas M, Ramírez MJ, Jäger AK (2017) Exploring Pharmacological Mechanisms of Lavender (*Lavandula angustifolia*) Essential Oil on Central Nervous System Targets. *Front Pharmacol* 8:280.
- Lorig TS, Schwartz GE (1988) Brain and odor: I. Alteration of human EEG by odor administration. *Psychobiology* 16:281-284.
- Lovato A, de Filippis C, Marioni G (2020) Upper airway symptoms in coronavirus disease 2019 (COVID-19). *American Journal of Otolaryngology* 41:102474.
- Low J, Seet M, Hamano J, Saba M, Thakor NV, Dragomir A (2021) Community Analysis of Brain Functional Networks Reveals Systems-Level Integration in Olfactory Hedonic Perception. *Annu Int Conf IEEE Eng Med Biol Soc* 2021:5995-5998.
- Lübke KT, Pause BM (2014) Sex-hormone dependent perception of androstenone suggests its involvement in communicating competition and aggression. *Physiology and Behavior* 123:136-141.
- Lui SSY, Chiu MMW, Chui WWH, Wong JOY, Man CMY, Cheung EFC, Chan RCK (2020) Impaired olfactory identification and hedonic judgment in schizophrenia patients with prominent negative symptoms. *Cognitive Neuropsychiatry* 25:126-138.
- Luisier A-C, Petitpierre G, Ferdenzi C, Clerc Bérode A, Giboreau A, Rouby C, Bensafi M (2015) Odor Perception in Children with Autism Spectrum Disorder and its Relationship to Food Neophobia. *Front Psychol* 6:1830.

- Lukassen S, Chua RL, Trefzer T, Kahn NC, Schneider MA, Muley T, Winter H, Meister M, Veith C, Boots AW, Hennig BP, Kreuter M, Conrad C, Eils R (2020) SARS-CoV-2 receptor ACE2 and TMPRSS2 are primarily expressed in bronchial transient secretory cells. *EMBO J* 39:e105114.
- Lunde K, Egelanddal B, Skuterud E, Mainland JD, Lea T (2012) Genetic Variation of an Odorant Receptor OR7D4 and Sensory Perception of Cooked Meat Containing Androstenone. *PLoS ONE* 7:35259.
- Lundström JN, Hummel T (2006) Sex-specific hemispheric differences in cortical activation to a bimodal odor. *Behavioural Brain Research* 166:197–203.
- Lundström JN, Hummel T, Olsson MJ (2003) Individual Differences in Sensitivity to the Odor of 4,16-Androstadien-3-one. *Chemical Senses* 28:643–650.
- Lundström JN, McClintock MK, Olsson MJ (2006) Effects of reproductive state on olfactory sensitivity suggest odor specificity. *Biological Psychology* 71:244–247.
- Luria RE (1975) The validity and reliability of the visual analogue mood scale. *Journal of Psychiatric Research* 12:51–57.
- MacNair RM (1998) The psychology of becoming a vegetarian. *Vegetarian Nutrition* 2:96–112.
- Maffei A, Angrilli A (2019) E-MOVIE - Experimental MOVies for Induction of Emotions in neuroscience: An innovative film database with normative data and sex differences. *PLoS One* 14:e0223124.
- Mahmut MK, Stevenson RJ (2012) Olfactory abilities and psychopathy: Higher psychopathy scores are associated with poorer odor discrimination and identification. *Chemosensory Perception* 5:300–307.
- Mahmut MK, Stevenson RJ (2016) Investigating Left- and Right-Nostril Olfactory Abilities with Respect to Psychopathy. *Chemosensory Perception* 9:131–140.
- Mahmut MK, Uecker FC, Göktas Ö, Georgsdorf W, Oleszkiewicz A, Hummel T (2020) Changes in olfactory function after immersive exposure to odorants. *Journal of Sensory Studies* 35:e12559.
- Mahner P (1909) A comparative psycho-physiological study on the cutaneous, gustatory and olfactory perception by deaf, blind, poor sighted, mute and normal children.
- Mainardi F, Rapoport A, Zanchin G, Maggioni F (2017) Scent of aura? Clinical features of olfactory hallucinations during a migraine attack (OHM). *Cephalalgia* 37:154–160.
- Mainland J, Sobel N (2006) The Sniff Is Part of the Olfactory Percept. *Chemical Senses* 31:181–196.
- Majid A, Burenhult N, Stensmyr M, De Valk J, Hansson BS (2018) Olfactory language and abstraction across cultures. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 373 Available at: [/pmc/articles/PMC6015838/?report=abstract](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6015838/?report=abstract)
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6015838/>.
- Malaspina D, Wray AD, Friedman JH, Amador X, Yale S, Hasan A, Gorman JM, Kaufmann CA (1994) Odor discrimination deficits in schizophrenia: association with eye movement dysfunction. *J Neuropsychiatry Clin Neurosci* 6:273–278.

- Malik S, McGlone F, Bedrossian D, Dagher A (2008) Ghrelin Modulates Brain Activity in Areas that Control Appetitive Behavior. *Cell Metabolism* 7: 400–409.
- Malnic B, Hirono J, Sato T, Buck LB (1999) Combinatorial Receptor Codes for Odors. *Cell* 96: 713–723.
- Mandairon N, Poncelet J, Bensafi M, Didier A (2009) Humans and mice express similar olfactory preferences. *PLoS ONE* 4: 4209.
- Manesse C, Fournel A, Bensafi M, Ferdenzi C (2020) Visual priming influences olfactomotor response and perceptual experience of smells. *Chemical Senses* 45: 211–218.
- Mantel M, Ferdenzi C, Roy J-M, Bensafi M (2019) Individual Differences as a Key Factor to Uncover the Neural Underpinnings of Hedonic and Social Functions of Human Olfaction: Current Findings from PET and fMRI Studies and Future Considerations. *Brain Topography* 32: 977–986.
- Markison S, Nijjar R, Murphy C (1993) Olfactory impairment in children detected by the children's odor identification test. *Chemical Senses* 18.
- Markovic K, Reulbach U, Vassiliadu A, Lunkenheimer J, Lunkenheimer B, Spannenberger R, Thuerauf N (2007) Good news for elderly persons: Olfactory pleasure increases at later stages of the life span. *Journals of Gerontology - Series A Biological Sciences and Medical Sciences* 62: 1287–1293.
- Marlier L, Schaal B (1997) Familiarité et discrimination olfactive chez le nouveau-né: influence différentielle du mode d'alimentation ? *Enfance* 50: 47–61.
- Marrone G, Guerriero C, Palazzetti D, Lido P, Marolla A, Di Daniele F, Noce A (2021) Vegan Diet Health Benefits in Metabolic Syndrome. *Nutrients* 13: 817.
- Marsh EL, Goodwin ME, Sayette MA, Marchetti MA, Herz RS (2023) Endogenous mood state and hedonic responses to pleasant odors. *Journal of Sensory Studies* e12826.
- Martin GN (1998) Human electroencephalographic (EEG) response to olfactory stimulation: Two experiments using the aroma of food. *International Journal of Psychophysiology* 30: 287–302.
- Martins Y, Preti G, Orabtree CR, Runyan T, Vainius AA, Wysocki CJ (2005) Preference for human body odors is influenced by gender and sexual orientation. *Psychological Science* 16: 694–701.
- Masago R, Shimomura Y, Koichi I, Katsuura T (2001) The Effects of Hedonic Properties of Odors and Attentional Modulation on the Olfactory Event-Related Potentials. *PHYSIOLOGICAL ANTHROPOLOGY and Applied Human Science* 20: 7–13.
- Masala C, Käehling C, Fall F, Hummel T (2019) Correlation between olfactory function, trigeminal sensitivity, and nasal anatomy in healthy subjects. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology* 276: 1649–1654.
- Masselink M, van Roekel G, Heininga VE, Vrijen C, Oldehinkel T (2019) Domains Of Pleasure Scale (DOPS): Assessing pleasure across domains. *OSF Preprints*.
- Masserman JH (1941) Is the hypothalamus a center of emotion? *Psychosomatic Medicine* 3: 3–25.

- Massolt ET, van Haard PM, Rehfeld JF, Posthuma EF, van der Veer E, Schweitzer DH (2010) Appetite suppression through smelling of dark chocolate correlates with changes in ghrelin in young women. *Regulatory Peptides* 161:81–86.
- Masuo Y, Satou T, Takemoto H, Koike K (2021) Smell and Stress Response in the Brain: Review of the Connection between Chemistry and Neuropharmacology. *Molecules* 26:2571.
- Matheson K, Anisman H (2009) Anger and shame elicited by discrimination: Moderating role of coping on action endorsements and salivary cortisol. *European Journal of Social Psychology* 39:163–185.
- Matsubara E, Ohira T (2018) Inhalation of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) wood odor causes psychological relaxation after monotonous work among female participants. *Biomedical Research* 39:241–249.
- Matsuda KI, Uchiyama K, Mori H, Mæjima S, Yamaguchi S, Tanaka M, Tsukahara S (2017) Sexual behavior-associated c-Fos induction in the sagittalis nucleus of the hypothalamus in male rat. *Neurosci Lett* 661:104–107.
- Matsunami H, Buck LB (1997) A multigene family encoding a diverse array of putative pheromone receptors in mammals. *Cell* 90:775–784.
- McGann JP (2017) Poor human olfaction is a 19th-century myth. *Science* 356:eaam7263.
- McRae JF, Mainland JD, Jaeger SR, Adipietro KA, Matsunami H, Newcomb RD (2012) Genetic variation in the odorant receptor OR2J3 is associated with the ability to detect the “grassy” smelling odor, cis-3-hexen-1-ol. *Chemical Senses* 37:585–593.
- Mehrabian A (1996) Pleasure-arousal-dominance: A general framework for describing and measuring individual differences in Temperament. *Current Psychology* 14:261–292.
- Melina V, Craig W, Levin S (2016) Position of the Academy of Nutrition and Dietetics: Vegetarian Diets. *Journal of the Academy of Nutrition and Dietetics* 116:1970–1980.
- Melis M, Sollai G, Masala C, Pisanu C, Cossu G, Melis M, Sarchioto M, Oppo V, Morelli M, Orjar R, Hummel T, Tomassini Barbarossa I (2019) Odor Identification Performance in Idiopathic Parkinson’s Disease Is Associated With Gender and the Genetic Variability of the Olfactory Binding Protein. *Chemical Senses* 44:311–318.
- Melzner J, Bitter T, Guntinas-Lichius O, Gottschall R, Walther M, Gudziol H (2011) Comparison of the orthonasal and retronasal detection thresholds for carbon dioxide in humans. *Chemical Senses* 36:435–441.
- Menashe I, Abaffy T, Hasin Y, Goshen S, Yahalom V, Luetje CW, Lancet D (2007) Genetic Elucidation of Human Hyperosmia to Isovaleric Acid. *Mackay TFC*, ed. *PLoS Biology* 5:e284.
- Meng X, Deng Y, Dai Z, Meng Z (2020) COVID-19 and anosmia: A review based on up-to-date knowledge. *American Journal of Otolaryngology* 41:102581.
- Menini A (1999) Calcium signalling and regulation in olfactory neurons. *Current Opinion in Neurobiology* 9:419–426.

- Mennella JA, Garcia PL (2000) Children's Hedonic Response to the Smell of Alcohol: Effects of Parental Drinking Habits. *Alcoholism: Clinical and Experimental Research* 24:1167-1171.
- Menon C, Westervelt HJ, Jahn DR, Dressel JA, O'Bryant SE (2013) Normative Performance on the Brief Smell Identification Test (BSIT) in a Multi-Ethnic Bilingual Cohort: A Project FRONTIER Study. *The Clinical Neuropsychologist* 27:946-961.
- Miani C, Ortolani F, Bracale AMB, Petrelli L, Staffieri A, Marchini M (2003) Olfactory mucosa histological findings in laryngectomees. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology* 260:529-535.
- Midroit M, Chalengon L, Renier N, Milton A, Thevenet M, Sacquet J, Breton M, Forest J, Noury N, Richard M, Raineteau O, Ferdenzi C, Fournel A, Wesson DW, Bensafi M, Didier A, Mandairon N (2021a) Neural processing of the reward value of pleasant odorants. *Current Biology* 31:1592-1605.e9.
- Midroit M, Chalengon L, Renier N, Milton A, Thevenet M, Sacquet J, Breton M, Forest J, Noury N, Richard M, Raineteau O, Ferdenzi C, Fournel A, Wesson DW, Bensafi M, Didier A, Mandairon N (2021b) Neural processing of the reward value of pleasant odorants. *Curr Biol* 31:1592-1605.e9.
- Millot JL (2018) *Le Discret Pouvoir des odeurs*. Paris: Editions L'Harmattan.
- Millot J-L, Brand G (2001) Effects of pleasant and unpleasant ambient odors on human voice pitch. *Neuroscience Letters* 297:61-63.
- Mishra A, Pandey P, Mishra SC (2020) Olfaction in Juvenile Nasopharyngeal Angiofibroma: The first study. *American Journal of Otolaryngology - Head and Neck Medicine and Surgery* 41:102298.
- Miwa T, Furukawa M, Tshatani T, Costanzo RM, DiNardo LJ, Reiter ER (2001) Impact of olfactory impairment on quality of life and disability. *Archives of Otolaryngology - Head and Neck Surgery* 127:497-503.
- Moberg PJ, Agrin R, Gur RE, Gur RC, Turetsky BI, Doty RL (1999) Olfactory Dysfunction in Schizophrenia: A Qualitative and Quantitative Review. *Neuropsychopharmacol* 21:325-340.
- Moberg PJ, Arnold SE, Doty RL, Kohler C, Kaner S, Seigel S, Gur RE, Turetsky BI (2003) Impairment of odor hedonics in men with schizophrenia. *American Journal of Psychiatry* 160:1784-1789.
- Moberg PJ, Doty RL, Mahr RN, Meshulam RI, Arnold SE, Turetsky BI, Gur RE (1997) Olfactory Identification in Elderly Schizophrenia and Alzheimer's Disease. *Neurobiology of Aging* 18:163-167.
- Møller P, Dijksterhuis G (2003) Differential human electrodermal responses to odours. *Neuroscience Letters* 346:129-132.
- Monnery-Patris S, Rouby C, Nicklaus S, Issanchou I (2009) Development of olfactory ability in children: Sensitivity and identification. *Developmental Psychobiology* 51:268-276.
- Moore-Gillon V (1985) The nose after laryngectomy. *JR Soc Med* 78:435-439.

- Morgan CD, Nordin S, Murphy C (1995) Odor identification as an early marker for Alzheimer's disease: impact of lexical functioning and detection sensitivity. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology* 17:793-803.
- Mori K, Yoshihara Y (1995) Molecular recognition and olfactory processing in the mammalian olfactory system. *Progress in Neurobiology* 45:585-619.
- Moskowitz HR, Dravnieks A, Klarman LA (1976) Odor intensity and pleasantness for a diverse set of odorants. *Perception & Psychophysics* 19:122-128.
- Moss AG, Miles C, Elsley JV, Johnson AJ (2016) Odorant normative data for use in olfactory memory experiments: Dimension selection and analysis of individual differences. *Frontiers in Psychology* 7.
- Mrochen A, Marxreiter F, Kohl Z, Schlachetzki J, Renner B, Schenk T, Winkler J, Klucken J (2016) From sweet to sweat: Hedonic olfactory range is impaired in Parkinson's disease. *Parkinsonism and Related Disorders* 22:9-14.
- Müller A, Landis BN, Platzbecker U, Holthoff V, Frasnelli J, Hummel T (2006) Severe chemotherapy-induced parosmia. *American Journal of Rhinology* 20:485-486.
- Mumovic G, Hocevar-Boltezar I (2014) Olfaction and gustation abilities after a total laryngectomy. *Radiology and Oncology* 48:301-306.
- Murata K (2020) Hypothetical Roles of the Olfactory Tubercle in Odor-Guided Eating Behavior. *Frontiers in Neural Circuits* 14 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fncir.2020.577880> [Accessed March 22, 2023].
- Murlis J, Elkinton JS, Cardé RT (1992) Odor Plumes and How Insects Use Them. *Annual Review of Entomology* 37:505-532.
- Murphy C (1983) Age-related effects on the threshold, psychophysical function, and pleasantness of menthol. *Journals of Gerontology* 38:217-222.
- Murphy C (2019) Olfactory and other sensory impairments in Alzheimer disease. *Nature Reviews Neurology* 15:11-24.
- Murphy C, Gilmore MM, Seery CS, Salmon DP, Lasker BR (1990) Olfactory thresholds are associated with degree of dementia in Alzheimer's disease. *Neurobiology of Aging* 11:465-469.
- Murphy C, Schubert CR, Cruickshanks KJ, Klein BEK, Klein R, Nondahl DM (2002) Prevalence of Olfactory Impairment in Older Adults. *JAMA* 288:2307-2312.
- Mutic S, Moellers EM, Wiesmann M, Freiherr J (2016) Chemosensory Communication of Gender Information: Masculinity Bias in Body Odor Perception and Femininity Bias Introduced by Chemosignals During Social Perception. *Frontiers in Psychology* 6:1980.
- Nakano S, Ayabe-Kanamura S (2017) The influence of olfactory contexts on the sequential rating of odor pleasantness. *Perception* 46:393-405.
- Nakken KO, Solaas MH, Kjeldsen MJ, Friis ML, Pellodk JM, Corey LA (2009) The occurrence and characteristics of auras in a large epilepsy cohort. *Acta Neurologica Scandinavica* 119:88-93.

- Nand N, Mittal R, Yadav M, Venu S, Deshmukh AR (2016) Kallman Syndrome. *Journal of the Association of Physicians of India* 64: 106-107.
- Nater UM, La Marca R, Florin L, Moses A, Langhans W, Koller MM, Ehlert U (2006) Stress-induced changes in human salivary alpha-amylase activity – associations with adrenergic activity. *Psychoneuroendocrinology* 31: 49-58
- Nater UM, Rohleder N (2009) Salivary alpha-amylase as a non-invasive biomarker for the sympathetic nervous system: current state of research. *Psychoneuroendocrinology* 34: 486-496
- Natsch A, Emter R (2020) The specific biochemistry of human axilla odour formation viewed in an evolutionary context. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 375: 20190269.
- Naudin M, El-Hage W, Gomes M, Gaillard P, Belzung C, Atanasova B (2012) State and Trait Olfactory Markers of Major Depression Goel N, ed. *PLoS ONE* 7:e46938
- Navarrete-Palacios E, Hudson R, Reyes-Guerrero G, Guevara-Guzmán R (2003) Lower olfactory threshold during the ovulatory phase of the menstrual cycle. *Biological psychology* 63: 269-279.
- Negias S, Croy I, Gerber J, Puschmann S, Petrowski K, Joraschky P, Hummel T (2010) Reduced olfactory bulb volume and olfactory sensitivity in patients with acute major depression. *Neuroscience* 169: 415-421.
- Neumann C, Tsioulos K, Merkonidis C, Salam M, Clark A, Philpott C (2012) Validation study of the “Sniffin’ Sticks” olfactory test in a British population: a preliminary communication. *Clin Otolaryngol* 37: 23-27.
- Ni R, Michalski MH, Brown E, Doan N, Zinter J, Ouellette NT, Shepherd GM (2015) Optimal directional volatile transport in retronasal olfaction. *Proc Natl Acad Sci U S A* 112: 14700-14704.
- Niimura Y, Matsui A, Touhara K (2018) Acceleration of Olfactory Receptor Gene Loss in Primate Evolution: Possible Link to Anatomical Change in Sensory Systems and Dietary Transition. *Molecular Biology and Evolution* 35: 1437-1450.
- Niklassen AS, Ovesen T, Fernandes H, Fjaeldstad AW (2018) Danish validation of sniffin’ sticks olfactory test for threshold, discrimination, and identification. *Laryngoscope* 128: 1759-1766
- Nordin S, Bende M, Millqvist E (2004a) Normative data for the chemical sensitivity scale. *Journal of Environmental Psychology* 24: 399-403
- Nordin S, Broman DA, Olofsson JK, Wulff M (2004b) A longitudinal descriptive study of self-reported abnormal smell and taste perception in pregnant women. *Chem Senses* 29: 391-402
- Novembre G, Etzi R, Morrison I (2021) Hedonic Responses to Touch are Modulated by the Perceived Attractiveness of the Caresser. *Neuroscience* 464: 79-89.
- Öberg C, Larsson M, Bäckman L (2002) Differential sex effects in olfactory functioning: The role of verbal processing Attenuation of dopamine-modulated prefrontal value signals underlies probabilistic reward learning deficits in old age Viewproject. *Journal of the International Neuropsychological Society* 8: 691-698

- Ochsenbein-Kölbl N, von Mering R, Zimmermann R, Hummel T (2007) Changes in olfactory function in pregnancy and postpartum. *Int J Gynaecol Obstet* 97:10-14.
- O'Doherty J, Rolls ET, Francis S, Bowtell R, McGlone F, Kobal G, Renner B, Ahne G (2000) Sensory-specific satiety-related olfactory activation of the human orbitofrontal cortex. *Chemical Senses* 11:399-403.
- Ohloff G, Winter B, Fehr C (1994) Chemical Classification and Structure— Odour Relationships. In: *Perfumes: Art, Science and Technology* (Müller PM, Lamparsky D, eds), pp 287–330. Dordrecht: Springer Netherlands. Available at: https://doi.org/10.1007/978-94-011-3826-0_9 [Accessed May 12, 2022].
- Olatunji BO, Williams NL, Tolin DF, Abramowitz JS, Sawchuk CN, Lohr JM, Elwood LS (2007) The Disgust Scale: item analysis, factor structure, and suggestions for refinement. *Psychol Assess* 19:281–297.
- Oleszkiewicz A et al. (2020) Global study of variability in olfactory sensitivity. *Behavioral Neuroscience* 134:394-406.
- Oleszkiewicz A et al. (2022) Hedonic perception of odors in children aged 5-8 years is similar across 18 countries: Preliminary data. *Int J Pediatr Otorhinolaryngol* 157:111129.
- Oleszkiewicz A, Taut M, Sorokowska A, Radwan A, Kamel R, Hummel T (2016) Development of the Arabic version of the “Sniffin’ Sticks” odor identification test. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology* 273:1179-1184.
- Olivares JM, Berrios GE, Bousoño Manuel (2005) The self-assessment anhedonia scale (SAAS). *Neurology Psychiatry and Brain Research* 12:121–133.
- Oliveira-Pinto AV, Santos RM, Coutinho RA, Oliveira LM, Santos GB, Alho ATL, Leite REP, Farfel JM, Suemoto CK, Grinberg LT, Pasqualucci CA, Jacob-Filho W, Lent R (2014) Sexual Dimorphism in the Human Olfactory Bulb: Females Have More Neurons and Glial Cells than Males Ravel N, ed. *PLoS ONE* 9:e111733.
- Olofsson JK, Ekström I, Lindström J, Syrjänen E, Stigsdotter-Neely A, Nyberg L, Jonsson S, Larsson M (2020) Smell-Based Memory Training: Evidence of Olfactory Learning and Transfer to the Visual Domain. *Chemical Senses* 45:593–600.
- Olofsson JK, Nordin S (2004) Gender Differences in Chemosensory Perception and Event-related Potentials. *Chemical Senses* 29:629–637.
- Ottaviano G, Cantone E, D'Errico A, Salvalaggio A, Citton V, Scarpa B, Favaro A, Sinisi AA, Liuzzi R, Bonanni G, Di Salle F, Elefante A, Manara R, Staffieri A, Martini A, Brunetti A (2015) Sniffin' Sticks and olfactory system imaging in patients with Kallmann syndrome. *Int Forum Allergy Rhinol* 5:855-861.
- Ouanes S, Popp J (2019) High Cortisol and the Risk of Dementia and Alzheimer's Disease: A Review of the Literature. *Frontiers in Aging Neuroscience* 11:43.
- Özay H, Çakır A, Ecevit MC (2019) Retronasal olfaction test methods: a systematic review. *Balkan Medical Journal* 36:49-59.

- Pacifico R, Dewan A, Cawley D, Guo C, Bozza T (2012) An olfactory subsystem that mediates high-sensitivity detection of volatile amines. *Cell Rep* 2:76–88.
- Paik SI, Seiden AM, Duncan HJ, Smith DV, Lehman MN (1992) Human Olfactory Biopsy: The Influence of Age and Receptor Distribution. *Archives of Otolaryngology–Head and Neck Surgery* 118:731–738.
- Palouzier-paulignan B, Lacroix MC, Aimé P, Baly C, Caillol M, Congar P, Julliard AK, Tucker K, Fadool DA (2012) Olfaction under metabolic influences. *Chemical Senses* 37:769–797.
- Pangborn RM, Guinard J-X, Davis RG (1988a) Regional aroma preferences. *Food Quality and Preference* 1:11–19.
- Pangborn RM, Guinard J-X, Davist RG (1988b) Food Quality and Preference. *Food Quality and Preference* 1:11–19.
- Patin A, Pause BM (2015) Human amygdala activations during nasal chemoreception. *Neuropsychologia* 78:171–194.
- Pause BM, Miranda A, Göder R, Aldenhoff JB, Ferstl R (2001) Reduced olfactory performance in patients with major depression. *Journal of Psychiatric Research* 35:271–277.
- Pause BM, Sojka B, Krauel K, Fehm-Wolfsdorf G, Ferstl R (1996a) Olfactory information processing during the course of the menstrual cycle. *Biological Psychology* 44:31–54.
- Pause BM, Sojka B, Krauel K, Ferstl R (1996b) The nature of the late positive complex within the olfactory event-related potential (OERP). *Psychophysiology* 33:376–384.
- Pellegrino R, Drechsler E, Hummel C, Warr J, Hummel T (2017) Bimodal odor processing with a trigeminal component at sub- and suprathreshold levels. *Neuroscience* 363:43–49.
- Pellegrino R, Hörberg T, Olofsson J, Luckett CR (2021a) Duality of smell: route-dependent effects on olfactory perception and language. *Chemical Senses* Available at: <https://doi.org/10.1093/chemse/bjab025> [Accessed June 2, 2021].
- Pellegrino R, Hörberg T, Olofsson J, Luckett CR (2021b) Duality of smell: route-dependent effects on olfactory perception and language. *Chemical Senses* 46.
- Peng M, Potterton H, Chu JTW, Glue P (2021) Olfactory shifts linked to postpartum depression. *Sci Rep* 11:14947.
- Pernollet JC, Sanz G, Briand L (2006) Les récepteurs des molécules odorantes et le codage olfactif. *Comptes Rendus - Biologies* 329:679–690.
- Pevsner J, Reed RR, Feinstein PG, Snyder SH (1988) Molecular cloning of odorant-binding protein: member of a ligand carrier family. *Science* 241:336–339.
- Pevsner J, Sklar PB, Snyder SH (1986) Odorant-binding protein: localization to nasal glands and secretions. *Proc Natl Acad Sci U S A* 83:4942–4946.
- Pfabigan DM, Vezzani C, Thorsby PM, Sailer U (2022) Sex difference in human olfactory sensitivity is associated with plasma adiponectin. *Hormones and Behavior* 145:105235.

- Phan Thanh PT, Chrea C, Valentin D (2003) Effect of Familiarity on Odor Sensitivity.
- Phillips RG, LeDoux JE (1992) Differential contribution of amygdala and hippocampus to cued and contextual fear conditioning. *Behav Neurosci* 106: 274-285.
- Pichon AM, Coppin G, Cayeux I, Porcherot C, Sander D, Delplanque S (2015) Sensitivity of Physiological Emotional Measures to Odors Depends on the Product and the Pleasantness Ranges Used. *Frontiers in Psychology* 6:1821.
- Pierce J, Halpern BP (1996) Orthonasal and retronasal odorant identification based upon vapor phase input from common substances. *Chemical Senses* 21:529-543.
- Pierce JD, Doty RL, Amoore JE (1996) Analysis of position of trial sequence and type of diluent on the detection threshold for phenyl ethyl alcohol using a single staircase method. *Perceptual and Motor Skills* 84: 451-458.
- Pinckers A (1980) Color Vision and Age. *Ophthalmologica* 181:23-30.
- Plailly J, Howard JD, Gitelman DR, Gottfried JA (2008) Attention to odor modulates thalamocortical connectivity in the human brain. *J Neurosci* 28:5257-5267.
- Panel H (1953) Etude anatomique et physiologique de l'organe Jacobson. *International Archives of Anatomy, Histology, Embryology and Cytology* 36:199-205.
- Platek SM, Burch RL, Gallup GG (2001) Sex differences in olfactory self-recognition. *Physiology and Behavior* 73:635-640.
- Plutchik R (1980) Chapter 1 - A GENERAL PSYCHOEVOLUTIONARY THEORY OF EMOTION. In: *Theories of Emotion* (Plutchik R, Kellerman H, eds), pp 3-33. Academic Press. Available at: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780125587013500077> [Accessed June 23, 2022].
- Pollatos O, Kopietz R, Linn J, Albrecht J, Sakar V, Anzinger A, Schandry R, Wiesmann M (2007) Emotional stimulation alters olfactory sensitivity and odor judgment. *Chemical Senses* 32:583-589.
- Poncellet J, Rinck F, Anne Z, Jousain P, Thevenet M, Rouby C, Bensafi M (2010a) Semantic Knowledge Influences Prewired Hedonic Responses to Odors. *PLoS ONE* 5 Available at: www.landesbioscience.com.
- Poncellet J, Rinck F, Bourgeat F, Schaal B, Rouby C, Bensafi M, Hummel T (2010b) The effect of early experience on odor perception in humans: Psychological and physiological correlates. *Behavioural Brain Research* 208:458-465.
- Pospichalova K, Vodicka J, Kopal A (2016) New test of odor pleasantness in Parkinson's disease. *Functional Neurology* 31:149.
- Postolache TT, Wehr TA, Doty RL, Sher L, Turner EH, Bartko JJ, Rosenthal NE (2002) Patients with seasonal affective disorder have lower odor detection thresholds than control subjects. *Archives of General Psychiatry* 59:1119-1122.

- Pouliot S, Bourgeat F, Barkat S, Rouby C, Bensafi M (2008) Increase in Anhedonia Level in Menopausal Women is Accompanied by a Shift in Olfactory Function. *Chemosensory Perception* 1: 43-47.
- Poupon D, Fernandez P, Archambault Boisvert S, Migneault-Bouchard C, Frasnelli J (2018) Can the identification of odorants within a mixture be trained? *Chemical Senses* 43: 721-726
- Poupon D, Hummel T, Haehner A, Welge-Luessen A, Frasnelli J (2017) Nostril Differences in the Olfactory Performance in Health and Disease. *Chem Senses* 42: 625-634.
- Prescott J, Burns J, Frank RA (2010) Influence of odor hedonics, food-relatedness, and motivational state on human sniffing. *Chemosensory Perception* 3: 85-90.
- Prescott J, Wilkie J (2007) Pain Tolerance Selectively Increased by a Sweet-Smelling Odor. *Psychological Science* 18: 308-311.
- Preti G, Outler WB, Garcia CR, Huggins GR, Lawley HJ (1986) Human axillary secretions influence women's menstrual cycles: the role of donor extract of females. *Horm Behav* 20: 474-482
- Preti G, Wysocki CJ, Barnhart KT, Sondheimer SJ, Leyden JJ (2003) Male axillary extracts contain pheromones that affect pulsatile secretion of luteinizing hormone and mood in women recipients. *Biol Reprod* 68: 2107-2113.
- Purves D, Augustine GJ, Fitzpatrick D, Hall WC, LaMantia A-S, White LE (2015) *Neurosciences*, 5ème édition. Louvain-la-Neuve: De Boeck supérieur.
- Quinn NP, Rossor MN, Marsden CD (1987) Olfactory threshold in Parkinson's disease. *Journal of Neurology Neurosurgery and Psychiatry* 50: 88-89.
- Qureshy A, Kawashima R, Imran MB, Sugiura M, Goto R, Okada K, Inoue K, Itoh M, Schormann T, Zilles K, Fukuda H (2000) Functional mapping of human brain in olfactory processing: a PET study. *J Neurophysiol* 84: 1656-1666.
- Rabin MD, Cain WS (1986) Determinants of measured olfactory sensitivity. *Perception & Psychophysics* 39: 281-286.
- Rahayel S, Frasnelli J, Joubert S (2012) The effect of Alzheimer's disease and Parkinson's disease on olfaction: A meta-analysis. *Behavioural Brain Research* 231: 60-74.
- Ramaekers MG, Verhoef A, Gort G, Luning PA, Boesveldt S (2016) Metabolic and Sensory Influences on Odor Sensitivity in Humans. *Chemical Senses* 41: 163-168
- Rawson NE, Gomez G, Cowart BJ, Kriete A, Pribitkin E, Restrepo D (2012) Age-associated loss of selectivity in human olfactory sensory neurons. *Neurobiology of Aging* 33: 1913-1919.
- Razafindrazaka H, Monnereau A, Razafindrazaka D, Tonasso L, Schiavinato S (2015) Genetic Admixture and Flavor Preferences: Androstenone Sensitivity in Malagasy Populations. *Human Biology* 87: 59-70.
- Reden J, Mueller A, Mueller C, Konstantinidis I, Frasnelli J, Landis BN, Hummel T (2006) Recovery of olfactory function following closed head injury or infections of the upper respiratory tract. *Archives of Otolaryngology - Head and Neck Surgery* 132: 265-269.

- Ree A, Bendas J, Pabel L, Croy I, Sailer U (2020) Right between the eyes: Corrugator muscle activity tracks the changing pleasantness of repeated slow stroking touch. *Physiol Behav* 222:112903.
- Reske M, Kellermann T, Shah NJ, Schneider F, Habel U (2010) Impact of valence and age on olfactory induced brain activation in healthy women. *Behav Neurosci* 124:414-422.
- Rétiveau A n., Iv EC, Milliken G a. (2004) Common and Specific Effects of Fine Fragrances on the Mood of Women. *Journal of Sensory Studies* 19:373-394.
- Ribeiro FS, Santos FH, Albuquerque PB, Oliveira-Silva P (2019) Emotional Induction Through Music: Measuring Cardiac and Electrodermal Responses of Emotional States and Their Persistence. *Frontiers in Psychology* 10 Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyg.2019.00451> [Accessed March 1, 2023].
- Richardson BE, Vander Woude EA, Sudan R, Thompson JS, Leopold DA (2004) Altered olfactory acuity in the morbidly obese. *Obesity Surgery* 14:967-969.
- Richardson JT, Zucco GM (1989) Cognition and olfaction: a review. *Psychol Bull* 105:352-360.
- Richman R, Wallace K, Sheehe P (1995) Assessment of an abbreviated odorant identification task for children: a rapid screening device for schools and clinics. *Acta Paediatrica* 84:434-437.
- Riffell J, Abrell L, Hildebrand J (2008) Physical Processes and Real-Time Chemical Measurement of the Insect Olfactory Environment. *Journal of chemical ecology* 34:837-853.
- Rivière S, Challet L, Flügge D, Spehr M, Rodriguez I (2009) Formyl peptide receptor-like proteins are a novel family of vomeronasal chemosensors. *Nature* 459:574-577.
- Robabeh S, Mohammad JM ir, Reza A, Mahan B (2015) The Evaluation of Olfactory Function in Patients With Schizophrenia. *Global journal of health science* 7:319-330.
- Roberts ER, Dossat AM, del Mar Cortijo M, Brundin P, Wesson DW (2020) Alterations in odor hedonics in the 5XFAD Alzheimer's disease mouse model and the influence of sex. *Behavioral Neuroscience* 134:407-416.
- Robinson AM, Conley DS, Shinnars MJ, Kern RC (2002) Apoptosis in the aging olfactory epithelium. *Laryngoscope* 112:1431-1435.
- Rodgers S, Moshel Y, Mikolaenko I, Gilbert AJ, Babu R (2012) Recurrent Esthesioneuroblastoma Presenting as an ACTH Paraneoplastic Syndrome.
- Roessner V, Bleich S, Banaschewski T, Rothenberger A (2005) Olfactory deficits in anorexia nervosa. *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience* 255:6-9.
- Roland S, Rémi G (2012) *Odorat et goût: De la neurobiologie des sens chimiques aux applications*. Versailles: Editions Quae.
- Rolls ET (1990) A Theory of Emotion, and its Application to Understanding the Neural Basis of Emotion. *Cognition and Emotion* 4:161-190.
- Rolls ET, Kringelbach ML, de Araujo IET (2003) Different representations of pleasant and unpleasant odours in the human brain. *Eur J Neurosci* 18:695-703.

- Rolls ET, Rolls JH (1997) Olfactory sensory-specific satiety in humans. *Physiology and Behavior* 61: 461–473.
- Rosa A, Isola R, Nieddu M, Masala C (2020) The Role of Lipid Composition in the Sensory Attributes and Acceptability of the Salted and Dried Mullet Roes (Bottarga): A Study in Human and Animal Models. *Nutrients* 12: 3454.
- Rosa A, Pinna I, Masala C (2022) Role of body weight and sex in the olfactory and gustatory pleasantness, intensity, and familiarity of a lipid-rich food. *Journal of Sensory Studies* 37:e12739.
- Rosar PA, Traebert J, Kaster MP, Bello AF, Haviaras AC, Gard DE, Diaz AP (2022) Cross-cultural adaptation and psychometric evaluation of the Brazilian version of the Temporal Experience of Pleasure Scale (TEPS-Br). *Trends Psychiatry Psychother* 44 Available at: <http://www.scielo.br/j/trends/a/LBngkHcSpT7bVMLNtf7Rkfsj/abstract/?lang=en> [Accessed January 25, 2023].
- Rosenfeld DL (2018) The psychology of vegetarianism: Recent advances and future directions. *Appetite* 131:125–138.
- Rouby C, Pouliot S, Bensafi M (2009) Odor hedonics and their modulators. *Food Quality and Preference* 20:545–549.
- Rouby C, Thomas-Danguin T, Sicard G, Vigouroux M, Jiang T, Poitevineau J, Issanchou S (2005) Influence du contexte sémantique sur la performance d'identification d'odeurs. *Psychologie Française* 50:225–239.
- Rouquier S, Taviaux S, Trask BJ, Brand-Arpon V, Van den Engh G, Demaille J, Giorgi D (1998) Distribution of olfactory receptor genes in the human genome. *Nature Genetics* 18:243–250.
- Roy-Côté F, Zahal R, Frasnelli J, Nguyen DK, Boucher O (2021) Insula and Olfaction: A Literature Review and Case Report. *Brain Sci* 11:198.
- Royet JP, Hudry J, Zald DH, Godinot D, Grégoire MC, Lavenne F, Costes N, Holley A (2001) Functional neuroanatomy of different olfactory judgments. *Neuroimage* 13:506–519.
- Royet JP, Koenig O, Gregoire MC, Gnotti L, Lavenne F, Le Bars D, Costes N, Vigouroux M, Farget V, Sicard G, Holley A, Mauguière F, Comar D, Froment JC (1999) Functional anatomy of perceptual and semantic processing for odors. *J Cogn Neurosci* 11:94–109.
- Royet J-P, Plailly J (2004) Lateralization of olfactory processes. *Chem Senses* 29:731–745.
- Royet JP, Plailly J, Delon-Martin C, Kareken DA, Segebarth C (2003) fMRI of emotional responses to odors: Influence of hedonic valence and judgment, handedness, and gender. *Neuroimage* 20:713–728.
- Royet J-P, Zald D, My Versace R, Costes N, Lavenne F, Koenig O, Gervais RM (2000) Emotional Responses to Pleasant and Unpleasant Olfactory, Visual, and Auditory Stimuli: a Positron Emission Tomography Study. *The Journal of Neuroscience* 20:7752–7759.
- Rozin P (1982) "Taste-smell confusions" and the duality of the olfactory sense. *Perception & Psychophysics* 31:397–401.

- Rumeau C, Nguyen DT, Jankowski R (2016) How to assess olfactory performance with the Sniffin' Sticks test®. *European Annals of Otorhinolaryngology, Head and Neck Diseases* 133:203–206.
- Rupp CI (2003) Dysfunctions in olfactory processing in schizophrenia. *Current Opinion in Psychiatry* 16:181.
- Rupp CI (2005) Various Bilateral Olfactory Deficits in Male Patients With Schizophrenia. *Schizophrenia Bulletin* 31:155–165.
- Ruser P, Koeppl CJ, Kitzler HH, Hummel T, Croy I (2021) Individual odor hedonic perception is coded in temporal joint network activity. *NeuroImage* 229:117782.
- Russell JA (1980) A circumplex model of affect. *Journal of Personality and Social Psychology* 39:1161–1178.
- Russo C, Russo A, Pellitteri R, Stanzani S (2018) Ghrelin-containing neurons in the olfactory bulb send collateralized projections into medial amygdaloid and arcuate hypothalamic nuclei: neuroanatomical study. *Exp Brain Res* 236:2223–2229.
- Ruyssch F (1703) *Thesaurus anatomicus*. Joannem Wolters
- Sabiniewicz A, Brandenburg M, Hummel T (2023) Odor threshold differs for some but not all odorants between older and younger adults. *J Gerontol B Psychol Sci Soc Sci*:gbad019.
- Sailani MR, Jingga I, MirMazlomi SH, Bitarafan F, Bernstein JA, Snyder MP, Garshasbi M (2017) Isolated Congenital Anosmia and CNGA2 Mutation. *Sci Rep* 7:2667.
- Sakkas H, Bozidis P, Touzios C, Kolios D, Athanasiou G, Athanasopoulou E, Gerou I, Gartzonika C (2020) Nutritional Status and the Influence of the Vegan Diet on the Gut Microbiota and Human Health. *Medicina (Kaunas)* 56:E88.
- Salazar I, Sanchez-quintero P, Barrios AW, López Amado M, A Vega JE, Marcos S (2019) Anatomy of the olfactory mucosa. In: *Handbook of Clinical Neurology*, pp 47–65 *Smell and Taste*. Amsterdam: Elsevier. Available at: <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63855-7.00004-6>.
- Salesse R (2015) *Faut-il sentir bon pour séduire ?*, Quae. Versailles. Quae.
- Sammata N, Modintock TS (2010) Chemical stress induces the unfolded protein response in olfactory sensory neurons. *Journal of Comparative Neurology* 518:1825–1836.
- Sananes CB, Davis M (1992) N-methyl-D-aspartate lesions of the lateral and basolateral nuclei of the amygdala block fear-potentiated startle and shock sensitization of startle. *Behav Neurosci* 106:72–80.
- Sanganahalli BG, Baker KL, Thompson GJ, Herman P, Shepherd GM, Verhagen JV, Hyder F (2020) Orthonasal versus retronasal glomerular activity in rat olfactory bulb by fMRI. *NeuroImage* 212:116664.
- Santoro N, Epperson CN, Matthews SB (2015) Menopausal Symptoms and Their Management. *Endocrinol Metab Clin North Am* 44:497–515.
- Sasabe T, Kobayashi M, Kondo Y, Onoe H, Matsubara S, Yamamoto S, Tsukada H, Onoe K, Watabe H, Iida H, Kogo M, Sano K, Hatanaka A, Sawada T, Watanabe Y (2003) Activation of the anterior

- cingulate gyrus by "Green Odor": a positron emission tomography study in the monkey. *Chem Senses* 28:565-572
- Sato W, Murata K, Uraoka Y, Shibata K, Yoshikawa S, Furuta M (2021) Emotional valence sensing using a wearable facial EMG device. *Sci Rep* 11:5757.
- Sato W, Yoshikawa S, Fushiki T (2020) Facial EMG Activity Is Associated with Hedonic Experiences but Not Nutritional Values While Viewing Food Images. *Nutrients* 13:11.
- Savage SA, Butler CR, Milton F, Han Y, Zeman AZ (2017) On the nose: Olfactory disturbances in patients with transient epileptic amnesia. *Epilepsy and Behavior* 66:113-119.
- Savela-Huovinen U, Toom A, Knaapila A, Muukkonen H (2021) Sensory professionals' perspective on the possibilities of using facial expression analysis in sensory and consumer research. *Food Sci Nutr* 9:4254-4265.
- Savic I (2002) Imaging of brain activation by odorants in humans. *Curr Opin Neurobiol* 12:455-461.
- Savic I, Berglund H (2000) Right-nostril dominance in discrimination of unfamiliar, but not familiar, odours. *Chemical Senses* 25:517-523.
- Savic I, Berglund H, Gulyas B, Roland P (2001) Smelling of odorous sex hormone-like compounds causes sex-differentiated hypothalamic activations in humans. *Neuron* 31:661-668.
- Savic I, Gulyas B, Larsson M, Roland P (2000) Olfactory functions are mediated by parallel and hierarchical processing. *Neuron* 26:735-745.
- Savović S, Nindić D, Lemajić S, Pilića V, Mandić A, Rajović J, Ivetić V (2002) Olfactory perception in women with physiologically altered hormonal status (during pregnancy and menopause). *Medicinski pregljed* 55:380-383.
- Schaal B (1988) Olfaction in infants and children: developmental and functional perspectives. *Chemical Senses* 13:145-190.
- Scherer KR (2000) Emotions. In: *Introduction to Social Psychology: A European Perspective*, M Hewstone and W. Stroebe., pp 151-191. Oxford.
- Schiffman S, Pasternak M (1979) Decreased Discrimination of Food Odors in the Elderly. *Journal of Gerontology* 34:73-79.
- Schiffman SS, Moss J, Erickson RP (1976) Thresholds of food odors in the elderly. *Experimental Aging Research* 2:389-398.
- Schirmer A, Kotz SA, Friederici AD (2002) Sex differentiates the role of emotional prosody during word processing. *Cognitive Brain Research* 14:228-233.
- Schirmer A, Striano T, Friederici AD (2005) Sex differences in the preattentive processing of vocal emotional expressions. *Neuroreport* 16:635-639.
- Schmidt HJ, Beauchamp GK (1998) Adult-like odor preferences and aversions in three-year-old children - PubMed. *Child Development* 59:1136-1143

- Schneider RA, Wolf S (1955) Olfactory perception thresholds for citral utilizing a new type olfactorium. *J Appl Physiol* 8:337–342
- Schreder T, Albrecht J, Kleemann AM, Schöpf V, Kopietz R, Anzinger A, Demmel M, Linn J, Wiesmann M (2008) Olfactory performance of patients with anorexia nervosa and healthy subjects in hunger and satiety. *Rhinology* 46:175–183
- Schubert CR, Carmichael LL, Murphy C, Klein BEK, Klein R, Cruickshanks KJ (2008) Olfaction and the 5-year incidence of cognitive impairment in an epidemiological study of older adults. *J Am Geriatr Soc* 56:1517–1521.
- Schubert CR, Fischer ME, Pinto AA, Klein BEK, Klein R, Cruickshanks KJ (2017) Odor detection thresholds in a population of older adults. *Laryngoscope* 127:1257–1262
- Schwartz RK (1979) Olfaction and muscle activity: an EMG pilot study. *American Journal of Occupational Therapy: Home* 33:185–192
- Scott J, Huskisson EC (1976) Graphic representation of pain. *Pain* 2:175–184.
- Secundo L, Snitz K, Weissler K, Pinchover L, Shoenfeld Y, Loewenthal R, Agmon-Levin N, Frumin I, Bar-Zvi D, Shushan S, Sobel N (2015) Individual olfactory perception reveals meaningful nonolfactory genetic information. *PNAS* 112:8750–8755.
- Seeck M, Koessler L, Bast T, Leijten F, Michel C, Baumgartner C, He B, Beniczky S (2017) The standardized EEG electrode array of the IFCN. *Clinical Neurophysiology* 128:2070–2077.
- Seet MS, Amin MR, Abbasi NI, Hamano J, Chaudhury A, Bezerianos A, Faghieh RT, Thakor NV, Dragomir A (2020) Olfactory-induced Positive Affect and Autonomic Response as a Function of Hedonic and Intensity Attributes of Fragrances. *Annu Int Conf IEEE Eng Med Biol Soc* 2020:3170–3173.
- Seiden AM (2004) Postviral olfactory loss. *Otolaryngologic Clinics of North America* 37:1159–1166
- Seki Y, Dweck HKM, Rybak J, Wicher D, Sachse S, Hansson BS (2017) Olfactory coding from the periphery to higher brain centers in the *Drosophila* brain. *BMC Biology* 15:56
- Seo HS, Arshamian A, Schemmer K, Scheer I, Sander T, Ritter G, Hummel T (2010) Cross-modal integration between odors and abstract symbols. *Neuroscience Letters* 478:175–178
- Seo HS, Buschhüter D, Hummel T (2008a) Contextual influences on the relationship between familiarity and hedonicity of odors. *Journal of Food Science* 73 Available at: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19241571/>.
- Seo HS, Buschhüter D, Hummel T (2008b) Contextual influences on the relationship between familiarity and hedonicity of odors. *J Food Sci* 73:S273–278
- Seo HS, Buschhüter D, Hummel T (2009a) Odor attributes change in relation to the time of the year. Cinnamon odor is more familiar and pleasant during Christmas season than summertime. *Appetite* 53:222–225.
- Seo H-S, Gudziol V, Hähner A, Hummel T (2011) Background sound modulates the performance of odor discrimination task. *Exp Brain Res* 212:305–314.

- Seo HS, Hummel T (2011) Auditory-olfactory integration: Congruent or pleasant sounds amplify odor pleasantness. *Chemical Senses* 36: 301–309.
- Seo H-S, Lee S, Cho S (2013) Relationships between personality traits and attitudes toward the sense of smell. *Front Psychol* Available at: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyg.2013.00901/full> [Accessed August 5, 2021].
- Seo H-S, Lee Y, Yoon N-R, Song JM, Shin J-M, Lee S-Y, Hwang I (2009b) Impacts of sensory attributes and emotional responses on the hedonic ratings of odors in dairy products. *Appetite* 53: 50–55.
- Seo H-S, Lohse F, Luckett CR, Hummel T (2014) Congruent Sound Can Modulate Odor Pleasantness. *Chem Senses* 39: 215–228.
- Sequeira H, Hot P, Silvert L, Delplanque S (2009) Electrical autonomic correlates of emotion. *Int J Psychophysiol* 71: 50–56.
- Sergerie K, Chochol C, Armony JL (2008) The role of the amygdala in emotional processing: A quantitative meta-analysis of functional neuroimaging studies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 32: 811–830.
- Seubert J, Rea AF, Loughhead J, Habel U (2009) Mood induction with olfactory stimuli reveals differential affective responses in males and females. *Chemical Senses* 34: 77–84.
- Sezille C, Fournel A, Rouby C, Rinck F, Bensafi M (2014) Hedonic appreciation and verbal description of pleasant and unpleasant odors in untrained, trainee cooks, flavorists, and perfumers. *Frontiers in Psychology* 5.
- Shah B, Newman JD, Woolf K, Ganguzza L, Guo Y, Allen N, Zhong J, Fisher EA, Slater J (2018) Anti-Inflammatory Effects of a Vegan Diet Versus the American Heart Association-Recommended Diet in Coronary Artery Disease Trial. *Journal of the American Heart Association* 7: e011367.
- Shepherd GM (1972) Synaptic organization of the mammalian olfactory bulb. *Physiological Reviews* 52: 864–917.
- Shiga H, Taki J, Washiyama K, Yamamoto J, Kinase S, Okuda K, Kinuya S, Watanabe N, Tonami H, Koshida K, Amano R, Furukawa M, Miwa T (2013) Assessment of Olfactory Nerve by SPECT-MRI Image with Nasal Thallium-201 Administration in Patients with Olfactory Impairments in Comparison to Healthy Volunteers. *PLoS ONE* 8 Available at: [/pmc/artides/PMC3585209/](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23585209/)
[/pmc/artides/PMC3585209/?report=abstract](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23585209/?report=abstract)
<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/artides/PMC3585209/>.
- Shu C-H, Yuan B-C, Lin S-H, Lin C-Z (2007) Cross-cultural application of the “Sniffin’ Sticks” odor identification test. *Am J Rhinol* 21: 570–573.
- Simon Y, Bellisle F, Monneuse MO, Samuel-Lajeunesse B, Drewnowski A (1993) Taste responsiveness in anorexia nervosa. *British Journal of Psychiatry* 162: 244–246.
- Sinding C, Puschmann L, Hummel T (2014) Is the Age-Related Loss in Olfactory Sensitivity Similar for Light and Heavy Molecules? *Chemical Senses* 39: 383–390.

- Singh A, Agarwal M, Jain N, Garg N, Verma P, Mittal S (2019) Effect of menopause on olfactory function. *National Journal of Physiology, Pharmacy and Pharmacology* 9:1.
- Singh D, Bronstad PM (2001) Female body odour is a potential cue to ovulation. *Proc Biol Sci* 268:797–801.
- Sirota P, Davidson B, Mosheva T, Benhatov R, Zohar J, Gross-Isseroff R (1999) Increased olfactory sensitivity in first episode psychosis and the effect of neuroleptic treatment on olfactory sensitivity in schizophrenia. *Psychiatry Research* 86:143–153.
- Skrandies W, Zschieschang R (2015) Olfactory and gustatory functions and its relation to body weight. *Physiol Behav* 142:1–4.
- Small DM, Gerber JC, Mak YE, Hummel T (2005) Differential neural responses evoked by orthonasal versus retronasal odorant perception in humans. *Neuron* 47:593–605.
- Small DM, Jones-Gotman M, Zatorre RJ, Petrides M, Evans AC (1997) Flavor processing: more than the sum of its parts. *Neuroreport* 8:3913–3917.
- Small DM, Zatorre RJ, Dagher A, Evans AC, Jones-Gotman M (2001) Changes in brain activity related to eating chocolate: from pleasure to aversion. *Brain* 124:1720–1733.
- Smeets MAM, Schifferstein HNJ, Boelema SR, Lensvelt-Mulders G (2008) The odor awareness scale: A new scale for measuring positive and negative odor awareness. *Chemical Senses* 33:725–734.
- Smith RS, Doty RL, Burlingame GK, McKeown DA (1993) Smell and taste function in the visually impaired. *Percept Psychophys* 54:649–655.
- Smith TD, Bhatnagar KP (2000) The human vomeronasal organ. Part II: prenatal development. *The Journal of Anatomy* 197:421–436.
- Smith TD, Bhatnagar KP (2019) Anatomy of the olfactory system. In: *Handbook of Clinical Neurology*, pp 17–28 Smell and Taste. Amsterdam: Elsevier. Available at: <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63855-7.00002-2>
- Snaith RP, Hamilton M, Morley S, Humayan A, Hargreaves D, Trigwell P (1995) A scale for the assessment of hedonic tone the Snaith-Hamilton Pleasure Scale. *Br J Psychiatry* 167:99–103.
- Sobel N, Prabhakaran V, Desmond JE, Glover GH, Goode RL, Sullivan EV, Gabrieli JD (1998a) Sniffing and smelling: separate subsystems in the human olfactory cortex. *Nature* 392:282–286.
- Sobel N, Prabhakaran V, Hartley CA, Desmond JE, Zhao Z, Glover GH, Gabrieli JDE, Sullivan EV (1998b) Odorant-Induced and Sniff-Induced Activation in the Cerebellum of the Human. *J Neurosci* 18:8990–9001.
- Sobel N, Prabhakaran V, Zhao Z, Desmond JE, Glover GH, Sullivan EV, Gabrieli JD (2000) Time course of odorant-induced activation in the human primary olfactory cortex. *J Neurophysiol* 83:537–551.
- Sohrabi H, Bates K, Weinborn M, Johnston A, Bahramian A, Taddei K, Laws S, Rodrigues M, Morici M, Howard M, Martins G, Mackay-Sim A, Gandy S, Martins R (2012) Olfactory discrimination predicts cognitive decline among community-dwelling older adults. *Translational Psychiatry* 2 Available at: www.nature.com/tp.

- Solla P, Masala C, Ercoli T, Frau C, Bagella C, Pinna I, Loy F, Defazio G (2023) Olfactory Impairment Correlates with Executive Functions Disorders and Other Specific Cognitive Dysfunctions in Parkinson's Disease. *Biology (Basel)* 12:112
- Solla P, Masala C, Liscia A, Piras R, Ercoli T, Fadda L, Hummel T, Haenher A, Defazio G (2020) Sex-related differences in olfactory function and evaluation of possible confounding factors among patients with Parkinson's disease. *Journal of Neurology* 267:57–63.
- Sollai G, Tomassini Barbarossa I, Usai P, Hummel T, Ornjär R (2020) Association between human olfactory performance and ability to detect single compounds in complex chemical mixtures. *Physiology and Behavior* 217 Available at: <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2020.112820>
- Sonnenburg ED, Smits SA, Tikhonov M, Higginbottom SK, Wingreen NS, Sonnenburg JL (2016) Diet-induced extinction in the gut microbiota compounds over generations. *Nature* 529:212–215.
- Sorokowska A, Negoias S, Härtwig S, Härtwig H, Gerber J, Iannilli E, Warr J, Hummel T (2016) Differences in the central-nervous processing of olfactory stimuli according to their hedonic and arousal characteristics. *Neuroscience* 324:62–68.
- Sorokowska A, Schoen K, Hummel C, Han P, Warr J, Hummel T (2017) Food-related odors activate dopaminergic brain areas. *Frontiers in Human Neuroscience* 11.
- Sorokowska A, Schriever VA, Gudziol V, Hummel C, Hähner A, Iannilli E, Sinding C, Aziz M, Seo HS, Negoias S, Hummel T (2015) Changes of olfactory abilities in relation to age: odor identification in more than 1400 people aged 4 to 80 years. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology* 272:1937–1944.
- Sorokowska A, Sorokowski P, Hummel T (2014) Cross-Cultural Administration of an Odor Discrimination Test. *Chemosens Percept* 7:85–90
- Sorokowska A, Sorokowski P, Hummel T, Huanca T (2013) Olfaction and Environment: Tsimane' of Bolivian Rainforest Have Lower Threshold of Odor Detection Than Industrialized German People Gronenberg W, ed. *PLoS ONE* 8:e69203
- Sorokowska A, Sorokowski P, Karwowski M, Larsson M, Hummel T (2019) Olfactory perception and blindness: a systematic review and meta-analysis. *Psychological Research* 83:1595–1611.
- Sorokowski P, Karwowski M, Misiak M, Marczak MK, Dziekan M, Hummel T, Sorokowska A (2019a) Sex Differences in Human Olfaction: A Meta-Analysis. *Frontiers in Psychology* 10:242
- Sorokowski P, Karwowski M, Misiak M, Marczak MK, Dziekan M, Hummel T, Sorokowska A (2019b) Sex differences in human olfaction: A meta-analysis. *Frontiers in Psychology* 10
- Sorokowski P, Sorokowska A, Witzel C (2014) Sex differences in color preferences transcend extreme differences in culture and ecology. *Psychon Bull Rev* 21:1195–1201.
- Soudry Y, Lemogne C, Malinvaud D, Consoli S-M, Bonfils P (2011) Olfactory system and emotion: Common substrates. *European Annals of Otorhinolaryngology, Head and Neck diseases* 128:18–23.
- Soussignan R, Delaunay-El Allam M, Schaal B (2013) L'épigenèse de l'hédonisme olfactif et gustatif chez l'enfant. In: *Odeurs et émotions: le nez a ses raisons...*, Benoist Schaal, Camille Ferdenzi et Olivier Wathelet, pp 143–168 Sciences. Dijon: Éditions Universitaires de Dijon.

- Soussignan R, Ehrlé N, Henry A, Schaal B, Bakchine S (2005) Dissociation of emotional processes in response to visual and olfactory stimuli following frontotemporal damage. *Neurocase* 11:114-128.
- Soussignan R, Schaal B (1996) Children's facial responsiveness to odors: Influences of hedonic valence of odor, gender, age, and social presence. *Developmental Psychology* 32:367-379.
- Soussignan R, Schaal B, Marlier L (1999) Olfactory alliesthesia in human neonates: prandial state and stimulus familiarity modulate facial and autonomic responses to milk odors. *Dev Psychobiol* 35:3-14.
- Soussignan R, Schaal B, Marlier L, Jiang T (1997) Facial and autonomic responses to biological and artificial olfactory stimuli in human neonates: Re-examining early hedonic discrimination of odors. *Physiology and Behavior* 62:745-758.
- Stafford LD, Welbeck K (2011) High hunger state increases olfactory sensitivity to neutral but not food odors. *Chemical senses* 36:189-198.
- Stafford LD, Whittle A (2015) Obese individuals have higher preference and sensitivity to odor of chocolate. *Chemical Senses* 40:279-284.
- Stanić Ž, Pribisalić A, Bošković M, Bućan Cvitanić J, Boban K, Bašković G, Bartulić A, Demo S, Polašek O, Kolčić I (2021) Does Each Menstrual Cycle Elicit a Distinct Effect on Olfactory and Gustatory Perception? *Nutrients* 13:2509.
- Steiner JE (1979) Human facial expressions in response to taste and smell stimulation. *Advances in Child Development and Behavior* 13:257-295.
- Stevens JC, Cain WS, Weinstein DE, Pierce JB (1987) Aging impairs the ability to detect gas odor. *Fire Technology* 23:198-204.
- Stevens SS (1969) Sensory scales of taste intensity. *Perception & Psychophysics* 6:302-308.
- Stevenson RJ, Oaten M (2008) The effect of appropriate and inappropriate stimulus color on odor discrimination. *Perception & Psychophysics* 70:640-646.
- Stevenson RJ, Repacholi BM (2003) Age-related changes in children's hedonic response to male body odor. *Developmental Psychology* 39:670-679.
- Stevenson RJ, Tomiczek C, Oaten M (2007) Olfactory hedonic context affects both self-report and behavioural indices of payability. *Perception* 36:1698-1708.
- Stoyanov GS, Matev BK, Valchanov P, Sapundzhiev N, Young JR (2018) The Human Vomeronasal (Jacobson's) Organ: A Short Review of Current Conceptions, With an English Translation of Potiquet's Original Text. *Cureus* 10:2643.
- Strauss GP, Allen DN, Ross SA, Duke LA, Schwartz J (2010) Olfactory Hedonic Judgment in Patients With Deficit Syndrome Schizophrenia. *Schizophrenia Bulletin* 36:860-868.
- Sudo N, Chida Y, Aiba Y, Sonoda J, Oyama N, Yu X-N, Kubo C, Koga Y (2004) Postnatal microbial colonization programs the hypothalamic-pituitary-adrenal system for stress response in mice. *J Physiol* 558:263-275.

- Suga Y, Kitade H, Kawagishi A, Takeda K, Haruki K, Ishizaki J, Sai Y, Kasahara K, Arai K, Miyamoto K (2011) [Investigation for relation of gustatory and olfactory impairment in patients receiving cancer chemotherapy]. *Gan To Kagaku Ryoho* 38:2617–2621.
- Sulmont C, Issanchou S, Köster EP (2002) Selection of odorants for memory tests on the basis of familiarity, perceived complexity, pleasantness, similarity and identification. *Chem Senses* 27:307–317.
- Sulmont-Rossé C, Issanchou S, Köster EP (2005) Odor Naming Methodology: Correct Identification with Multiple-choice versus Repeatable Identification in a Free Task. *Chemical Senses* 30:23–27.
- Sun BC, Halpern BP (2005) Identification of air phase retronasal and orthonasal odorant pairs. *Chemical Senses* 30:693–706.
- Sun C, Tang K, Wu J, Xu H, Zhang W, Cao T, Zhou Y, Yu T, Li A (2019) Leptin modulates olfactory discrimination and neural activity in the olfactory bulb. *Acta Physiologica* 227:e13319.
- Suroyo I, Budiarto T (2020) The role of diagnostic and interventional radiology in juvenile nasopharyngeal angiofibroma: A case report and literature review. *Radiology Case Reports* 15:812–815.
- Svärd J, Fischer H, Lundqvist D (2014) Adult age-differences in subjective impression of emotional faces are reflected in emotion-related attention and memory tasks. *Front Psychol* 5:423.
- Swallow BL, Lindow SW, Aye M, Masson EA, Alasalvar C, Quantick P, Hanna J (2005) Smell perception during early pregnancy: no evidence of an adaptive mechanism. *BJOG: An International Journal of Obstetrics and Gynaecology* 112:57–62.
- Swiecicki L, Zatorski P, Bzinkowska D, Sienkiewicz-Jarosz H, Szyndler J, Scinska A (2009) Gustatory and olfactory function in patients with unipolar and bipolar depression. *Prog Neuropsychopharmacol Biol Psychiatry* 33:827–834.
- Takahashi T, Nakamura M, Sasabayashi D, Komori Y, Higuchi Y, Nishikawa Y, Nishiyama S, Itoh H, Masaoka Y, Suzuki M (2018) Olfactory deficits in individuals at risk for psychosis and patients with schizophrenia: relationship with socio-cognitive functions and symptom severity. *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience* 268:689–698.
- Takahashi T, Nakamura M, Sasabayashi D, Nishikawa Y, Takayanagi Y, Furuichi A, Kido M, Mizukami Y, Nishiyama S, Higuchi Y, Tateno T, Itoh H, Noguchi K, Masaoka Y, Suzuki M (2019) Association between olfactory sulcus morphology and olfactory functioning in schizophrenia and psychosis high-risk status. *Heliyon* 5:e02642.
- Tanner WP, Swets JA (1954) A decision-making theory of visual detection. *Psychological Review* 61:401–409.
- Tannou T, Godard-Marceau A, Joubert S, Daneault S, Kergoat M-J, Magnin E, Comte A, Gabriel D, Vidal C, Pazart L, Aubry R (2021) Added value of functional neuroimaging to assess decision-making capacity of older adults with neurocognitive disorders: protocol for a prospective, monocentric, single-arm study (IMAGISION). *BMJ Open* 11:e053549.
- Thomas-danguin T, Rouby C, Sicard G, Vigouroux M, Johansson A, Bengtson A, Hall G, Ormel W (2001) Odours identification and discrimination: influence of culture and typicality on

- performance. In: *ACheMS XXIIIrd Annual Meeting, April 25-29, 2001, Sarasota, Florida*, pp 31–31 Available at: <https://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/122437> [Accessed August 6, 2021].
- Thuerauf N, Gossler A, Lunkenheimer J, Lunkenheimer B, Maihöfner C, Bleich S, Kornhuber J, Markovic K, Reulbach U (2008) Olfactory lateralization: Odor intensity but not the hedonic estimation is lateralized. *Neuroscience Letters* 438:228–232.
- Thuerauf N, Reulbach U, Lunkenheimer J, Lunkenheimer B, Spannenberger R, Gossler A, Maihöfner C, Bleich S, Kornhuber J, Markovic K (2009) Emotional reactivity to odors: Olfactory sensitivity and the span of emotional evaluation separate the genders. *Neuroscience Letters* 456:74–79.
- Toda M, Morimoto K (2008) Effect of lavender aroma on salivary endocrinological stress markers. *Archives of Oral Biology* 53:964–968.
- Tomova A, Bukovsky I, Rembert E, Yonas W, Alwarith J, Barnard ND, Kahleova H (2019) The Effects of Vegetarian and Vegan Diets on Gut Microbiota. *Front Nutr* 6:47.
- Tong J, Mannea E, Aimé P, Pfluger PT, Yi C-X, Castaneda TR, Davis HW, Ren X, Pixley S, Benoit S, Julliard K, Woods SC, Horvath TL, Sleeman MM, D'Alessio D, Obici S, Frank R, Tschöp MH (2011) Ghrelin Enhances Olfactory Sensitivity and Exploratory Sniffing in Rodents and Humans. *J Neurosci* 31:5841–5846.
- Toulouse E, Vaschide N (1899) Mesure de l'odorat chez l'homme et chez la femme. *Comptes Rendus des Seances de la Societe de Biologie et de Ses Filiales* 51:381–383.
- Tran HA (2005) Abnormal laboratory results: Biochemical tests in pregnancy. *Australian Prescriber* 28:98–101.
- Trellakis S, Tagay S, Fischer C, Rydleuskaya A, Scherag A, Bruderek K, Schlegl S, Greve J, Canbay AE, Lang S, Brandau S (2011) Ghrelin, leptin and adiponectin as possible predictors of the hedonic value of odors. *Regulatory Peptides* 167:112–117.
- Trimmer C, Keller A, N.R.M, L.L.S, J.R.W, M.H.N, N.K, L.B.V, H.M, Mainland J.D (2019) Genetic variation across the human olfactory receptor repertoire alters odor perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116:9475–9480.
- Triscoli C, Croy I, Olausson H, Sailer U (2014) Liking and wanting pleasant odors: different effects of repetitive exposure in men and women. *Frontiers in Psychology* 5:526.
- Troemel ER, Kimmel BE, Bargmann CI (1997) Reprogramming chemotaxis responses: sensory neurons define olfactory preferences in *C. elegans*. *Cell* 91:161–169.
- Tsukatani T, Miwa T, Furukawa M, Costanzo RM (2003) Detection thresholds for phenyl ethyl alcohol using serial dilutions in different solvents. *Chemical Senses* 28:25–32.
- Turetsky BI, Hahn C-G, Borgmann-Winter K, Moberg PJ (2009) Scents and nonsense: olfactory dysfunction in schizophrenia. *Schizophr Bull* 35:1117–1131.
- Ulusoy S, Dinc ME, Dalgic A, Topak M, Dizdar D, IsA (2017) Are people who have a better smell sense, more affected from satiation? *Braz J Otorhinolaryngol* 83:640–645.

- Urban-Kowalczyk M, Śmigiełski J, Kotlicka-Antczak M (2018) Overrated hedonic judgment of odors in patients with schizophrenia. *CNS Neurosci Ther* 24:1156-1162
- Urban-Kowalczyk M, Strzelecki D, Śmigiełski J, Kotlicka-Antczak M (2019) Odor perception and hedonics in chronic schizophrenia and in first episode psychosis. *Neuropsychiatric Disease and Treatment* 15:647-654.
- Utz KS, Martini M, Mrochen A, Lambrecht V, Süß P, Renner B, Freiherr J, Schenk T, Winkler J, Marxreiter F (2021) A multisensory deficit in the perception of pleasantness in Parkinson's disease. *Journal of Parkinson's Disease*.
- Vangay P et al. (2018) U.S. immigration westernizes the human gut microbiome. *Cell* 175:962-972.e10
- Velasco C, Balboa D, Marmolejo-Ramos F, Spence C (2014) Crossmodal effect of music and odor pleasantness on olfactory quality perception. *Frontiers in Psychology* 5:1352
- Veldhuizen MD, Nachtigal D, Teulings L, Gitelman DR, Small DM (2010) The insular taste cortex contributes to odor quality coding. *Frontiers in Human Neuroscience* 4 Available at: www.frontiersin.org
- Venstrom D, Amoore JE (1968) Olfactory Threshold, in Relation to Age, Sex or Smoking. *Journal of Food Science* 33:264-265.
- Viana F (2011) Chemosensory Properties of the Trigeminal System. *Chemical Neuroscience* 2:38-50
- Vieillard S, Ronat L, Baccarani A, Schaal B, Baudouin JY, Brochard R (2020) Age differences in olfactory affective responses: evidence for a positivity effect and an emotional dedifferentiation. *Aging, Neuropsychology, and Cognition* Available at: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32787505/>.
- Villemure C, Slotnick BM, Bushnell MC (2003) Effects of odors on pain perception: deciphering the roles of emotion and attention. *Pain* 106:101-108
- Vinnikova A (2016) A case of hedonic perception of foreigners towards Chinese culture-specific odors from scent marketing perspective. *Archives of Business Research* 4:21-44.
- Voirol E, Daget N (1986) Comparative study of nasal and retronasal olfactory perception. *Journal of Food Science and Technology* 9:316-319.
- Vrana SR (1993) The psychophysiology of disgust: differentiating negative emotional contexts with facial EMG. *Psychophysiology* 30:279-286.
- Wackermannová M, Pinc L, Jebavý L (2016) Olfactory Sensitivity in Mammalian Species. *Physiology Research* 65:369-390
- Wallrabenstein I, Gerber J, Rasche S, Croy I, Kurtenbach S, Hummel T, Hatt H (2015) The smelling of Hedione results in sex-differentiated human brain activity. *Neuroimage* 113:365-373.
- Walsh-Messinger J, Wong PS, Antonius D, McMahon K, Opler LA, Michael Ramirez P, Malaspina D (2018) Sex Differences in Hedonic Judgement of Odors in Schizophrenia Cases and Healthy Controls HHS Public Access. *Psychiatry Research* 269:345-353

- Wang J, Eslinger PJ, Smith MB, Yang QX (2005) Functional magnetic resonance imaging study of human olfaction and normal aging. *Journals of Gerontology - Series A Biological Sciences and Medical Sciences* 60:510-514.
- Wang X, Zhang C, Xia X, Yang Y, Zhou C (2019) Effect of gender on odor identification at different life stages: a meta-analysis. *Rhinology journal* 57:322-330.
- Weikert C, Trefflich I, Menzel J, Obeid R, Longree A, Dierkes J, Meyer K, Herter-Aeberli I, Mai K, Stangl G, Müller SM, Schwerdtle T, Lampen A, Abraham K (2020) Vitamin and Mineral Status in a Vegan Diet. *Deutsches Arzteblatt International* 117:575-582.
- Weiland R, Ellgring H, Macht M (2010) Gustofacial and olfactofacial responses in human adults. *Chem Senses* 35:841-853.
- Wessels Q, Hoogland PVJM, Vorster W (2014) Anatomical evidence for an endocrine activity of the vomeronasal organ in humans. *Clin Anat* 27:856-860.
- Wesson DW, Wilson DA (2011) Sniffing out the contributions of the olfactory tubercle to the sense of smell: hedonics, sensory integration, and more? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 35:655-668.
- Wewers ME, Lowe NK (1990) A critical review of visual analogue scales in the measurement of clinical phenomena. *Res Nurs Health* 13:227-236.
- Wibbenmeyer L, Sevier A, Liao J, Williams I, Latenser B, Lewis R, Kealey P, Rosenquist R (2011) Evaluation of the usefulness of two established pain assessment tools in a burn population. *Journal of Burn Care and Research* 32:52-60.
- Wicker B, Keysers C, Plailly J, Royet JP, Gallese V, Rizzolatti G (2003) Both of us disgusted in My insula: the common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron* 40:655-664.
- Wicker B, Monfardini E, Royet J-P (2016) Olfactory processing in adults with autism spectrum disorders. *Molecular Autism* 7.
- Williams KW, Scott MM, Elmquist JK (2011) Modulation of the central melanocortin system by leptin, insulin, and serotonin: co-ordinated actions in a dispersed neuronal network. *Eur J Pharmacol* 660:2-12.
- Williams LM, Gordon E (2007) Dynamic organization of the emotional brain: responsivity, stability, and instability. *Neuroscientist* 13:349-370.
- Wilson KA (2021) Individuating the senses of 'smell': orthonasal versus retronasal olfaction. *Synthese* 199:4217-4242.
- Winston JS, Gottfried JA, Kilner JM, Dolan RJ (2005) Integrated neural representations of odor intensity and affective valence in human amygdala. *Journal of Neuroscience* 25:8903-8907.
- Woodward MR, Amrutkar CV, Shah HC, Benedict RHB, Rajakrishnan S, Doody RS, Yan L, Szigeti K (2017) Validation of olfactory deficit as a biomarker of Alzheimer disease. *Neurol Clin Pract* 7:5-14.
- Wrzesniewski A (1999) Odor and affect: individual differences in the impact of odor on liking for places, things and people. *Chemical Senses* 24:713-721.

- Wundt W (1897) Outline of psychology. Leipzig, Germany: Wilhelm Engelmann.
- Wysocki CJ, Beauchamp GK (1984) Ability to smell androstenone is genetically determined. *Proc Natl Acad Sci U S A* 81:4899-4902.
- Wysocki CJ, Cowart BJ, Radil T (2003) Nasal trigeminal chemosensitivity across the adult life span. *Percept Psychophys* 65:115-122.
- Wysocki CJ, Gilbert AN (1989) National Geographic Smell Survey: Effects of Age Are Heterogenous. *Annals of the New York Academy of Sciences* 561:12-28.
- Xiang W, Chen S, Sun L, Cheng S, Bove VM (2016) Odor emoticon: An olfactory application that conveys emotions. *International Journal of Human Computer Studies* 91:52-61.
- Xiao W, Lv Q, Gao X, Sun Z, Yan X, Wei Y (2020) Different Brain Activation in Response to Repeated Odors of Pleasantness and Unpleasantness. *Chemosensory Perception* 13:84-91.
- Xu L, Liu J, Wroblewski KE, McClintock MK, Pinto JM (2020) Odor Sensitivity Versus Odor Identification in Older US Adults: Associations With Cognition, Age, Gender, and Race. *Chem Senses* 45:321-330.
- Yabuki Y, Koide T, Miyasaka N, Wakisaka N, Masuda M, Ohkura M, Nakai J, Tsuge K, Tsuchiya S, Sugimoto Y, Yoshihara Y (2016) Olfactory receptor for prostaglandin F_{2α} mediates male fish courtship behavior. *Nat Neurosci* 19:897-904.
- Yamanaka T (1995) Contribution of activity coefficients of methylene homologues to odor and flavor detection thresholds. *Chemical Senses* 20:471-475.
- Yang L, Chen X, Guo Q, Zhang J, Luo M, Chen X, Wen Y, Zou X, Xu F (2022) Changes in facial expressions in patients with Parkinson's disease during the phonation test and their correlation with disease severity. *Computer Speech & Language* 72:101286.
- Yang L, Wei Y, Yu D, Zhang J, Liu Y (2010) Olfactory and gustatory function in healthy adult Chinese subjects. *Otolaryngology - Head and Neck Surgery* 143:554-560.
- Ye Y, Lu Z, Zhou W (2021) Pheromone effects on the human hypothalamus in relation to sexual orientation and gender. *Handb Clin Neurol* 182:293-306.
- Yeomans MR, Mobini S, Elliman TD, Walker HC, Stevenson RJ (2006) Hedonic and sensory characteristics of odors conditioned by pairing with tastants in humans. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 32:215-228.
- Yeshurun Y, Sobel N (2010) An Odor is Not Worth a Thousand Words: From Multidimensional Odors to Unidimensional Odor Objects. *Annual Review of Psychology* 61:219-241.
- Yoshino A, Pellegrino R, Luckett CR, Hummel T (2021) Validation study of a novel approach for assessment of retronasal olfactory function with combination of odor thresholds and identification. *European Archives of Oto-Rhino-Laryngology* 278:3847-3856.
- Yoto A, Fukui N, Kaneda C, Torita S, Goto K, Nanjo F, Yokogoshi H (2018) Black tea aroma inhibited increase of salivary chromogranin-A after arithmetic tasks. *J Physiol Anthropol* 37:3.

- Zald DH, Donndelinger MJ, Pardo JV (1998) Elucidating dynamic brain interactions with across-subjects correlational analyses of positron emission tomographic data: The functional connectivity of the amygdala and orbitofrontal cortex during olfactory tasks. *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism* 18:896-905.
- Zald DH, Pardo JV (1997) Emotion, olfaction, and the human amygdala: Amygdala activation during aversive olfactory stimulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:4119-4124.
- Zarzo M (2008) Psychologic dimensions in the perception of everyday odors: pleasantness and edibility. *Journal of Sensory Studies* 23:354-376.
- Zarzo M (2011) Hedonic judgments of chemical compounds are correlated with molecular size. *Sensors* 11:3667-3686.
- Zarzo M (2012) Effect of functional group and carbon chain length on the odor detection threshold of aliphatic compounds. *Sensors* 12:4105-4112.
- Zatorre JR, Jones-Gotman M, Rouby C (2000) Neural mechanisms involved in odor pleasantness and intensity judgments. *NeuroReport* 11:2711-2716.
- Zatorre RJ, Jones-Gotman M (1990) Right-nostril advantage for discrimination of odors. *Perception & Psychophysics* 47:526-531.
- Zatorre RJ, Jones-Gotman M, Evans AC, Meyer E (1992) Functional localization and lateralization of human olfactory cortex. *Nature* 360:339-340.
- Zelano C, Bensafi M, Porter J, Mainland J, Johnson B, Bremner E, Telles C, Khan R, Sobel N (2005) Attentional modulation in human primary olfactory cortex. *Nat Neurosci* 8:114-120.
- Zellner DA, Bartoli AM, Eckard R (1991) Influence of color on odor identification and liking ratings. *Am J Psychol* 104:547-561.
- Zellner DA, Kautz MA (1990) Color affects perceived odor intensity. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 16:391-397.
- Zhang X, Chen W, Li S, Zhou W (2017a) Developmental Fine-tuning of Human Olfactory Discriminability. *Chemical Senses* 42:655-662.
- Zhang X, Firestein S (2007) Nose thyself: Individuality in the human olfactory genome. *Genome Biology* 8:1-3.
- Zhang Z, Liu Q, Wen P, Zhang J, Rao X, Zhou Z, Zhang H, He X, Li J, Zhou Z, Xu X, Zhang X, Luo R, Lv G, Li H, Cao P, Wang L, Xu F (2017b) Activation of the dopaminergic pathway from VTA to the medial olfactory tubercle generates odor-preference and reward. *Costa RM, Dulac C, eds eLife* 6:e25423.
- Zhao J-B, Wang Y-L, Ma Q-W, Zhao J-B, Zhang X-Y, Zou L-Q (2019) The chemosensory pleasure scale: a new assessment for measuring hedonic smell and taste capacities. *Chemical Senses* 44:457-464.
- Zheng J-P, Song M, Zhan X-X, Li C-Z, Zong X-Y, Zhang Y-Z (2014) Endoscopic approach to the trigeminal nerve: An anatomic study. *Journal of Cranio-Maxillo-Facial Surgery* 42:674-682.

- Zhou G, Olofsson JK, Koubeissi MZ, Menelaou G, Rosenow J, Schuele SU, Xu P, Voss JL, Lane G, Zelano C (2021) Human hippocampal connectivity is stronger in olfaction than other sensory systems. *Progress in Neurobiology* 201: 102027.
- Zibrowski EM, Robertson JMD (2006) Olfactory sensitivity in medical laboratory workers occupationally exposed to organic solvent mixtures. *Occupational Medicine* 56: 51–54.
- Zou L-Q, van Hartevelt TJ, Kringelbach ML, Cheung EFC, Chan RCK (2016) The neural mechanism of hedonic processing and judgment of pleasant odors: An activation likelihood estimation meta-analysis. *Neuropsychology* 30: 970–979.

ANNEXES

Annexe 1 : Geneva Emotion and Odor Scale

Consigne : Nous aimerions que vous décriviez vos sentiments associés à chaque odeur que vous allez sentir. Nous aimerions que vous évaluiez l'intensité des différents états émotionnels évoqués par l'odeur en utilisant une liste de termes correspondant à chaque type d'émotion. Pour répondre, placez le curseur le long de l'échelle et placez-le au point qui correspond à l'intensité de l'émotion que vous avez ressentie, sur une échelle allant de « Pas du tout intense » à « Extrêmement intense ». Faites-le pour chaque terme présenté à l'écran (même si certains termes semblent parfois synonymes). Cochez « Pas compris » si vous n'êtes pas sûr de la signification du mot.

Le tableau suivant regroupe l'ensemble des termes dont l'intensité est évaluée pour chacune des odeurs présentées au participant.

Numéro	Dimensions	Termes
1	Dégoût-irritation	Désagréable
2		Dégoûté
3		Désagréablement surpris
4		Nauséux
5		Insatisfaction
6		Irrité
7		Sale
8		En colère
9	Bonheur-bien être	Agréable
10		Agréablement surpris
11		Bien être
12		Bonheur
13		Attiré
14	Sensualité-desir	Émerveillé
15		Désir
16		Sensuel
17		Amoureux
18		Romantique
19		Sexy
20		Admiration
21	Énergie-rafraîchissement	Excité
22		Revitalisé
23		Tonifié
24		Énergique
25		Rafrâichi
26		Propre
27		Stimulé
28	Tranquillité-apaisement	Frissonnant
29		Relaxé
30		Serein
31		Apaisé
32		Réconforté
33	Plaisir sensoriel	Léger
34		Nostalgique
35		Amusement
36		Salivant

Annexe 2 : Chemosensory Pleasure Scale

Consigne : Pour chacune des affirmations ci-dessous, veuillez cocher la case qui vous correspond le mieux de manière générale.

Affirmations	Tout à fait faux	Relativement faux	Un peu faux	Un peu vrai	Relativement vrai	Tout à fait vrai
À chaque fois que je sens l'odeur de nourriture, je me sens bien.						
Manger un plat gouteux me fait du bien.						
J'anticipe avec plaisir de manger de la nourriture goûteuse.						
Je me sens bien lorsque je mange.						
Lorsque je mange mon plat préféré, je me régale.						
Quand je regarde la préparation d'un bon plat à la télévision, j'arrive presque à le sentir.						
Quand je vois une publicité pour un aliment, j'anticipe facilement son goût.						
Quand je regarde le menu au restaurant, j'aime imaginer le goût que les plats peuvent avoir.						
Quand j'imagine que je mange mon plat préféré, je peux presque en percevoir les saveurs.						
L'odeur de l'herbe et du sol humide me ravit.						
Quand je me promène, j'aime respirer profondément l'air frais.						
En général, je suis impatient(e) de respirer l'air frais dans un parc après la pluie.						

Annexe 3 : Bontempi C, Jacquot L et Brand G. 2021. Sex differences in odor hedonic perception: an overview, Frontiers in Neuroscience, vol. 15.



Sex Differences in Odor Hedonic Perception: An Overview

Charlotte Bontempi¹, Laurence Jacquot¹ and Gérard Brand^{1,2*}

¹ Laboratoire de Recherches Intégratives en Neurosciences et Psychologie Cognitive – UR481, Université de Franche-Comté, Besançon, France, ² CSGA Centre des Sciences du Goût et de l'Alimentation, Dijon, France

Odor hedonic evaluation (pleasant/unpleasant) is considered as the first and one of the most prominent dimension in odor perception. While sex differences in human olfaction have been extensively explored, gender effect in hedonic perception appears to be less considered. However, a number of studies have included comparisons between men and women, using different types of measurements (psychophysical, psychophysiological,...). This overview presents experimental works with non-specific and body odors separately presented as well as experimental studies comparing healthy participants vs patients with psychiatric disorders. Contrary to sensitivity, identification or discrimination, the overall literature tends to prove that no so clear differences occur in odor hedonic judgment between men and women. On the whole, gender effect appears more marked for body than non-specific odors and is almost never reported in psychiatric diseases. These findings are discussed in relation to the processes classically implied in pleasantness rating and emotional processes.

Keywords: olfaction, sex differences, hedonicity, pleasantness rating, emotion

OPEN ACCESS

Edited by:

Claus-Christian Carbon,
University of Bamberg, Germany

Reviewed by:

Pengfei Han,
Southwest University, China
Carla Masala,
University of Cagliari, Italy

*Correspondence:

Gérard Brand
gerard.brand@univ-fcomte.fr

Specialty section:

This article was submitted to
Perception Science,
a section of the journal
Frontiers in Neuroscience

Received: 25 August 2021

Accepted: 27 September 2021

Published: 18 October 2021

Citation:

Bontempi C, Jacquot L and
Brand G (2021) Sex Differences
in Odor Hedonic Perception: An
Overview.
Front. Neurosci. 15:764520.
doi: 10.3389/fnins.2021.764520

INTRODUCTION

Chemical senses are crucial in the animal kingdom and are involved in a large variety of adaptative behaviors such as food search, predators avoidance or mates selection. In humans, the processes implied in olfactory perception are well described while the role and the perceptual characteristics of olfaction are currently discussed (Brand, 2020).

The multidimensional aspect of olfaction is related to the three main perceptual characteristics of odors: the intensity (mainly driven by the odorant concentration), the quality (mainly related to the odorant chemical structure) and the hedonic valence corresponding to the pleasant or unpleasant character of the odor. Among them, odor hedonic perception is universally considered as the first and one of the most salient dimension of olfactory perception since a long time (e.g., Moncrieff, 1966; Schiffman, 1974; Land, 1979). Different aspects are usually considered in studies focusing on odor hedonic perception: the odor valence that refers to the pleasant/unpleasant character of odor stimulus, the liking that corresponds to the perceived pleasantness, the wanting that corresponds to the wish to be further exposed to the same odor stimulus and the emotional response that refers to the influence of odor on psychological and physiological states.

Nonetheless, several questions remain unclear such as the relation between the hedonic space of odors and the molecular properties of odorants. Moreover, methodological questions regarding the hedonic assessment of odors make data interpretation difficult and the cortical treatment of odor pleasantness appears highly complex. Overall, studies on odor hedonic perception reveal a large intra- and inter- subject variability and thus an extreme flexibility of odor hedonic perception. In

sensory hedonic perception, gender is usually considered as a major source of variability and sex differences have been reported in the somatosensory modality (e.g., Jönsson et al., 2017; Novembre et al., 2021), in the gustatory modality (e.g., Cristovam et al., 2000) or in the visual modality (e.g., Sorokowski et al., 2014).

With respect to olfaction, sex differences are well-known and have been largely investigated within different processes such as sensitivity, identification, discrimination or memory in healthy subjects (Brand and Millot, 2002; Doty and Cameron, 2009; Sorokowski et al., 2019) and in patients with neurodegenerative disorders (Melis et al., 2019; Solla et al., 2020). Surprisingly, gender as an influencing factor of hedonic responses to odorants is poorly documented. Because numerous studies considered male and female groups, this paper aims to propose a general overview concerning sex differences in odor hedonic perception. For the sake of clarification, non-specific odors and body odors are separately considered. In the same way, type of task (scale, ranking,...), type of recording (electrophysiological, fMRI,...) and properties of odorant (intensity, pungency,...) are also considered. Finally, characteristics of subjects are taken into account such as mood or psychiatric disorders (depression, schizophrenia,...). The observed differences in odor hedonic perception are discussed in relation to the processes classically implied in pleasantness rating and emotional treatment and could serve usefully in future experimental studies using odors as affective or emotional inducers.

SEX DIFFERENCES IN HEALTHY POPULATIONS: NON-SPECIFIC ODORS

Data from the literature are reported in two tables, when sex-related differences are demonstrated (**Table 1**) and when no difference are reported (**Table 2**). Hedonic judgment is usually evaluated using psychometric (rating scales) and psychophysiological recordings such as electrocardiography (ECG), electroencephalography (EEG), skin conductance response (SCR), or event-related potentials (ERPs), which are sometimes associated with imaging methods. When demonstrated, sex differences in odor hedonic perception seem to be odorant-dependent, albeit not systematic.

Psychometric Studies

From the beginning of the 20th century, Kenneth (1924) showed that women rated camphor, menthol and ferric valerian as more pleasant than men while the reverse was found for pin oil, cedarwood oil, musk and tonka beans. Later, Wysocki and Gilbert (1989) demonstrated that women rated eugenol and rose as more pleasant than men while the reverse was noted for isoamylacetate and mercaptan. More recently (Seubert et al., 2009), the pleasant vanillin odor was rated as more pleasant by women compared to men whereas no difference was observed for the unpleasant hydrogen sulfide odor as well as for eugenol, a bimodal pleasant/unpleasant odor. In addition, it has been shown that men assessed patchouli oil as more pleasant than women (Trellakis et al., 2011) and women assessed phenyl ethyl

alcohol as more pleasant than men (Ferdenzi et al., 2019). Interestingly, in hyposmic populations, no sex difference was observed before treatment whereas after treatment (theophylline) women assessed pyridine and thiophene as more unpleasant than men (Henkin, 2018).

More globally, it seems that women evaluate the pleasantness of perceived odors in a more extreme manner than men for both pleasant and unpleasant polarities (Thuerauf et al., 2009). This observation appears congruent with results obtained from self-rated psychological scales, especially in the case of disgust. For instance, Haidt et al. (1994) used the 32-item Disgust Scale (DS) and showed that women scored higher than men. Factor analyses revealed that DS taps three dimension of disgust: core disgust, animal reminder disgust and contamination-based disgust. It was then demonstrated that women scored higher than men for the three disgust dimensions (Olatunji et al., 2007). Using a specific body odor disgust scale (BODS), Tullio Luizza et al. (2017), revealed a reliable but small effect of gender indicating that women reported a higher level of body odor disgust than men. In another way (Nordin et al., 2004), the CSS scores (Chemical Sensitivity Scale used to quantify affective reactions to odorous/pungent substances in the environment) were found to be higher in women than in men. However, studies carried out in different countries (Ferdenzi et al., 2013; Knaapila et al., 2017) found no sex-related differences in odor hedonic perception whatever the odorants and the country. These discrepancies may be due to several factors, especially the experimental conditions (i.e., type and number of odorants, type of rating scales,...).

Concerning the odorant properties, the perceived intensity, which is related to the stimulus concentration, is an important determinant of hedonic estimation and can reveal gender differences. For instance, women rated several concentrations of pyridine as more unpleasant than men (Broman and Nordin, 2000). These findings were later confirmed with three pyridine concentrations (Olofsson and Nordin, 2004). Additionally, Croy et al. (2017) showed a significant correlation between olfactory threshold and disgust ratings, but only in men. Furthermore, the experimental context can strongly influence many aspects of olfactory perception such as detection threshold (e.g., Rabin and Cain, 1986) discrimination (e.g., Jehl et al., 1995) and hedonicity (e.g., Djordjevic et al., 2008). First, considering repetitive exposure to three pleasant odorant stimuli (coconut, aloe and flowers), Tricoli et al. (2014) demonstrated that perceived pleasantness decreased from the first five presentations in men whereas it remained stable in women. Interestingly, the reverse occurred for “wanting” ratings (defined as “the wish to be further exposed to the same olfactory stimulus”) that remained stable in men while it decreased during repetitive stimulations in women. Second, it has been shown that verbal labels associated to odors can influence olfactory perception (Herz and von Clef, 2001). Using odorants from the Sniffin’Stick Identification Test (Hummel et al., 1997), a study compared hedonicity before and after the presentation of an odor label (Seo et al., 2008). Results revealed significant changes for specific odors of cinnamon, rose, cloves and licorice in women and for specific odors of shoe leather, pineapple, lemon in men. However, for coffee odor the effect of odor label was observed in both men and women. With

TABLE 1 | Summary of studies in healthy populations showing sex differences in odor hedonic perception (non-specific odors and body odors).

Authors	Number of subjects (Male/Female)	Number and type of odors	Methods	Results
Kenneth, 1924	Data not available	Non-specific odors	Data not available	Women judge camphor, menthol, and ferric valerian odors to being more pleasant than men, whereas the opposite is found for pine oil, cedarwood oil, musk and tonka beans.
Doty et al., 1975	37/41 adults	Body odors	Magnitude estimation	Women judge vaginal secretions odors to being more unpleasant than men.
Doty et al., 1982	5/5 adults	33 body odors	Rating scale from "very unpleasant" to "very pleasant"	Women evaluate breath odors as less pleasant than men.
Wysocki and Gilbert, 1989	43.6%/56.40% adults	4 non-specific odors	5-point scale from unpleasant to pleasant	Women rate eugend and rose as more pleasant than men while the reverse is noted for isoamyl acetate and mercaptan.
Haidt et al., 1994	71/111 students 58/68 students 109/61 students 28/18 students	Not relevant	32-item Disgust Scale	Women score higher than men.
Broman and Nordin, 2000	Data not available	1 non-specific odor	Aversive detection thresholds	Women present an odor aversion at lower concentrations (<i>i.e.</i> , lower aversive detection threshold) than men, and they evaluate concentrations above this threshold as more unpleasant.
Platek et al., 2001	18/32 adults	50 body odors	Visual analogue scale from 0 (not at all pleasant) to 100 (extremely pleasant)	Women assess their own axillary odors as less pleasant than men.
Royet et al., 2003	14/14 adults	126 non-specific odors	functional Magnetic Resonance Imaging	Between resting and olfactory conditions, men demonstrate cerebral activations in the bilateral insula and in the left piriform-amygdala region.
Stevenson and Repacholi, 2003	23/26 children 19/16 teenagers 15/15 adults	4 body odors 1 non-specific odor	5-point scale with an added visual component from "I dislike it a lot" to "I like it a lot."	In women activations are located in the same areas as well as in the left orbitofrontal cortex. In children, boys assess female sweat odor as more unpleasant than girls. In teenagers, girls rate male sweat odor to being more unpleasant than boys, and caramel odor as more pleasant than boys.
Olofsson and Nordin, 2004	17/19 adults	1 non-specific odor	Category ratio -10 scale Event-related potentials	In adults, women rate both male and female body odors as more unpleasant than men. Women give highest unpleasantness ratings, particularly for the highest odorant (<i>i.e.</i> , pyridine) concentration. The amplitude and the latency of P2/P3 component at Cz position are, respectively, larger and shorter in women than in men.
Nordin et al., 2004	27/323 adults	Not relevant	Chemical Sensitivity Scale (CSS)	CSS scores are higher in women than in men.
Martins et al., 2005	20/20 heterosexual adults 20/20 homosexual adults	24 body odors	Forced-choice preference judgments and strength of preference (10-point scale)	Homosexual men prefer body odors from homosexual men while both heterosexual men and women as well as homosexual women prefer body odors from heterosexual men.

(Continued)

TABLE 1 | (Continued)

Authors	Number of subjects (Male/Female)	Number and type of odors	Methods	Results
Olatunji et al., 2007	249/744 adults (study 2)	Not relevant	27-items Disgust Scale	Women score higher than men for the three disgust dimensions: Core Disgust, Animal Reminder Disgust, and Contamination-Based Disgust
Seo et al., 2008	53/87 adults	12 non-specific odors	6-points Likert scale ranging from 1 (very pleasant) to 6 (very unpleasant)	Odor hedonic valence is influenced by the presence of a verbal label. Hedonic valence is significantly modified for odors of cinnamon, licorice, rose and clove in women, and for odors of shoe leather, lemon, and pineapple in men.
Thuerauf et al., 2009	86/86 adults	16 non-specific odors	Two bipolar rating scales: one (relative hedonic estimates) ranging from -10 (unpleasant) to +10 (pleasant) and one (absolute hedonic estimates) ranging from 0 to +10	Odor hedonic valence (<i>i.e.</i> , both relative and absolute hedonic estimates) is always higher in women than in men for both pleasant and unpleasant odors.
Seubert et al., 2009	13/12 adults	3 non-specific odors	7-points Likert scale from -3 (extremely unpleasant) to +3 (extremely pleasant), with 0 indicating a neutral affective value.	Sex differences are only observed for the pleasant vanillin odor. Women rate this odor as more pleasant than do men.
Seo et al., 2009	50/50 adults	6 non-specific odors	Emotional response test: 25 paired semantic differential scales Odor hedonic rating: 9 cm line scale ranging from 0 (extremely dislike) to 9 (extremely like)	Women prefer odors characterized as more "bright" "faint", "warm", "common," and, "intellectual". Men prefer odors characterized as more "refined", "familiar" and "manlike".
Trellakis et al., 2011	17/14 adults	6 non-specific odors	100 mm visual analog scale) (lowest hedonic value 0 mm, highest 100 mm).	For patchouli oil, male subjects showed a significantly higher odor pleasantness than female.
Tricoli et al., 2014	9/9 adults	3 non-specific odors	Visual analog scale from "not at all pleasant" to "very pleasant"	From the 5th presentation, the perceived pleasantness decreases in men while it remains constant in women.
Hoffmann-Hensel and Freiherr, 2016	13/12 right-handers' adults	4 non-specific odors	Physiological responses (Skin conductance responses and breathing data) Behavioral responses (odor perception reaction times) Body odor Disgust Scale	Only men show differences related to the pleasantness of odors for skin conductance responses.
Tullio Luizza et al., 2017	285/233	Not relevant		Women report a higher level of body odor disgust than men.
Henkin, 2018	134/178 adults	4 non-specific odors	Scale from 0 to 100 reflecting pleasantness and scale from 0 to -100 reflecting unpleasantness	No sex differences before treatment. After treatment (400 and 600mg of oral theophylline) women assess pyridine and thiophene as more unpleasant than men.
Ferdenzi et al., 2019	20/20 French adults 175/105 Malagasy adults	1 non-specific odor	Scale from 1 (not at all pleasant) from 7 (very pleasant)	Sex differences are only found in French participants. Women rate phenylethyl alcohol as more pleasant than men.

TABLE 2 | Summary of studies in healthy populations showing no sex differences in odor hedonic perception (non-specific odors and body odors).

Authors	Number of subjects (Male/Female)	Type of odors	Methods	Results
Doty et al., 1978	10/10 adults	10 body odors	Magnitude estimation	No sex differences. However, in both men and women, female axillary odors are judged weaker and less unpleasant than male axillary odors. No sex differences.
Brand and Jacquot, 2001	15/15 right-handed adults	4 non-specific odors	Skin conductance responses	No sex differences.
Bensafi et al., 2002b	10/22 adults	2 non-specific odors	Scale from 0 (not at all pleasant) to 5 (extremely pleasant) Response times	No sex differences.
Bensafi et al., 2002a	8/10 adults	6 non-specific odors	Likert scale from 1 (not at all pleasant) to 9 (extremely pleasant) Heart rate and skin conductance	No sex differences.
Lundström and Hummel, 2006	17/17 adults	1 non-specific odor	Event-related potentials Visual scale ranging from 0 (unpleasant) to 100 (pleasant).	No sex differences in hedonic ratings. However, women express larger amplitudes and longer latencies in the left hemisphere, whereas in men this phenomenon occurs in the right hemisphere. No sex differences.
Boesveldt et al., 2010	20/20 adults	4 non-specific odors	Visual analogue scale from "extremely unpleasant" to "extremely pleasant" Reaction times	No sex differences.
Knaapila et al., 2012	153/244 adults	1 body odor	9-point Likert scale ranging from 0 (extremely unpleasant) to 9 (extremely pleasant) through 5 (neither unpleasant, nor pleasant)	No sex differences. However, in women hedonic rating of androstenone is related to sexual intercourse experiences
Ferdenzi et al., 2013	59/151 adults from Geneva 144/207 adults from Liverpool 87/124 adults from Singapore	56 (in Geneva and Liverpool) and 59 (in Singapore) non-specific odors	Visual analog scale labeled from 0 (not at all pleasant) to 200 (extremely pleasant)	No sex differences.
Lübke and Pause, 2014	26/25 adults	1 body odor	Scale from 0 (not at all pleasant) to 10 (extremely pleasant)	No sex differences. However, in men with higher testosterone level, androstenone is perceived as more unpleasant than in men with lower testosterone level. Similarly, in women with higher estradiol level, androstenone is perceived as more unpleasant than in women with lower estradiol level
Mutic et al., 2016	15/16 adults	27 body odors	Visual analog scale from 0 (not pleasant) to 100 (extremely pleasant)	No sex differences. However, women body odor is globally rated as less pleasant than men body odor.
Knaapila et al., 2017	33/93 adults	12 non-specific odors	9-point scale from -4 to +4	No sex differences.
Ferdenzi et al., 2019	20/20 French adults 175/105 Malagasy adults	3 body odors	Scale from 1 (not at all pleasant) to 7 (very pleasant)	No sex differences.

an other paradigm, Seo et al. (2009) asked participants to rate the emotional responses of dairy odors using 25 adjective pairs (e.g., common/rare, natural/artificial, usual/unusual, attractive, denial,...) as well as the hedonicity using a line scale. Results showed that both men and women preferred dairy odors that were characterized as more “comfortable,” “attractive” and “fragrant.” However, women preferred odors characterized as more “bright,” “faint,” “warm,” “common” and “intellectual,” while men preferred odors characterized as more “refined,” “familiar” and “manlike.”

Finally, several comparative exposure conditions have not been yet explored. For instance, the hypothesis that gender differences in odor hedonic perception could be related to the nostril stimulated (Brand et al., 2001; Disjkershuis et al., 2002) would be worth investigating. Additionally, further studies are needed to compare ortho *versus* retronasal stimulations or to examine the impact of the odorant qualities. For instance, the impact of trigeminal component of odorants (Brand, 2006) has never been explored, except in the study of Wallrabenstein et al. (2015) suggesting that the activation of VN1R1 by hedione might play a role in sex-specific modulation of hormonal secretion in humans. More specifically, because of the importance of pleasantness in food consumption, research should explore the role of food composition in sensory attributes evaluation. As a precursor, the work of Rosa et al. (2020) showed that women exhibited a greater ability than men to detect pleasantness of an odor rich in free fatty acid such as the mullet roes.

Psychophysiological and Imagery Studies

A number of studies have used psychophysiological measures (SCR, ECG, EEG, or ERPs) in response to pleasant and unpleasant odors (e.g., Alaoui-Ismaïli et al., 1997a; Glass et al., 2014). Independently from gender, results showed a more marked effect with unpleasant odors compared to pleasant odors. Surprisingly, gender differences in odor hedonic perception using psychophysiological measures are poorly documented, contrary to psychometric measurements. Some studies included only women (e.g., He et al., 2014, 2016; Pichon et al., 2015) or did not consider sex differences (e.g., Alaoui-Ismaïli et al., 1997b; Bensafi, 2002; Djordjevic et al., 2008; Ferdenzi et al., 2017). Some other works compared men and women in skin conductance, heart rate responses or reaction time using pleasant and unpleasant odors (Brand and Jacquot, 2001; Bensafi et al., 2002a,b; Boesveldt et al., 2010). Data revealed no gender-related differences according to the hedonic valence of odorants. By contrast, in an other study (Hoffmann-Hensel and Freiherr, 2016), only men showed differences related to the pleasantness of odors (orange, cherry, vomit and spoiled fish) in skin conductance responses. Using ERPs with the bimodal odor of peppermint oil, Lundström and Hummel (2006) demonstrated that, although there were no differences in hedonic ratings between men and women, a sex-related difference occurred in hemispheric responses, i.e., women expressed larger amplitudes and longer latencies in the left hemisphere while the same phenomenon was found in the right hemisphere in men. Another study (Olofsson and Nordin, 2004)

conducted with three concentrations of pyridine indicated that the amplitude and the latency of P2/P3 component at Cz position were, respectively, larger and shorter in women than in men.

For several years, research concerning brain activity in olfactory perception, especially in hedonic perception, seeks to determine cerebral areas activation and to understand the underlying mechanisms (Zou et al., 2016) that are always currently discussed (Ruser et al., 2021). However, few studies have considered gender, probably because the number of participants recruited was small. Among them, the study of Royet et al. (2003) reported differential activation in men and in women, particularly in the left orbitofrontal cortex.

SEX DIFFERENCES IN HEALTHY POPULATIONS: BODY ODORS

There is evidence that body odors are involved in human communication and contribute to social interactions in daily life. Indeed, body odors carry important information relating to emotional state (de Groot et al., 2015), mate selection and attractiveness (Singh and Bronstad, 2001) as well as hormonal state (Preti et al., 1986, 2003). Body odors derive from volatile compounds present in urine, vaginal secretions or breath and produced by degradation of bacteria on human skin (e.g., axillary zone, feet,...). These odors are mainly composed of aldehydes, ketones and carboxylic acid (Natsch and Emter, 2020). In the current society, body odors are usually perceived as unpleasant although interindividual differences have been reported, particularly between men and women.

In a pioneer study (Doty et al., 1975), vaginal secretions were collected from four women during 15 consecutive menstrual cycle and the odor pleasantness was rated by both men and women. Results clearly showed that women assessed the odors as more unpleasant than men. In the same way (Doty et al., 1978), hedonic valence of male and female axillary odors were rated by men and women and no difference was observed. In contrast (Doty et al., 1982), when both men and women rated male and female breath odors, the breath odor of males were rated as more intense and less pleasant than the breath odor of females. In addition, women gave significant lower pleasantness ratings to the breath odors than men. Interestingly, both men and women assigned the breath odor to the correct gender class and an inverse relation between breath odor intensity and pleasantness was observed. Concerning body odors, usually collected using T-shirt, cotton or gauze pieces placed under armpits, it appears that women assessed their own body odor as less pleasant than did men toward theirs (Platek et al., 2001). A comparative study (Stevenson and Repacholi, 2003), examined the hedonic estimation of body odor from adults by children, teenagers and adults. In children, boys rated women body odors as more unpleasant than girls while in teenagers, girls rated men body odors as more unpleasant than boys. In adults, women rated both male and female body odors as more unpleasant than men.

However, several factors could influence the hedonic estimation of body odors. For instance, the hypothesis that sexual orientation of donor could induce changes in pleasantness rating

has been tested (Martins et al., 2005). Results indicated that homosexual men preferred body odors from homosexual men while both heterosexual men and women as well as homosexual women preferred body odors from heterosexual men. In another way (Mutic et al., 2016), a comparative analysis assessed the pleasantness of body odors collected during an intensive physical exercise and showed that women body odor was globally rated as less pleasant than those of men without sex-related differences.

Among body odors, androstenone is probably the most studied in experimental research. Androstenone is a steroid hormone commonly found in sweat and urine of male mammals. In humans, androstenone is present in axillary regions in greater quantity in men than in women (Gower et al., 1985). Because of a large genetic polymorphism of genes encoding the olfactory receptors (ORs) among human's population, many people and mostly men cannot detect androstenone (Wysocki and Beauchamp, 1984; Bremner et al., 2003). Like other smells, the pleasantness of androstenone is context-dependent: perceived as unpleasant when associated with urine and sweat or perceived as pleasant when associated with floral cues (Hasin-Brumstein et al., 2009). Surprisingly, although androstenone is widely studied, few publications have been dedicated to gender differences. Elsewhere, several experiments considered additional specific parameters that are possibly related to androstenone pleasantness. For instance (Lübke and Pause, 2014), in men with higher testosterone level, androstenone was perceived as more unpleasant than in men with lower testosterone level. Similarly, in women with higher estradiol level, androstenone was perceived as more unpleasant than in women with lower estradiol level. In another way, it has been suggested (Knaapila et al., 2012) that specifically in women, hedonic rating of androstenone is related to sexual intercourse experiences. Indeed, androstenone is rated as more pleasant by women who had a sexual intercourse experience with at least one partner, compared to those who reported never had sexual intercourse. Finally, the unique study comparing the hedonic perception of androstenone in relation to gender (Ferdenzi et al., 2019) found no sex differences for any of the perceptual variables, including pleasantness.

SEX DIFFERENCES IN PSYCHIATRIC DISORDERS

Olfactory deficits have been reported in psychiatric diseases, particularly in schizophrenia, depressive and bipolar disorders (e.g., Atanasova et al., 2008; Turetsky et al., 2009; Lahera et al., 2016; Brand and Schaal, 2017; Kamath et al., 2017; Kiparizoska and Ikuta, 2017). Patients usually presented lower olfactory sensitivity, discrimination and identification scores than healthy people (e.g., Postolache et al., 2002; Chen et al., 2018). Moreover, it has long been shown that in these diseases, olfactory impairment is stage-dependent and treatment-dependent in these diseases as it has been shown for a long time (Gross-Isseroff et al., 1994; Sirota et al., 1999). Olfactory dysfunction could also be disease-specific as suggested in a comparative study between bipolar, depressive and schizophrenic patients

(Li et al., 2021). However, some brain areas such as amygdala, hippocampus, insula, anterior cingulate cortex and orbitofrontal cortex, involved in the above-mentioned psychiatric disorders – especially mood disorders – are linked to the olfactory system in relation to odor hedonic perception (e.g., Soudry et al., 2011). This relationship warrants further experimental studies on odor pleasantness ratings.

In schizophrenia, both men and women overevaluated the pleasantness of isoamyl acetate at high concentrations and underrated the lower concentrations compared to healthy subjects (Kamath et al., 2013). By contrast, another study (Walsh-Messinger et al., 2018) showed that schizophrenic men rated pleasant odors (orange, apple, mint,...) less pleasant than healthy men whereas no difference was observed between healthy and schizophrenic women. When studies related to this topic focused on gender differences in patients with schizophrenia, some of them showed that schizophrenic men rated pleasant odorants as more pleasant than schizophrenic women and healthy participants whatever the concentration level (Moberg et al., 2003; Robabeh et al., 2015). Other studies found no gender differences in odor hedonic judgment (Hudry et al., 2002; Lui et al., 2020).

In depression, the disease effect on odor hedonic ratings is not clearly demonstrated (e.g., Lombion-Pouthier et al., 2006; Swiecicki et al., 2009; Atanasova et al., 2010). When gender effect was considered in depression (Clepce et al., 2010), no difference between men and women was found in odor hedonic judgment. Similar data were obtained in bipolar disorder patients (Cummings et al., 2011) although the authors noted that women tended (i.e., in a non-significant way) to rate pleasant and unpleasant odors as more pleasant than men.

CONCLUSION

Contrary to sensitivity, identification or discrimination, this overview tends to prove that not such a clear differences occur in odor hedonic estimation between men and women. Gender effect appears more marked for body than for non-specific odors and is almost never reported in psychiatric diseases. It must be noted that no published study has yet focused on gender effect in odor hedonic estimation in neurodegenerative diseases (Alzheimer, Parkinson,...) while olfactory capabilities have been largely assessed (e.g., Doty, 2012; Woodward et al., 2017). When differences are reported, albeit not systematic, it seems that women overrated pleasant odors and underrated unpleasant odors compared to men. In accordance with the view that the hedonic processing of odor stimuli is an emotional rather than an analytical task and because sex differences occur in emotion (Wester et al., 2002), gender should logically affect clearly both the polarity and the extremity of the odor hedonic estimates. Thus, these findings regarding odor hedonic perception are rather surprising insofar as women are considered more responsive to emotional stimuli than men (Lithari et al., 2010) including auditory stimuli such as music and sounds, emotional words or emotional tones of voice (e.g., Schirmer et al., 2002, 2005; Bachorowski and Owren, 2003) visual stimuli such as

pictures and films (see Cahill, 2006 for a review) or danger-related stimuli (Williams and Gordon, 2007).

Additionally, except for pyridine and androstenone, there is not enough consistent data to draw conclusions on particular odorants. Moreover, most of studies focus on several parameters and rarely only on hedonic estimation. Thus, the odorants, tasks and participant characteristics are generally heterogeneous from one study to another (Clepce et al., 2014) which induces discrepancies and makes an overall conclusion difficult.

The main hypothesis related to this tenuous difference between men and women probably concerns the great intra- and inter-variability in hedonic responses to odors. Indeed, numerous factors can influence odor perception (Greenberg et al., 2013) and certainly can influence the hedonic estimates and leveled the scores into groups of participants. Inter-individual differences can occur in relation to sensitivity, familiarity, experience and memory toward the odorant stimulus (e.g., Delplanque et al., 2008), as well as in relation to age, culture, eating habits, medication and personality traits. Intra-individual differences can occur in relation to physiological states (e.g., arousal, weariness, stress, hunger,...), hormonal states

(e.g., Trellakis et al., 2011) and psychological states (attention, motivation, mood,...). Besides, intra- and inter-individual differences in odor preferences are not specific to humans and have been reported in animals (e.g., Jagetia et al., 2018) in rigorously homogeneous cohorts. This suggests that odor hedonic perception is a highly complex response that prevents direct and relevant comparisons between men and women in the general population. Besides, current research demonstrates that individual pleasantness of odors is not detectable in fMRI (Ruser et al., 2021), probably because this process is coded in joint networks (Mantel et al., 2019). Thus, future research in this field - especially food studies, toxicological or specific exposure studies, quality of life studies, must cross several factors in a multidimensional approaches among which gender could be included in order to contribute to the knowledge of the human affective neurosciences (Becker et al., 2019).

AUTHOR CONTRIBUTIONS

All authors listed have made a substantial, direct and intellectual contribution to the work and approved it for publication.

REFERENCES

- Alaoui-Ismaïli, O., Robin, O., Rada, H., Dittmar, A., and Vernet-Maury, E. (1997a). Basic emotions evoked by odorants: comparison between autonomic responses and self-evaluation. *Physiol. Behav.* 62, 713–720. doi: 10.1016/S0031-9384(97)90016-0
- Alaoui-Ismaïli, O., Vernet-Maury, E., Dittmar, A., Delhomme, G., and Chanel, J. (1997b). Odor hedonics: connection with emotional responses estimated by autonomic parameters. *Chem. Senses* 22, 237–248. doi: 10.1093/chemse/22.3.237
- Atanasova, B., El-Hage, W., Chabanet, C., Gaillard, P., Belzung, C., and Camus, V. (2010). Olfactory anhedonia and negative olfactory alliesthesia in depressed patients. *Psychiatry Res.* 176, 190–196. doi: 10.1016/j.psychres.2008.11.016
- Atanasova, B., Graux, J., El Hage, W., Hommet, C., Camus, V., and Belzung, C. (2008). Olfaction: a potential cognitive marker of psychiatric disorders. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 32, 1315–1325. doi: 10.1016/j.neubiorev.2008.05.003
- Bachorowski, J., and Owren, M. J. (2003). Sounds of emotion production and perception of affect-related vocal acoustics. *Ann. N.Y.Acad. Sci.* 1000, 244–265. doi: 10.1196/annals.1280.012
- Becker, S., Bräscher, A. K., Bannister, S., Bensafi, M., Calma-Birling, D., Chan, R. C. K., et al. (2019). The role of hedonics in the human affectome. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 102, 221–241. doi: 10.1016/j.neubiorev.2019.05.003
- Bensafi, M. (2002). Autonomic nervous system responses to odours. the role of pleasantness and arousal. *Chem. Senses* 27, 703–709. doi: 10.1093/chemse/27.8.703
- Bensafi, M., Rouby, C., Farget, V., Bertrand, B., Vigouroux, M., and Holley, A. (2002a). Influence of affective and cognitive judgments on autonomic parameters during inhalation of pleasant and unpleasant odors in humans. *Neurosci. Lett.* 319, 162–166. doi: 10.1016/S0304-3940(01)02572-1
- Bensafi, M., Rouby, C., Farget, V., Vigouroux, M., and Holley, A. (2002b). Asymmetry of pleasant vs unpleasant odor processing during affective judgment in humans. *Neurosci. Lett.* 328, 309–313. doi: 10.1016/S0304-3940(02)00548-7
- Boesveldt, S., Frasnelli, J., Gordon, A. R., and Lundström, J. N. (2010). The fish is bad: negative food odors elicit faster and more accurate reactions than other odors. *Biol. Psychol.* 84, 313–317. doi: 10.1016/j.biopsycho.2010.03.006
- Brand, G. (2006). Olfactory/trigeminal interactions in nasal chemoreception. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 30, 908–917. doi: 10.1016/j.neubiorev.2006.01.002
- Brand, G. (2020). *Discovering Odors*. London: Wiley, ISTE. doi: 10.1002/9781119687467
- Brand, G., and Jacquot, L. (2001). Quality of odor and olfactory lateralization processes in humans. *Neurosci. Lett.* 316, 91–94. doi: 10.1016/S0304-3940(01)02375-8
- Brand, G., and Millot, J. L. (2002). Sex differences in human olfaction: between evidence and enigma. *Quart. J. Exp. Psychol.* 54, 259–270. doi: 10.1080/02724990143000045
- Brand, G., Millot, J. L., and Henquell, D. (2001). Complexity of olfactory lateralization processes revealed by functional imaging: a review. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 25, 159–166. doi: 10.1016/S0149-7634(01)00005-7
- Brand, G., and Schaal, B. (2017). Olfaction in depressive disorders : issues and perspectives. *Encephale* 43, 176–182. doi: 10.1016/j.encep.2016.04.008
- Bremner, E. A., Mainland, J. D., Khan, R. M., and Sobel, N. (2003). The prevalence of androstenone anosmia. *Chem. Senses* 28, 423–432. doi: 10.1093/chemse/28.5.423
- Broman, D. A., and Nordin, S. (2000). Olfactory gender differences in sensation and perception. *Int. J. Psychol.* 35:329.
- Cahill, L. (2006). Why sex matters for neuroscience. *Nat. Rev. Neurosci.* 7, 477–484. doi: 10.1038/nrn1909
- Chen, X., Xu, J., Li, B., Guo, W., Zhang, J., and Hu, J. (2018). Olfactory impairment in first-episode schizophrenia: a case-control study and sex dimorphism in the relationship between olfactory impairment and psychotic symptoms. *BMC Psychiatry* 18:1786–1788. doi: 10.1186/s12888-018-1786-8
- Clepce, M., Gossler, A., Reich, K., Kornhuber, J., and Thurauf, N. (2010). The relation between depression, anhedonia and olfactory estimates: a pilot study in major depression. *Neurosci. Lett.* 471, 139–143. doi: 10.1016/j.neulet.2010.01.027
- Clepce, M., Neumann, K., Martus, P., Nitsch, M., Wielopolski, J., Koch, A., et al. (2014). The psychophysical assessment of odor valence: does an anchor stimulus influence the hedonic evaluation of odors? *Chem. Senses* 39, 17–25. doi: 10.1093/chemse/bjt050
- Cristovam, E., Russell, C., Paterson, A., and Reid, E. (2000). Gender preference in hedonic ratings for espresso and espresso-milk coffees. *Food Q. Preference* 11, 437–444. doi: 10.1016/S0950-3293(00)00015-X
- Croy, I., Bendas, J., Wittrodt, N., Lenk, M., Jorschky, P., and Weidner, K. (2017). Gender-specific relation between olfactory sensitivity and disgust perception. *Chem. Senses* 42, 487–492. doi: 10.1093/chemse/bjw163

- Cummings, A. G., Mathhiew, N. L., and Park, S. (2011). Olfactory identification and preference in bipolar disorder and schizophrenia. *Eur. Arch. Psychiatry Clin. Neurosci.* 261, 251–259. doi: 10.1007/s00406-010-0145-7
- de Groot, J. H. B., Smeets, M. A. M., Rowson, M. J., Bulsing, P. J., Blonk, C. G., and Wilkinson, J. E. (2015). A sniff of happiness. *Psychol. Sci.* 26, 684–700. doi: 10.1177/0956797614566318
- Delplanque, S., Grandjean, D., Chrea, C., Aymard, L., Cayeux, I., Le Calvé, B., et al. (2008). Emotional processing of odors: evidence for a nonlinear relation between pleasantness and familiarity. *Chem. Senses.* 33, 469–479. doi: 10.1093/chemse/bjn014
- Dijkershuis, G. B., Møller, P., Bredie, W. L. P., Rasmussen, G., and Martens, M. (2002). Gender and handedness effects on hedonicity of laterally presented odors. *Brain Cogn.* 50, 272–281. doi: 10.1016/S0278-2626(02)00511-0
- Djordjevic, J., Lundstrom, J. N., Clément, F., Boyle, J. A., Poulliot, S., and Jones-Gotman, M. (2008). A rose by any other name: would it smell as sweet? *J. Neurophysiol.* 99, 386–393. doi: 10.1152/jn.00896.2007
- Doty, R. L. (2012). Olfaction in Parkinson disease and related disorders. *Neurobiol. Dis.* 46, 527–552. doi: 10.1016/j.nbd.2011.10.026
- Doty, R. L., and Cameron, E. L. (2009). Sex differences and reproductive hormone influences on human odor perception. *Physiol. Behav.* 97, 213–228. doi: 10.1016/j.physbeh.2009.02.032
- Doty, R. L., Ford, M., Preti, C., and Huggins, G. R. (1975). Changes in the intensity and pleasantness of human vaginal odors during the menstrual cycle. *Science* 190, 1316–1318. doi: 10.1126/science.1239080
- Doty, R. L., Green, P. A., Ram, C., and Yankell, S. L. (1982). Communication of gender from human breath odors: Relationship to perceived intensity and pleasantness. *Hormones Behav.* 16, 13–22. doi: 10.1016/0018-506X(82)90002-2
- Doty, R. L., Orndorff, M. M., Leyden, J., and Kligman, A. (1978). Communication of gender from human axillary odors: relationship to perceived intensity and hedonicity. *Behav. Biol.* 23, 373–380. doi: 10.1016/S0091-6773(78)91393-7
- Ferdenzi, C., Jousain, P., Digard, B., Luneau, L., Djordjevic, J., and Bensafi, M. (2017). Individual differences in verbal and non-verbal affective responses to smells: influence of odor label across cultures. *Chem. Senses.* 42, 37–46. doi: 10.1093/chemse/bjw098
- Ferdenzi, C., Razafindrazaka, H., Baldovini, N., Poupon, D., Pierron, D., and Bensafi, M. (2019). Influence of gender and culture on the perception of acidic compounds of human body odor. *Physiol. Behav.* 210:112561. doi: 10.1016/j.physbeh.2019.112561
- Ferdenzi, C., Roberts, S. C., Schirmer, A., Delplanque, S., Cekic, S., and Porcherot, C. (2013). Variability of affective responses to odors: culture, gender and olfactory knowledge. *Chem. Senses.* 38, 175–186. doi: 10.1093/chemse/bjs083
- Glass, S. T., Lingg, E., and Heuberger, E. (2014). Do ambient urban odors evoke basic emotions? *Front. Psychol.* 5:1–11. doi: 10.3389/fpsyg.2014.00340
- Gower, D. B., Bird, S., Sharma, P., and House, F. R. (1985). Axillary 5 α -andro-16-ene-3-one in men and women: relationships with olfactory acuity to odorous 16-androstenes. *Experientia* 41, 1134–1136. doi: 10.1007/BF01951694
- Greenberg, M. I., Curtis, J. A., and Vearrier, D. (2013). The perception of odor is not surrogate marker for chemical exposure: a review of factors influencing human odor perception. *Chem. Toxicol.* 51, 70–76. doi: 10.3109/15563650.2013.767908
- Gross-Isseroff, R., Luca-Haimovici, K., Sasson, Y., Kindler, S., Kotler, M., and Zohar, J. (1994). Olfactory sensitivity in major depressive disorder and obsessive compulsive disorder. *Biol. Psychiatry* 35, 798–802. doi: 10.1016/0006-3223(94)91142-8
- Haidt, J., McCauley, C., and Rozin, P. (1994). Individual differences in sensitivity to disgust: a scale sampling seven domains of disgust elicitors. *Personal. Individ. Diff.* 16, 701–713. doi: 10.1016/0191-8869(94)90212-7
- Hasin-Brumstein, Y., Lancet, D., and Olender, T. (2009). Human olfaction: from genomic variation to phenotypic diversity. *Trends Genet.* 25, 178–184. doi: 10.1016/j.tig.2009.02.002
- He, W., Boesveldt, S., de Graff, C., and de Wijk, R. A. (2014). Dynamics of autonomic nervous system responses and facial expressions to odors. *Front. Psychol.* 5:110. doi: 10.3389/fpsyg.2014.00110
- He, W., de Wijk, R. A., de Graff, C., and Boesveldt, S. (2016). Implicit and explicit measurements of affective responses to food odors. *Chem. Senses.* 41, 661–668. doi: 10.1093/chemse/bjw068
- Henkin, R. I. (2018). Gender differences in hyposmic men and women. *J. Otolaryngol. ENT Res.* 10, 240–246. doi: 10.15406/joent.2018.10.00354
- Herz, R. S., and von Clef, J. (2001). The influence of verbal labelling on the perception of odors: evidence for olfactory illusions? *Perception* 30, 381–391. doi: 10.1068/p3179
- Hoffmann-Hensel, S. M., and Freiherr, J. (2016). Intramodal olfactory priming of positive and negative odors in humans using respiration-triggered olfactory stimulation (RETROS). *Chem. Senses.* 41, 567–578. doi: 10.1093/chemse/bjw060
- Hudry, J., Saoud, M., D'Amaton, T., Daléry, J., and Royet, J. P. (2002). Ratings of different olfactory judgments in schizophrenia. *Chem. Senses.* 27, 407–416. doi: 10.1093/chemse/27.5.407
- Hummel, T., Sekinger, B., Wolf, S. R., Pauli, E., and Kobal, G. (1997). “Sniffin Sticks”: olfactory performance assessed by the combined testing of odor identification, odor discrimination and olfactory threshold. *Chem. Senses.* 22, 39–52. doi: 10.1093/chemse/22.1.39
- Jagetia, S., Milton, A., Stetzk, L. A., Liu, S., Pai, K., Arakawa, K., et al. (2018). Inter- and intra-mouse variability in odor preferences revealed in an olfactory multiple choice test. *Behav. Neurosci.* 132, 88–98. doi: 10.1037/bne0000233
- Jehl, C., Royet, J. P., and Holley, A. (1995). Odor discrimination and recognition memory as a function of familiarization. *Perception Psychophys.* 57, 1002–1011. doi: 10.3758/BF03205459
- Jönsson, E. H., Bendas, J., Weidner, K., Wessberg, J., Olausson, H., Wasling, H. B., et al. (2017). The relation between human hair follicle density and touch perception. *Sci. Rep.* 7:2499. doi: 10.1038/s41598-017-02308-9
- Kamath, V., Moberg, P. J., Kholer, C. G., Gur, R. E., and Turetsky, B. I. (2013). Odor hedonic capacity and anhedonia in schizophrenia and unaffected first-degree relatives of schizophrenia patients. *Schizophrenia Bull.* 39, 59–67. doi: 10.1093/schbul/sbr050
- Kamath, V., Paksarian, D., Cui, L., Moberg, P. J., Turetsky, B. I., and Merikangas, K. R. (2017). Olfactory processing in bipolar disorder, major depression, and anxiety. *Bipolar Dis.* 20, 547–555. doi: 10.1111/bdi.12625
- Kenneth, J. (1924). Some experiments on mental reactions to odours. *Perfumery Essential Oil Record.* 15, 85–87.
- Kiparizoska, S., and Ikuta, T. (2017). Disrupted olfactory integration in schizophrenia: functional connectivity study. *Int. J. Psychopharmacol.* 20, 740–746. doi: 10.1093/ijnp/pyx045
- Knaapila, A., Laaksonen, O., Virtanen, M., Yang, B., Lagström, H., and Sandell, M. (2017). Pleasantness, familiarity and identification of spice odors are interrelated and enhanced by consumption of herbs and food neophilia. *Appetite* 109, 190–200. doi: 10.1016/j.appet.2016.11.025
- Knaapila, A., Tuorila, H., Vuoksima, E., Keskitalo-Vuokko, K., Rose, R. J., and Kaprio, J. (2012). Pleasantness of the odor of androstenone as a function of sexual intercourse experience in women and men. *Arch. Sexual Behav.* 41, 1403–1408. doi: 10.1007/s10508-011-9804-7
- Lahera, G., Ruiz-Murugarrren, S., Fernandez-Liria, A., Saiz-Ruiz, J., Buck, B. E., and Penn, D. (2016). Relationship between olfactory function and social cognition in euthymic bipolar patients. *CNS Spectrums* 21, 53–59. doi: 10.1017/S1092852913000382
- Land, D. G. (1979). “Hedonic response and perceived characteristics of odours in man,” in *Preference Behavior and Chemoreception*, ed. J. H. A. Kroeze (London: IRL Press), 193–204.
- Li, S. B., Li, Z. T., Lyu, Z. H., Zhang, X. Y., and Zou, L. Q. (2021). Odour identification impairment is a trait but not a disease-specific marker for bipolar disorders: comparisons of bipolar disorder with different episodes, major depressive disorder and schizophrenia. *Aust. N. Z. J. Psychiatry.* [Epub ahead of print], doi: 10.1177/0004867421998774
- Lithari, C., Frantzidis, C. A., Papadelis, C., Vivas, A. B., Klados, M. A., Kourtidou-Papdeli, C., et al. (2010). Are females more responsive to emotional stimuli? A neurophysiological study across arousal and valence dimensions. *Brain Topogr.* 23, 27–40. doi: 10.1007/s10548-009-0130-5
- Lombion-Pouthier, S., Vandel, P., Nezelof, S., Haffen, E., and Millot, J. L. (2006). Odor perception in patients with mood disorders. *J. Affect. Disord.* 90, 187–191. doi: 10.1016/j.jad.2005.11.012
- Lübke, K. T., and Pause, B. M. (2014). Sex-hormone dependent perception of androstenone suggests its involvement in communicating competition and aggression. *Physiol. Behav.* 123, 136–141. doi: 10.1016/j.physbeh.2013.10.016
- Lui, S. S. Y., Chiu, M. W. Y., Chui, W. W. H., Wong, J. O. Y., Man, C. M. Y., and Cheung, E. F. C. (2020). Impaired olfactory identification and hedonic

- judgment in schizophrenia patients with prominent negative symptoms. *Cogn. Neuropsychiatry*. 25, 126–138. doi: 10.1080/13546805.2019.1704709
- Lundström, J. N., and Hummel, T. (2006). Sex-specific hemispheric differences in cortical activation to a bimodal odor. *Behav. Brain Res.* 166, 197–203. doi: 10.1016/j.bbr.2005.07.015
- Mantel, M., Ferdenzi, C., Roy, J. M., and Bensafi, M. (2019). Individual differences as a key factor to uncover the neural underpinnings of hedonic and social functions of human olfaction: current findings from PET and fMRI studies and future considerations. *Brain Topogr.* 32, 977–986. doi: 10.1007/s10548-019-00733-9
- Martins, Y., Preti, G., Crabtree, C. R., Runyan, T., Vainius, A. A., and Wysocki, C. J. (2005). Preference for human body odors is influenced by gender and sexual orientation. *Psychol. Sci.* 16, 694–701. doi: 10.1111/j.1467-9280.2005.01598.x
- Melis, M., Sollai, G., Masala, C., Pisanu, C., Cossu, G., Melis, M., et al. (2019). Odor identification performance in idiopathic Parkinson's disease is associated with gender and the genetic variability of the olfactory binding protein. *Chem. Senses*. 44, 311–318. doi: 10.1093/chemse/bjz020
- Moberg, P. J., Arnold, S. E., Doty, R. L., Kohler, C., Kanes, S., and Seigel, S. (2003). Impairment of odor hedonics in men with schizophrenia. *Am. J. Psychiatry*. 160, 1784–1789. doi: 10.1176/appi.ajp.160.10.1784
- Moncrieff, R. W. (1966). *Odour Preferences*. London: Leonard Hill.
- Mutic, S., Moellers, E. M., Wiesmann, M., and Freiherr, J. (2016). Chemosensory communication of gender information: masculinity bias in body odor perception and femininity bias introduced by chemosignals during social perception. *Front. Psychol.* 6:1980. doi: 10.3389/fpsyg.2015.01980
- Natsch, A., and Emter, R. (2020). The specific biochemistry of human axilla odour formation viewed in an evolutionary context. *Philosophical. Trans. R. Soc. B.* 375:20190269. doi: 10.1098/rstb.2019.0269
- Nordin, S., Bende, M., and Millqvist, F. (2004). Normative data for the chemical sensitivity scale. *J. Environ. Psychol.* 24, 399–403. doi: 10.1016/S0272-4944(03)00074-4
- Novembre, G., Andzi, R., and Morrison, I. (2021). Hedonic responses to touch are modulated by the perceived attractiveness of the caresser. *Neuroscience* 464, 79–89. doi: 10.1016/j.neuroscience.2020.10.007
- Olatunji, B. O., Williams, N. I., Tolin, D. E., Abramowitz, J. S., Sawchuk, C. N., Lohr, J. M., et al. (2007). The disgust scale: items analysis, factor structure, and suggestions for refinement. *Psychol. Assess.* 19, 281–297. doi: 10.1037/1040-3590.19.3.281
- Olofsson, J. K., and Nordin, S. (2004). Gender differences in chemosensory perception and event-related potentials. *Chem. Senses*. 29, 629–637. doi: 10.1093/chemse/bjh066
- Pichon, A. M., Coppin, G., Cayeux, I., Porcherot, C., Sander, D., and Delplanque, S. (2015). Sensitivity of physiological emotional measures to odors depends on the product and the pleasantness ranges used. *Front. Psychol.* 6:1821. doi: 10.3389/fpsyg.2015.01821
- Platek, S. M., Burch, R. L., and Gallup, G. G. (2001). Sex differences in olfactory self-recognition. *Physiol. Behav.* 73, 635–640. doi: 10.1016/S0031-9384(01)00539-X
- Postolache, T. T., Wehr, T. A., Doty, R. L., Sher, L., Turner, E. H., and Barko, J. J. (2002). Patients with seasonal affective disorder have lower odor detection thresholds than control subjects. *Arch. General Psychiatry* 59, 1119–1122. doi: 10.1001/archpsyc.59.12.1119
- Preti, G., Cutler, W. B., Garcia, C. R., Huggins, G. R., and Lawley, H. J. (1986). Human axillary secretions influence women's menstrual cycles: the role of donor extract of females. *Hormones Behav.* 20, 474–482. doi: 10.1016/0018-506X(86)90009-7
- Preti, G., Wysocki, C. J., Barhart, K. T., Sondheimer, S. J., and Leyden, J. J. (2003). Male axillary extracts contain pheromones that affect pulsatile secretion of luteinizing hormone and mood in women recipients. *Biol. Reprod.* 68, 2107–2113. doi: 10.1095/biolreprod.102.008268
- Rabin, M. D., and Cain, W. S. (1986). Determinants of measured olfactory sensitivity. *Perception Psychophysics* 39, 281–286. doi: 10.3758/BF03204936
- Robabeh, S., Mohammad, J. M., Reza, A., and Mahan, B. (2015). The evaluation of olfactory function in patients with schizophrenia. *Global J. Health Sci.* 7, 319–330. doi: 10.5539/gjhs.v7n6p319
- Rosa, A., Isola, R., Nieddu, M., and Masala, C. (2020). The role of lipid composition in the sensory attributes and acceptability of the salted and dried mullet roes (bottarga): a study in human and animal models. *Nutrients* 12:3454. doi: 10.3390/nu12113454
- Royet, J. P., Plailly, J., Delon-Martin, C., Kareken, D. A., and Segebarth, C. (2003). fMRI of emotional responses to odors: influence of hedonic valence and judgment, handedness and gender. *NeuroImage* 20, 713–728. doi: 10.1016/S1053-8119(03)00388-4
- Ruser, P., Koeppl, C. J., Kitzler, H. H., Hummel, T., and Croy, I. (2021). Individual odor hedonic perception is coded in temporal joint network activity. *NeuroImage* 229:117782. doi: 10.1016/j.neuroimage.2021.117782
- Schiffman, S. S. (1974). Physicochemical correlates of olfactory quality. *Science* 185, 112–117. doi: 10.1126/science.185.4146.112
- Schirmer, A., Kotz, S. A., and Friederici, A. D. (2002). Sex differentiates the role of emotional prosody during word processing. *Cogn. Brain Res.* 14, 228–233. doi: 10.1016/S0926-6410(02)00108-8
- Schirmer, A., Striano, T., and Friederici, A. D. (2005). Sex differences in the preattentive processing of vocal emotional expressions. *Neuroreport* 16, 635–639. doi: 10.1097/00001756-200504250-00024
- Seo, H. S., Buschhüter, D., and Hummel, T. (2008). Contextual influences on the relationship between familiarity and hedonicity of odors. *J. Food Sci.* 73, 273–278. doi: 10.1111/j.1750-3841.2008.00818.x
- Seo, H. S., Lee, Y., Yoon, N. R., Song, J. M., Shin, J. M., and Lee, S. Y. (2009). Impacts of sensory attributes and emotional responses on the hedonic ratings of odors in dairy products. *Appetite* 53, 50–55. doi: 10.1016/j.appet.2009.05.010
- Seubert, J., Rea, A. F., Loughhead, J., and Habel, U. (2009). Mood induction with olfactory stimuli reveals differential affective responses in males and females. *Chem. Senses*. 34, 77–84. doi: 10.1093/chemse/bjn054
- Singh, D., and Bronstad, P. M. (2001). Female body odour is a potential cue to ovulation. *Proc. R. Soc. B.* 268, 797–801. doi: 10.1098/rspb.2001.1589
- Sirota, P., Davidson, B., Mosheva, T., Benhatov, R., Zohar, J., and Gross-Isseroff, R. (1999). Increased olfactory sensitivity in first episode psychosis and the effect of neuroleptic treatment on olfactory sensitivity in schizophrenia. *Psychiatric Res.* 86, 143–153. doi: 10.1016/S0165-1781(99)00025-6
- Solla, P., Masala, C., Liscia, A., Piras, R., Ercoli, T., Fadda, L., et al. (2020). Sex-related differences in olfactory function and evaluation of possible confounding factors among patients with Parkinson's disease. *Neurology* 267, 57–63. doi: 10.1007/s00415-019-09551-2
- Sorokowski, P., Harkowski, M., Misiak, M., Konstancja Marczak, M., Dziekan, M., Hummel, T., et al. (2019). Sex differences in human olfaction: a meta-analysis. *Front. Psychol.* 10:242. doi: 10.3389/fpsyg.2019.00242
- Sorokowski, P., Sorokowska, A., and Witzel, C. (2014). Sex differences in color preferences transcend extreme differences in culture and ecology. *Psychonomic Bull. Rev.* 21, 1195–1201. doi: 10.3758/s13423-014-0591-8
- Soudry, Y., Lemogne, C., Malinvaud, D., Consoli, S. M., and Bonfils, P. (2011). Olfactory system and emotion: common substrates. *Eur. Ann. Otorhinolaryngol. Head Neck Dis.* 128, 18–23. doi: 10.1016/j.anorl.2010.09.007
- Stevenson, R. J., and Repacholi, B. M. (2003). Age-related changes in children's hedonic response to male body odor. *Dev. Psychol.* 39, 670–679. doi: 10.1037/0012-1649.39.4.670
- Swiecicki, L., Zatorski, P., Bzinkowska, D., Sienkiewicz-Jarosz, H., Szyndler, J., and Scinska, A. (2009). Gustatory and olfactory function in patients with unipolar and bipolar depression. *Prog. Neuro Psychopharmacol. Biol. Psychiatry* 33, 827–834. doi: 10.1016/j.pnpbp.2009.03.030
- Thurauf, N., Reulbach, U., Lunkenheimer, J., Spannenberger, R., and Gossler, A. (2009). Emotional reactivity to odors: olfactory sensitivity and the span of emotional evaluation separate the genders. *Neurosci. Lett.* 456, 74–79. doi: 10.1016/j.neulet.2009.03.096
- Trellakis, S., Tagay, S., Fischer, C., Rydleuskaya, A., Scherag, A., Bruderek, K., et al. (2011). Ghrelin, leptin and adiponectin as possible predictors of the hedonic value of odors. *Regulatory Peptides* 167, 112–117. doi: 10.1016/j.regpep.2010.12.005
- Tricoli, C., Croy, I., Olausson, H., and Sailer, U. (2014). Liking and wanting pleasant odors: different effects of repetitive exposure in men and women. *Front. Psychol.* 5:526. doi: 10.3389/fpsyg.2014.00526
- Tullio Luizza, M., Lindholm, T., Hawley, C., Gustafsson Senden, M., Ekström, I., Olsson, M. J., et al. (2017). The body odor disgust scale (BODS): Development and validation of a novel disgust assessment. *Chem. Senses*. 42, 499–508. doi: 10.1093/chemse/bjw107

- Turetsky, B. I., Hahn, C. G., Borgmann-Winter, K., and Moberg, P. J. (2009). Scents and nonsense: olfactory dysfunction in schizophrenia. *Schizophrenia Bull.* 35, 1117–1131. doi: 10.1093/schbul/sbp111
- Wallrabenstein, I., Gerber, J., Rasche, S., Croy, I., Kurtenbach, S., Hummel, T., et al. (2015). The smelling of hedione results in sex-differentiated human brain activity. *NeuroImage* 113, 365–373. doi: 10.1016/j.neuroimage.2015.03.029
- Walsh-Messinger, J., Wong, P. S., Antonius, D., McMahon, K., Opler, L. A., and Michael Ramirez, P. (2018). Sex differences in hedonic judgment of odors in schizophrenia cases and healthy controls HHS public assess. *Psychiatry Res.* 269, 345–353. doi: 10.1016/j.psychres.2018.08.058
- Wester, S. R., Vogel, D. L., Pressly, P. K., and Heesacker, M. (2002). Sex differences in emotion: a critical review of the literature and implications for counseling psychology. *Counseling Psychol.* 30, 630–652. doi: 10.1177/00100002030004008
- Williams, L. M., and Gordon, E. (2007). Dynamic organization of the emotional brain: responsivity, stability and instability. *Neuroscientist* 13, 349–370. doi: 10.1177/10738584070130040801
- Woodward, M. R., Amrutkar, C. V., Shah, H. C., Benedict, R. H., Rajakrishnan, S., Doody, R. S., et al. (2017). Validation of olfactory deficit as a biomarker of Alzheimer disease. *Neurol. Clin. Pract.* 7, 5–14. doi: 10.1212/CPJ.0000000000000293
- Wysocki, C. J., and Beauchamp, G. K. (1984). Ability to smell androstenone is genetically determined. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 81, 4899–4902. doi: 10.1073/pnas.81.15.4899
- Wysocki, C. J., and Gilbert, A. N. (1989). National geographic smell survey: effects of age are heterogeneous. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 561, 12–28. doi: 10.1111/j.1749-6632.1989.tb20966.x
- Zou, L. Q., van Hartevelt, T. J., Kringelbach, M. L., Cheung, E. F. C., and Chan, R. C. K. (2016). The neural mechanism of hedonic processing and judgment of pleasant odors: an activation likelihood estimation meta-analysis. *Neuropsychology* 30, 970–979. doi: 10.1037/neu0000292

Conflict of Interest: The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Publisher's Note: All claims expressed in this article are solely those of the authors and do not necessarily represent those of their affiliated organizations, or those of the publisher, the editors and the reviewers. Any product that may be evaluated in this article, or claim that may be made by its manufacturer, is not guaranteed or endorsed by the publisher.

Copyright © 2021 Bontempi, Jacquot and Brand. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

Annexe 4 : Bontempi C, Jacquot L et Brand G. 2023. Odor Hedonic Profile (OHP): a self-rating tool of everyday odors, Frontiers in Neurosciences, vol. 17.



OPEN ACCESS

EDITED BY

Claire Martin,
Centre National de la Recherche Scientifique
(CNRS), France

REVIEWED BY

Bertold Renner,
TU Dresden, Germany
Carl Philpott,
University of East Anglia, United Kingdom

*CORRESPONDENCE

Bontempi Charlotte
✉ charlotte.bontempi@edu.univ-fcomte.fr

RECEIVED 07 March 2023

ACCEPTED 04 July 2023

PUBLISHED 04 August 2023

CITATION

Charlotte B, Laurence J and Gérard B (2023)
Odor Hedonic Profile (OHP): a self-rating tool
of everyday odors.
Front. Neurosci. 17:1181674.
doi: 10.3389/fnins.2023.1181674

COPYRIGHT

© 2023 Charlotte, Laurence and Gérard. This is an open-access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License \(CC BY\)](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) and the copyright owner(s) are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

Odor Hedonic Profile (OHP): a self-rating tool of everyday odors

Bontempi Charlotte^{1*}, Jacquot Laurence¹ and Brand Gérard^{1,2}

¹Université de Franche-Comté, Besançon, France, ²Centre des Sciences du Goût et de l'Alimentation, CNRS, Inrae, AgroSup Dijon, Université Bourgogne Franche-Comté, Dijon, France

Odor hedonic estimation (pleasant/unpleasant) is considered the first and one of the most important dimensions in odor perception. Although there are several published scales that rate odor hedonicity, most of them use odorants that induce biases related to stimulus properties or test conditions and make difficult clinical or industrial applications. Thus, this study aimed to propose a model of odor hedonic profile (OHP) based on 14 items related to everyday odors without stimulus. The OHP is a self-rating tool based on the hedonic estimate representation and allows the determination of specific profiles, i.e., "conservative," "neutral," "liberal," "negative olfactory alliesthesia," and "positive olfactory alliesthesia." It can be useful in different contexts (e.g., food studies) and general pathologies (e.g., eating disorders) or pathologies with mood/emotional disturbances (e.g., depression).

KEYWORDS

olfaction, hedonic valence, pleasantness, everyday odors, self-rating

1. Introduction

The internal representation of hedonic experiences cannot be directly measured and must therefore be inferred from subjects' responses, which are reported as descriptive or numerical data. In addition, these responses can sometimes be linked to other data such as behavioral, psychophysiological, neurophysiological, or functional magnetic resonance imagery (fMRI) measures. Theoretical and practical differences among hedonic scaling methods and potential advantages and disadvantages have been described by Lim (2011). In olfaction, hedonic estimation has long been considered an important dimension of odor perception (e.g., Moncrieff, 1966; Schiffman, 1974; Land, 1979). Thus, odor hedonic estimations are common tasks in both scientific (including clinical) and industrial contexts. However, tests and measurement conditions across studies appear to be weakly standardized in olfaction due to multiple specificities. Most of the tasks use (1) odorants that widely differ in quality such as the stimulus properties, i.e., natural or synthetic, concentration, trigeminal component, etc. (Brand, 2006; Vodicka et al., 2010; Auffarth, 2013); (2) different procedures of stimulus presentation (into a test tube or with an olfactometer, in a single sniff or *via* free breathing, etc.); and (3) different types of scales (Clepce et al., 2014). Moreover, it is well known that olfactory perception shows a strong intra-individual variability related to many factors such as age, physiological state (hunger level, medication, etc.), emotional state (stress, mood, etc.), or the general context of perception including the sequential presentation of odorants (Nakano and Ayabe-Kanamura, 2017) and cognitive modulation (De Araujo et al., 2005), leading to significant variability in hedonic estimates. In the same way, interindividual variability related to sex (Brand and Millot, 2001; Sorokowski et al., 2019; Bontempi et al., 2021), sensitivity (Bontempi et al., 2022a), or experience toward odorants also results in wide hedonic flexibility across people and populations (e.g., Bontempi et al., 2022b).

From a methodological point of view, several tools are usually used to assess odor hedonic perception. Among them, Likert scales are the most frequently reported in the literature and graduated from extremely unpleasant to extremely pleasant with values from -5 to $+5$ (e.g., Distel et al., 1999), from $+1$ to $+10$ (e.g., Coppin et al., 2010), from -2 to $+2$ (e.g., Doty et al., 1984; Masago et al., 2001; Cumming et al., 2011), and even more. Visual analog scales are also frequently used to assess odor hedonic estimation in different contexts such as in the elderly population (e.g., Markovic et al., 2007), in pain tolerance (e.g., Prescott and Wilkie, 2007), in olfactory lateralization (e.g., Thuerlauf et al., 2008), in depression (e.g., Clepce et al., 2010), or in cancer chemotherapy (e.g., Ishinaga et al., 2018). Moreover, there are several questionnaires to assess general hedonicity, such as the Temporal Experience Pleasure Scale (Gard et al., 2006) or the Self-Assessment Anhedonia Scale (Olivares et al., 2005), and more specifically, hedonicity in relation to odors, such as the Affective Impact of Odor (AIO) scale (Wrzesniewski, 1999) or the Chemosensory Pleasure Scale (CPS) (Zhao et al., 2019). Nevertheless, these last two scales are not exactly focused on odor hedonicity. For example, the AIO measures the impact of odor on liking for places, people, foods, or cosmetics, in which, olfactory hedonicity is not explicitly assessed but through different sensory situations. Likewise, the CPS allows to assess the hedonic capacity for smell and taste pleasure, including both anticipatory and consummatory dimensions.

In light of the literature, it appears that the development of an odor hedonic scale is difficult. It is easy to rate a specific odor on a hedonic scale, but summing the ratings of several odors does not seem to be relevant because of the bipolar valence (pleasant/unpleasant) and the possible range of ratings (not at all/extremely). Moreover, hedonic responses to odors involve complex sensory, emotional, and cognitive processes (Wilson and Stevenson, 2006; Brand, 2020). Thus, it would be relevant to have a tool that breaks away from the sensory dimension since most of the olfactory hedonic variability comes from the stimulus and sniffing conditions or context. Finally, because the mental representation of odor is difficult and because of the specificity of odor memory related to the encoding context, the so-called Proust hypothesis is used (e.g., Chu and Downes, 2002; Herz and Schooler, 2002); this tool should offer a well-known activity or place associated with a significant odor (Chrea et al., 2005; Zarzo, 2008).

It is hypothesized that OHP can discriminate participants who overestimate or underestimate the hedonic rating of both pleasant and unpleasant odors. Thus, the OHP will allow to determine the extent to which it is possible to categorize subjects into different profiles with respect to their scores on all items.

Thus, this study aims to propose a tool to assess odor hedonicity, including three conditions, namely, without odorant stimulation, using a self-assessment, and quick to use (few minutes).

2. Material and methods

2.1. Pre-experiment

To select the relevant items to be included in the hedonic profile, a pre-experiment was conducted with a group of 30

participants (15 men and 15 women) based on 25 initial sentences/items. Consistent with previous studies on odor hedonic perception (e.g., Seubert et al., 2009 or Knaapila et al., 2017), each item was rated using a numerical scale, specifically ranging from -9 (“extremely unpleasant”) to $+9$ (“extremely pleasant”) through 0 (“neutral”) to account for hedonic tone variability in the hedonic ratings (see Table 1). Each dash of the line corresponds to a whole number (i.e., 1, 2, 3, ...) in both positive and negative valences, and the space between two dashes corresponds to half a number (i.e., 0.5). In positive valence (between “neutral” and “extremely pleasant”), the first dash corresponds to $+1$, the second dash corresponds to $+2$, ..., and the ninth dash corresponds to $+9$. The same notation is used in the negative valence (from neutral to extremely unpleasant). For example, if the participant places a cross in the negative valence on the third dash, the score of the item corresponds to -3 . Similarly, if the participant places a cross in the negative valence between the third and fourth dash, the score of the item is equal to -3.5 . When the cross is placed on the neutral dash, the score is 0.

Some of the items were excluded according to the following criteria. First, the distribution of scores for each item must follow a normal distribution. For example, the scores for the sentence “When I talk with someone who smokes, I usually find the smell of cigarette,” did not follow a normal distribution, so this item was excluded. Second, for each item, participants had to indicate whether they had ever experienced the situation. If more than two out of 30 participants ($>5\%$) indicated that they had never been confronted with this context, the item was excluded as in the following case “When I go to the swimming pool, I usually find the smell.” Third, the place or the context must correspond to a *sui generis* smell (i.e., only one specific smell of the place or context). For example, the sentence “When I go to a restaurant, I usually find the smell,” was excluded because the odor depends strongly on the type of restaurant. Fourth, if two sentences presented a fairly close condition, the one with the most prominent odor was chosen. For example, the sentence “When I walk into a fish shop, I usually find the smell inside” was preferred to “When I walk into a butcher’s shop, I usually find the smell.” Finally, a list of 14 items relating to food, leisure, health, washing, or transport was chosen to ask about the most common activities.

2.2. Main experiment

2.2.1. Participants

To minimize sociocultural influences, the study was conducted in a homogeneous population of volunteer undergraduate students at the University of Franche-Comté (France).

Inclusion criteria: Participants must be between the ages of 19 and 26 years and enrolled in a first-degree psychology program. They must agree to participate in the study.

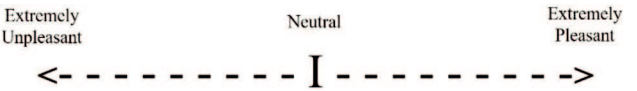
Exclusion criteria: Volunteers with diseases, such as nasal/sinus disorders, neurological and psychiatric disorders (e.g., schizophrenia and depressive or bipolar disorders), and eating disorders, were excluded. Volunteers who reported exposure to potentially toxic chemicals (including cigarette smoke) and

TABLE 1 Odor hedonic profile model (OHP).

<p>1. When I take a walk in nature after a rainfall, I generally find the smell of rain:</p>	
<p>2. When I enter a hospital, I usually find the smell in the wards:</p>	
<p>3. When I sweat after a physical effort, I generally find my odor:</p>	
<p>4. When I'm in a traffic jam, I usually find the smell of pollution:</p>	
<p>5. When I walk by the sea, I usually find the smell:</p>	
<p>6. When I walk into a bakery, I usually find the smell of warm bread:</p>	
<p>7. When I go to a gas station, I usually find the smell of fuel:</p>	
<p>8. When I take public transportation (bus, tram, subway, etc.) during rush hour, I usually find the smell in the vehicle:</p>	
<p>9. When I walk into a fish shop, I usually find the smell inside:</p>	
<p>10. When I walk into a library/bookstore, I usually find the smell of books:</p>	
<p>11. When I finish washing in the morning, I usually find my odor:</p>	
<p>12. When I walk into a perfumery store, I usually find the smell inside:</p>	
<p>13. When I am grilling meat (or am close) to a barbecue, I usually find the smell:</p>	

(Continued)

TABLE 1 (Continued)

14. When I open the trash container to put my garbage, I usually find the smell:	
--	--

You will complete a 14-item questionnaire about the pleasant/unpleasant nature of odors in everyday situations. For each statement, please place a cross on the dotted line corresponding to the most accurate assessment of odor pleasantness between “neutral” and “extremely pleasant” or between “neutral” and “extremely unpleasant”.

those undergoing long-term medical treatment (excluding contraceptives) were also excluded from the study.

The study was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki-Hong Kong as a result of which written informed consent was obtained from each participant prior to enrolment. The study design received no opposite statement from the Human Protection Committee East Area II (Besancon, France).

2.2.2. Procedure

The experiment was carried out in a quiet room equipped with individual booths at the University of Franche-Comté. Upon arrival, participants gave written informed consent. They were then asked to fill out a personal information questionnaire: age, sex, smoking habits, and self-assessment of olfactory function on a scale from -9 (extremely bad smell perception) to $+9$ (excellent smell perception). They were then given instructions to complete the dashed line (Table 1) as follows: *You will complete a 14-item questionnaire about the pleasant/unpleasant nature of odors in everyday situations. For each statement, please place a cross on the dashed line corresponding to the most accurate rating of odor pleasantness between “neutral” and “extremely pleasant” or between “neutral” and “extremely unpleasant.”* As the present study was based on self-report, participants were unaware of the actual purpose of the study to avoid response bias, a concept well-known in psychological research (Orne, 1962; Orne and Whitehouse, 2000). The session lasted approximately 10/15 min. The score of each item was calculated in the same way as explained in the “Pre-experiment” section.

2.2.3. Data analyses

The scores for each item were noted from -9 (extremely unpleasant) to $+9$ (extremely pleasant). For each item, the mean and the standard deviation were taken into account to determine the mean profile and the distribution centered around the mean. For each participant, the total score (TS) based on the 14 items was calculated in absolute value (i.e., from 0 to 126). The total of positive scores (T+) and the total of negative scores (T-) were also calculated, as well as the difference between (T+) and (T-) was calculated for each participant using total T+ and total T- scores.

Individual odor hedonic profile was determined using mean \pm SD for TS, TS+, and TS- in order to have three ranges in each case, i.e., high, medium, and low. Liberal profile corresponded to high TS, T+, and T-; conservative profile corresponded to low TS, T+, and T-; neutral profile corresponded to medium TS, T+, and T-; positive olfactory alliesthesia profile corresponded to medium TS, high T+, and low T-; and negative olfactory alliesthesia profile corresponded to medium TS, low T+, and high T-.

Spearman’s rank correlations were performed between scores for each item and (1) total scores (in absolute value), (2) total positive scores (T+), and (3) total negative scores (T-). In addition, Spearman’s rank correlations were also performed between the self-reported smell score and (1) total scores (in absolute value), (2) total positive scores (T+), and (3) total negative scores (T-). Moreover, systematic comparisons in relation to sex were performed using independent samples Student’s *t*-test. Bonferroni correction was applied to all data. The level of significance was $p < 0.05$.

3. Results

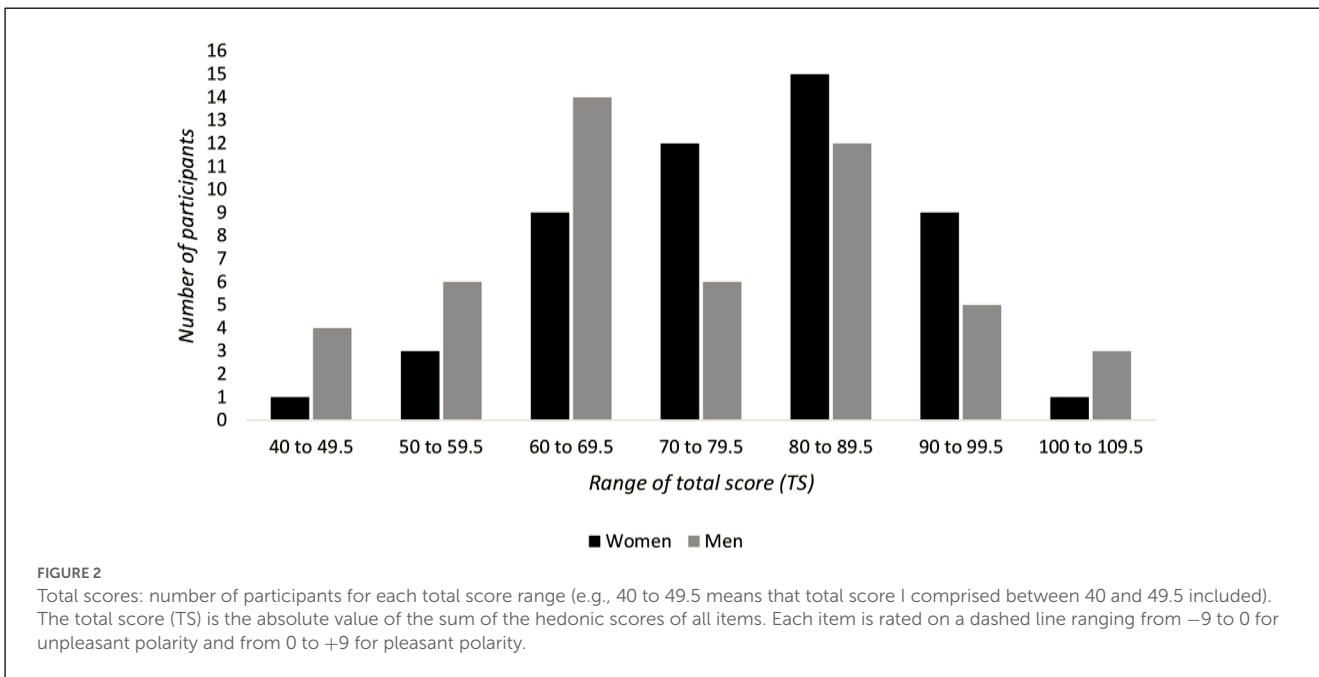
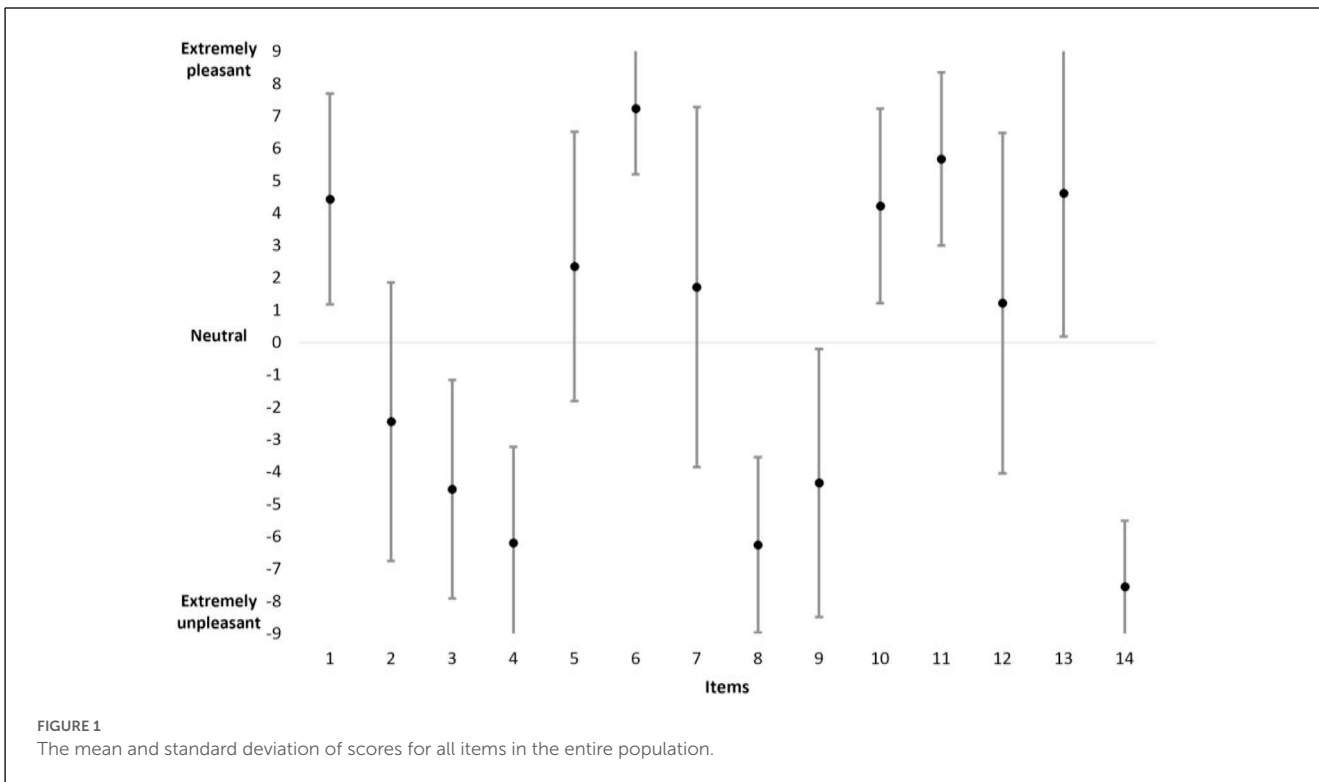
3.1. Participant’s numbers and demographics

According to hedonic test recommendations, especially using a 9-point scale (Stone and Sidel, 2004), 100 participants took part in the main experiment (50 men and 50 women) (Mean age = 22.9 ± 1.4 years).

3.2. Hedonic profile

The results of the means and standard deviations are reported in Figure 1 for all items and for the whole population. The data reveal that the mean scores range from -7.54 (item 14) to $+7.23$ (item 6) and are evenly distributed along the dashed line. The data also show that the standard deviations vary between 2.03 (items 6 and 14) and 5.56 (item 7). The Spearman’s rank correlation indicates a significant correlation between the mean (in absolute value) and the standard deviation ($\rho = -0.853$; $p < 0.05$). Thus, for an item, the higher the mean (T+ or T-) the lower the standard deviation (e.g., items 6 and 14) and vice versa (e.g., items 7 and 12).

In absolute value, the total mean score based on the 14 items in the entire population is equal to 76.09 (sd = 14.59; minimum = 41; maximum = 105). Moreover, the results indicate the following values: the mean T+ = 38.02 (sd = 9.77; minimum = 16.5; maximum 61), the mean T- = -37.99 (sd = 11.94; minimum -64.5 ; maximum = -13), and the mean difference between T+ and T- = 0.045 (sd = 16.19; minimum = -43.5 ; maximum = 38). These data indicate a balanced distribution of the hedonic profile between positive and negative valences within the population. In addition, Figure 2 shows the number of participants in each total score range.



3.3. Correlations

The results of Spearman’s rank correlations between scores for each item and total scores (in absolute value), between scores for each item and a total of positive scores (T+), and between each item scores and a total of negative scores (T-) are reported in Table 2. All item scores are at least correlated with one of the three scores (i.e., TS, T+, and T-). These data indicate that, in general, each

participant rated most of the items in the same way, i.e., “strongly,” “moderately,” or “weakly.”

The scores of 11 of the 14 items are correlated with TS, five positively and six negatively. Logically, the scores of 5 of the 14 items that are positively correlated with TS are positive (i.e., mean in the positive valence), and the scores of 6 of the 14 items that are negatively correlated with TS are negative (i.e., mean in the negative valence).

TABLE 2 Spearman's rank correlations between scores for each item and total scores (in absolute value) (TS), between scores for each item and a total of positive scores (T+), and between scores for each item and a total of negative scores (T-).

	Scores item 1	Scores item 2	Scores item 3	Scores item 4	Scores item 5	Scores item 6	Scores item 7	Scores item 8	Scores item 9	Scores item 10	Scores item 11	Scores item 12	Scores item 13	Scores item 14
TS	ρ	0.301 <0.01	-0.285 <0.01	-0.277 <0.01	-0.403 <0.001	0.026 NS	0.474 <0.001	0.135 NS	-0.549 <0.001	0.344 <0.001	0.440 <0.001	-0.170 NS	0.246 <0.05	-0.415 <0.001
T+	ρ	0.261 <0.01	0.06 NS	0.174 NS	-0.001 NS	0.255 <0.05	0.319 <0.001	0.458 <0.001	0.022 NS	0.327 <0.001	0.445 <0.001	0.245 <0.05	0.465 <0.001	-0.05 NS
T-	ρ	-0.165 NS	0.383 <0.001	0.487 <0.001	0.478 <0.001	0.171 NS	-0.268 <0.01	0.185 NS	0.582 <0.001	-0.162 NS	-0.207 <0.05	0.375 <0.001	0.086 NS	0.449 <0.001

Significant results were considered for $p < 0.05$. The term "NS" corresponds to a non-significant result.

The scores of 8 of the 14 items are correlated with T+. These scores are positive (i.e., the mean has a positive valence), and the correlations are always positive.

The scores of 9 of the 14 items are correlated with T-, 7 positively and 2 negatively. The scores of 7 of the 14 items that are positively correlated are negative (i.e., mean in negative valence), except for the scores of items 6 and 12. On the other hand, the scores of two negatively correlated items are positive.

The results of the Spearman's rank correlations show no correlation between the estimate of smell score and any of the items' score, except for the score of item 11 ($\rho = 0.296, p < 0.01$), between the estimate of smell score and T+, between the estimate of smell score and T-, and between the estimate of smell score and T+/T-difference. In contrast, there is a significant correlation between TS and the estimate of smell score ($\rho = 0.23, p < 0.05$). This final result suggests that a participant with a low hedonic score reports a poor sense of smell and, conversely, a participant with a high hedonic score reports a good sense of smell.

3.4. Sex comparisons

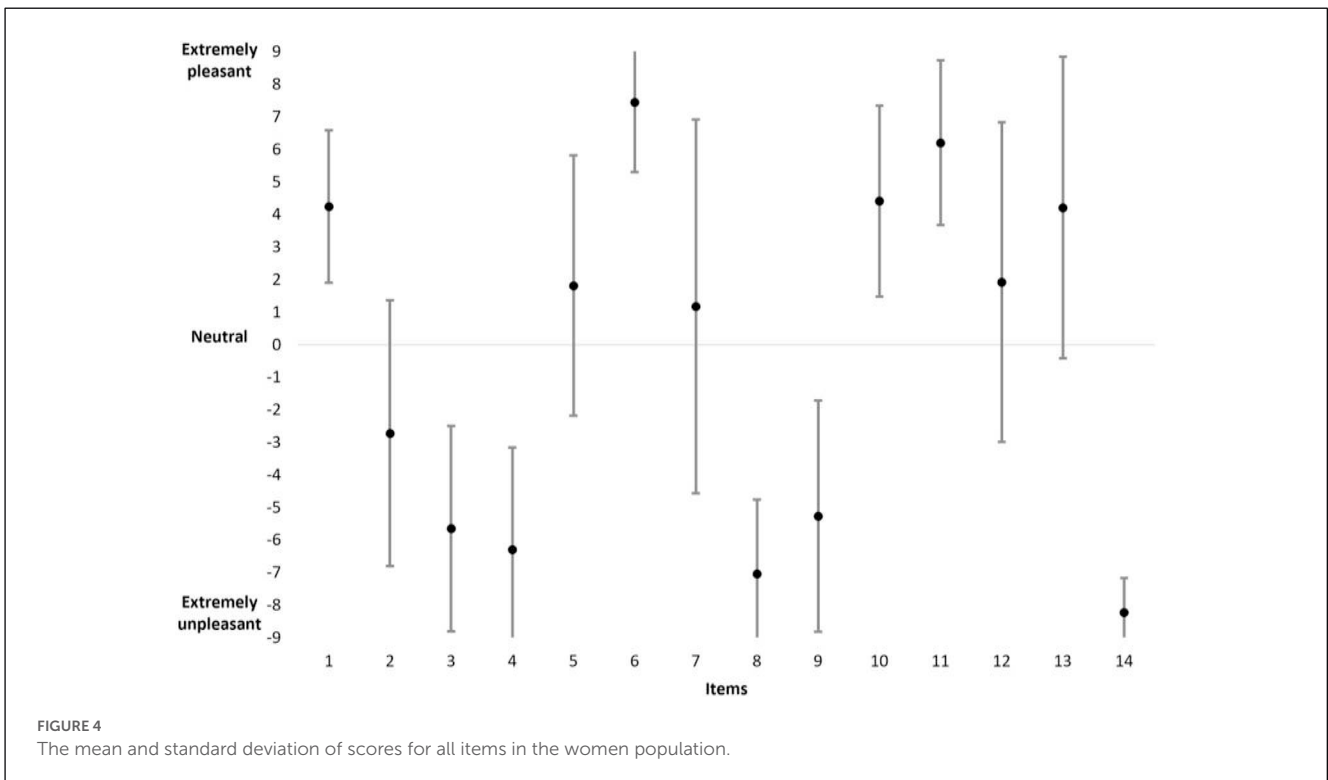
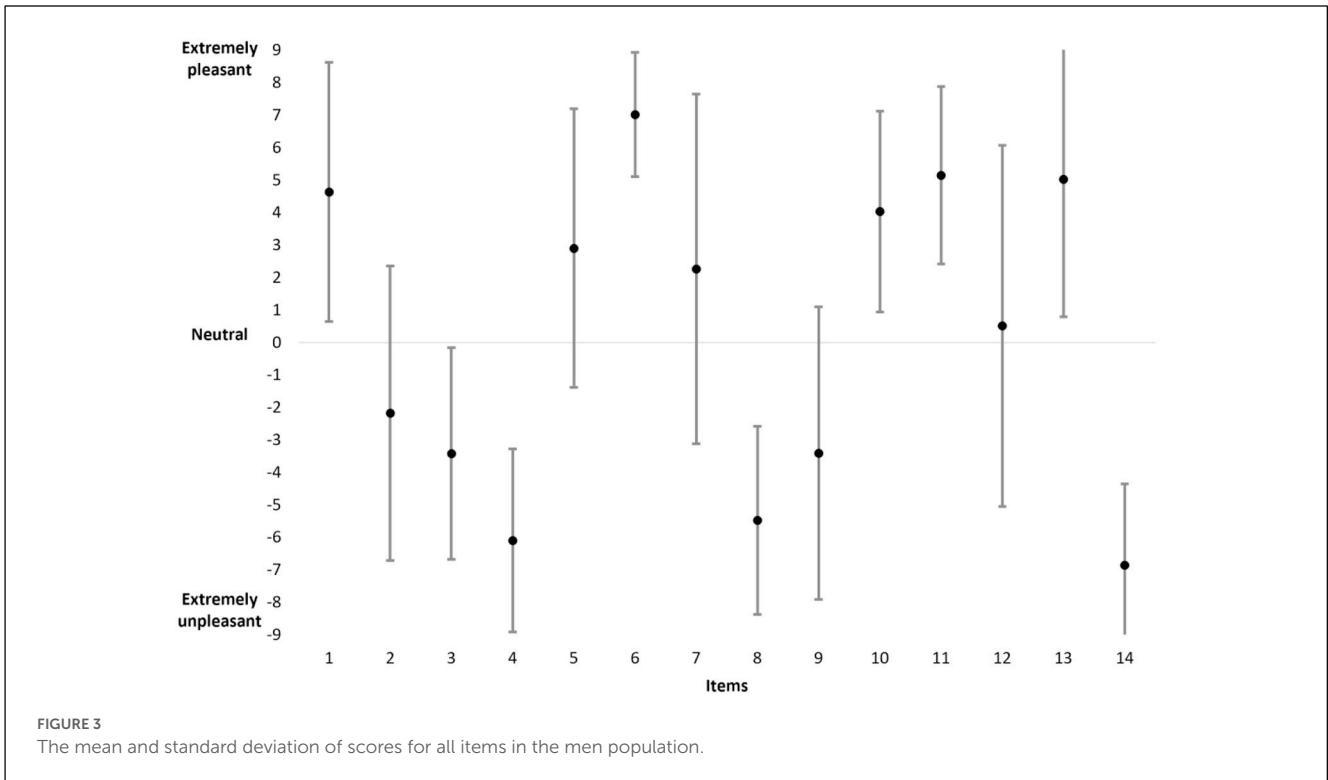
For men (Figure 3), the data reveal that the mean scores range from -6.86 (item 14) to +7.02 (item 6) and are evenly distributed along the dashed line. The data also reveal that the standard deviations vary between 1.91 (item 6) and 5.56 (item 13). The Spearman's rank correlation indicates a significant correlation between the mean (in absolute value) and the standard deviation ($\rho = -0.933, p < 0.001$). Thus, for an item, the higher the mean (T+ or T-), the lower the standard deviation (e.g., items 6 and 14) and vice versa (e.g., items 7 and 12).

In absolute value, the total mean score based on the 14 items in the entire men population is equal to 73.53 (sd = 15.8; minimum = 41; maximum = 105). Moreover, the results indicate the following values: the mean T+ = 38.80 (sd = 9.93; minimum = 19; maximum = 61), the mean T- = -34.73 (sd = 11.23; minimum = -60; maximum = -18), and the mean difference between T+ and T- = 4.07 (sd = 14; minimum = -30; maximum = 38).

For women (Figure 4), the data show that the mean scores range from -8.23 (item 14) to +7.44 (item 6) and are evenly distributed along the dashed line. The data also reveal that the standard deviations vary between 1.06 (item 14) and 5.74 (item 7). The Spearman's rank correlation indicates a significant correlation between the mean (in absolute value) and the standard deviation ($\rho = -0.868, p < 0.001$). Thus, for an item, the higher the mean (T+ or T-), the lower the standard deviation (e.g., items 6 and 14) and vice versa (e.g., items 7 and 12).

In absolute value, the total mean score based on the 14 items in the entire women population is equal to 78.65 (sd = 12.93; minimum = 49; maximum = 101.5). Moreover, the results indicate the following values: the mean T+ = 37.25 (sd = 9.65; minimum = 16.5; maximum = 57), the mean T- = -41.25 (sd = 11.83; minimum = -64.5; maximum = -13), and the mean difference between T+ and T- = -3.98 (sd = 14; minimum = -43.5; maximum = 29).

Systematic comparisons are conducted between men and women using independent t-tests and the results are reported in Table 3.



The total score comparison is neither significantly different between men and women nor is the T+ comparison. On the contrary, there is a significant difference for the T- comparison and for the T+/T- difference. These results indicate that men and

women rate the items related to positive valence in the same way (only item 11 shows a significant difference), whereas women rate the items related to negative valence more negatively (significant difference for items 3, 8, 9, and 14).

TABLE 3 Independent t-test comparison between men and women for each item score, for total score (TS), for a total of positive scores (T+), and for the difference between positive and negative scores (T+/T-).

	Scores item 1	Scores item 2	Scores item 3	Scores item 4	Scores item 5	Scores item 6	Scores item 7	Scores item 8	Scores item 9	Scores item 10	Scores item 11	Scores item 12	Scores item 13	Scores item 14	TS	T+	T-	T+/T-
Men (mean)	4.63	-2.18	-3.42	-6.10	2.90	7.02	2.26	-5.48	-3.41	4.03	5.15	0.51	5.02	-6.86	73.5	38.8	-34.7	4.1
Women (mean)	4.24	-2.72	-5.65	-6.3	1.81	7.44	1.17	-7.04	-5.27	4.41	6.20	1.92	4.21	-8.23	78.6	37.2	-41.2	-4.0
t	0.59	0.62	3.48	0.33	1.31	1.03	0.97	2.96	<0.05	0.62	1.99	1.34	0.91	3.56	1.77	0.79	2.82	2.28
p	NS	NS	<0.001	NS	NS	NS	NS	<0.01	<0.05	NS	<0.05	NS	NS	<0.001	NS	NS	<0.01	<0.05

Significant results were considered for $p < 0.05$. The term "NS" corresponds to a non-significant result.

3.5. Individual profiles

Different profiles emerge from individual data based on the mean ± sd criteria:

TS high > 90.68, TS medium between 90.68 and 61.50, and TS low < 61.50.

T+ high > 47.79, TS medium between 47.79 and 28.25, and TS low < 28.25.

T- high < -49.93, TS medium between -49.93 and -26.05, and TS low > -26.05.

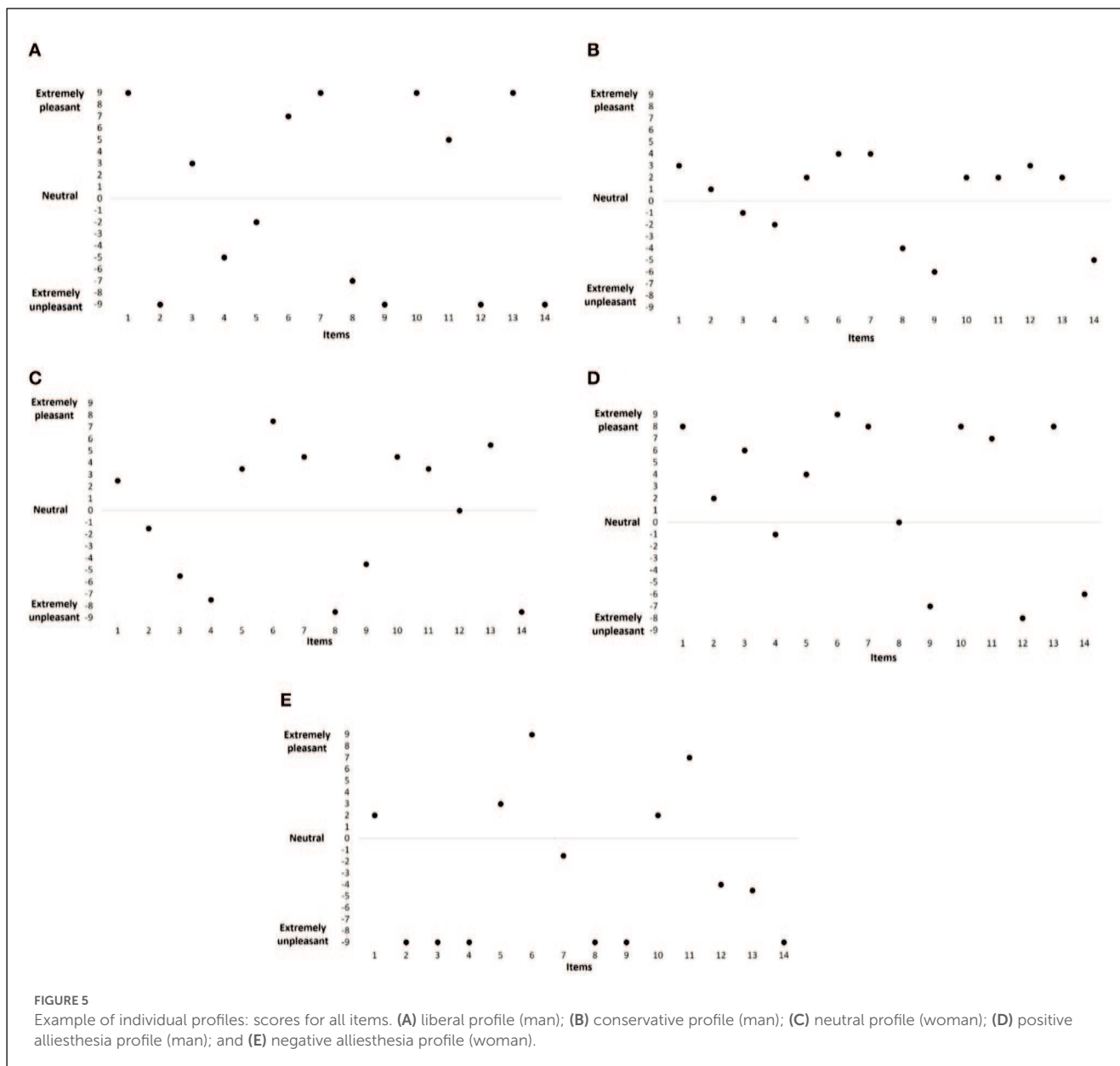
First, it can be distinguished as a *liberal profile* (Figure 5A) in which the participants give high scores in both cases of positive and negative valences and consequently get high TS, T+, and T- scores such as in the example (participant n°17, man) in Figure 5A: TS = 101; T+ = 51, and T- = -50. Second, it can be distinguished as a *conservative profile* (Figure 5B) in which the participants give low scores in both cases of positive and negative valences and consequently get low TS, T+, and T- scores such as in the example (participant n°11, man) in Figure 5B: TS = 41; T+ = 23, and T- = -18. Third, a *neutral profile* (Figure 5C) can be distinguished in which the participants give average scores in both cases of positive and negative valences and consequently get average TS, T+, and T- scores such as in the example (participant n°57, woman) in Figure 5C: TS = 67.5, T+ = 31.5, and T- = -36. Fourth, a *positive olfactory alliesthesia profile* (Figure 5D) can be distinguished in which the participants give high scores in positive valence and low scores in negative valence and consequently gets average TS, high T+, and low T- scores such as in the example (participant n°47, man) in Figure 5D: TS = 82, T+ = 60, and T- = -22. Fifth, a *negative olfactory alliesthesia profile* (Figure 5E) can be distinguished in which the participants give low scores in positive valence and high scores in negative valence resulting in average TS, low T+, and high T- scores such as (participant n°62, woman) in Figure 5E: TS = 87, T+ = 23, and T- = -64.

From the entire population (N = 100), the number of participants in each profile was as follows: *neutral profile* N = 37 (18 men and 19 women), *conservative profile* N = 13 (8 men and 5 women), *liberal profile* N = 10 (5 men and 5 women), *positive olfactory alliesthesia profile* N = 4 (2 men and 2 women), *negative olfactory alliesthesia profile* N = 5 (1 man and 4 women), and other profile N = 31 (15 men and 16 women).

4. Discussion

4.1. Key results

The results of this study showed a balanced distribution of the scores between positive and negative valences within the 14 items running along the axis from extremely unpleasant to extremely pleasant. Moreover, the scores of each item are normally distributed around the mean. The results also demonstrated that the OHP allows the determination of different specific profiles. Thus, with respect to the Detection Signal Theory (DST) first proposed by Tanner and Swets (1954) and later applied to psychophysics (Green and Swets, 1966), three profiles can be proposed, namely, "liberal," "neutral," and "conservative." In the liberal profile, participants gave high ratings to both cases of positive and negative valences.



Conversely, in the conservative profile, participants gave low ratings to both cases. These findings are also supported by a positive correlation between TS and self-rating of olfactory function. Many participants presented a “neutral profile” that seems consistent with the sample tested. In addition, the OHP was able to distinguish between positive and negative olfactory alliesthesia profiles. In olfaction, positive alliesthesia corresponds to rating pleasant odors as more pleasant and unpleasant odors as less unpleasant. Conversely, negative alliesthesia corresponds to rating pleasant odors as less pleasant and unpleasant odors as more unpleasant (Atanasova et al., 2010). Sex comparisons revealed specific differences for items related to negative valence. In fact, women rated the negative valence items significantly more negatively, whereas there was no sex difference for the positive valence items.

4.2. Limitations

From a limitation point of view, it is important to note that since the current data and classification are based on the mean and standard deviation of the group studied, this means that in another group of similar age and sex and without disease, the mean and standard deviation values may be slightly altered, resulting in a possible different distribution of values. However, the determination of the different profiles should be the same for two similar groups in terms of age, sex, and absence of disease. Similarly, hedonic estimate representation of odors could be subject to intra-individual variability and different factors, such as test time (e.g., morning vs. evening), hunger state (satiated or not), psychological state (e.g., stress level), or linked to the context (e.g., recent exposure to one or

several items odors) may produce different results. As the present construct is not assumed to be extremely stable over time and aims to capture the actual state of participants, no test–retest was conducted.

Another limitation may be the lack of comparison between OHP scores and hedonic estimates using real odorants, which would allow determining the degree of agreement between the real olfactory perception and the representational perception. However, this comparison seems difficult given the number of variability parameters mentioned above. Likewise, the validation of the OHP should benefit from comparisons with different scales, i.e., odor scales, scales of psychological profiles, and questionnaires related to lifestyle, health, food consumption, etc.

4.3. Interpretation

From an interpretative point of view, the findings of this study showed two overlapping facts. Indeed, they confirmed the large interindividual variability in odor hedonic estimates and jointly revealed a general profile of the population with an equal ratio for the positive and negative valences. Moreover, this general profile presented a balanced structure with item scores evenly distributed along the dashed line from extremely unpleasant to extremely pleasant. This hierarchization in the classification according to hedonic estimation is consistent with the results of a previous study (Brand et al., 2012) and an adaptation of the Sniffin' Sticks Test, recently proposed to assess hedonic range (HR) and hedonic direction (HD) using 22 odorants (Liu et al., 2020). Finally, the results showed that the homogeneity of the scores depended on the item and clearly indicated that items with a high mean score (e.g., item 6 related to the bakery for positive valence and item 14 related to trash container for negative valence) had a small standard deviation and conversely for items with a low mean score and a large standard deviation covering both positive and negative valences. This suggests that the interindividual variability does not depend on the pleasant/unpleasant character of the odor but on the intensity of that character. Finally, although sex as an influencing factor of hedonic responses to odorants is poorly documented, these findings are consistent with some previous studies (Haidt et al., 1994; Broman and Nordin, 2000; Nordin et al., 2004; Olatunji et al., 2007; Luizza et al., 2017).

4.4. Generalizability

From a generalization point of view, this study is based on healthy undergraduate students, and few participants presented an olfactory alliesthesia profile, probably due to the homogeneous sample tested. The OHP may also be used to generally categorize individuals based on odor estimation in different populations such as in the elderly, in relation to personalities (e.g., introverted vs. extroverted), or in specific diseases. In the latter case, the OHP could be useful in individuals with eating disorders, as the specificity of alliesthesia to food cues has been previously

demonstrated (Jiang et al., 2008). The OHP could also serve as a complementary diagnostic tool in conditions such as depressive states, insofar as olfaction is known to be strongly implicated in depression (Pause et al., 2001; Brand and Schaal, 2017). Using two odorants, one with pleasant (vanillin) and one with unpleasant (butyric acid) hedonic valence, a study (Atanasova et al., 2010) showed in depressed patients an olfactory negative alliesthesia (i.e., the unpleasant odorant was perceived as significantly more unpleasant than controls) and an olfactory anhedonia (i.e., impaired olfactory perception of the pleasant odorant). Another study (Clepce et al., 2010) showed that the relation between anhedonia and olfactory hedonics seems to be related to the severity of the disease. In contrast, patients with bipolar disorders rated odors to be more pleasant than healthy controls (Cumming et al., 2011), reflecting positive olfactory alliesthesia. In addition, hedonic ratings of pleasant odors may distinguish bipolar depression from unipolar depression (Kazour et al., 2020). This issue also arises in other pathologies, such as Parkinson's disease, for which specific hedonic tests using odorants have been proposed (Pospichalova et al., 2016) and anhedonia has been highlighted (Mrochen et al., 2016). Thus, the OHP could be usefully applied in clinical routines to avoid the use of odorants, thus helping to diagnose and monitor the evolution of the above-mentioned diseases. From a functional point of view, the OHP could be compared with specific anhedonia scales and further support the hypothesis that anhedonia (as in the case of the use of the International Affective Pictures Systems) refers to cognitive or emotional dysfunction rather than perceptual dysfunction, as in schizophrenia (Kamath et al., 2013; Atanasova et al., 2018). Finally, the OHP could be used in the context of odorant perception and odor-related studies (e.g., studies related to food odors). It may be of interest in future studies to compare profiles obtained from the OHP with hedonic ratings obtained after odor presentation.

Data availability statement

The raw data supporting the conclusions of this article will be made available by the authors, without undue reservation.

Ethics statement

Ethical approval was not provided for this study on human participants because CERTIFICATE Study name: Hedonic perception of odors in humans characterization of flexibility. BG and BC according to the French Regulatory Authority for clinical studies, prospective and retrospective studies with observation analysis only are not evaluated by Human Protection Committees. The study cited above had this study design and received no opposite statement from local Ethic Committee. Prof. Jean-Marc CHALOPIN, MD PhD President of the Human Protection Committee East Area II Besançon, France. The patients/participants provided their written informed consent to participate in this study.

Author contributions

All authors listed have made a substantial, direct, and intellectual contribution to the work and approved it for publication.

Conflict of interest

The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships

References

- Atanasova, B., El-Hage, W., Chabanet, C., Gaillard, P., Belzung, C., and Camus, V. (2010). Olfactory anhedonia and negative olfactory alliesthesia in depressed patients. *Psychiat. Res.* 176, 190–196. doi: 10.1016/j.psychres.2008.11.016
- Atanasova, B., Mondon, K., Dreyfuss, L., Beauflis, E., Desmidt, T., Hommet, C., et al. (2018). Hedonic assessment of odors: A comparison of two sensory scales for use with Alzheimer's disease patients and elderly individuals. *J. Alzheimer's Dis.* 61, 929–938. doi: 10.3233/JAD-170433
- Auffarth, B. (2013). Understanding smell - the olfactory stimulus problem. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 37, 1667–1679. doi: 10.1016/j.neubiorev.2013.06.009
- Bontempi, C., Jacquot, L., and Brand, G. (2021). Sex differences in odor hedonic perception: An overview. *Front. Neurosci.* 15, 764520. doi: 10.3389/fnins.2021.764520
- Bontempi, C., Jacquot, L., and Brand, G. (2022a). A study on the relationship between odor hedonic rating and individual odor detection threshold. *Sci. Rep.* 12, 18482. doi: 10.1038/s41598-022-23068-1
- Bontempi, C., Jacquot, L., and Brand, G. (2022b). Diet and odor hedonic ratings: Comparative study between vegetarians, flexitarians and omnivores. *Nutr. Neurosci.* 7, 1–17. doi: 10.1080/1028415X.2022.2145425
- Brand, G. (2006). Olfactory/trigeminal interactions in nasal chemoreception. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 30, 908–917. doi: 10.1016/j.neubiorev.2006.01.002
- Brand, G. (2020). *Discovering Odors*. London: Wiley-ISTE. doi: 10.1002/9781119687467
- Brand, G., Haaz, V., and Jacquot, L. (2012). Transitivity of odor preferences: Constant and particularities in hedonic perception. *J. Exper. Analysis Behav.* 98, 191–197. doi: 10.1901/jeab.2012.98-191
- Brand, G., and Millot, J. L. (2001). Sex differences in human olfaction: between evidence and enigma. *Quart. J. Exper. Psychol.* 54, 259–270. doi: 10.1080/02724990143000045
- Brand, G., and Schaal, B. (2017). Olfaction in depressive disorders: Issues and perspectives. *L'Encephale.* 43, 176–182. doi: 10.1016/j.encep.2016.04.008
- Broman, D. A., and Nordin, S. (2000). Olfactory gender differences in sensation and perception. *Int. J. Psychol.* 35, 329.
- Chrea, C., Valentin, D., Sulmont-Rossé, C., Hoang Nguyen, D., and Abdi, H. (2005). Semantic, typicality and odor representation: A cross-cultural study. *Chem. Senses* 30, 37–49. doi: 10.1093/chemse/bjh255
- Chu, S., and Downes, J. J. (2002). Proust nose best: odors are better cues of autobiographical memory. *Memory Cogn.* 30, 511–518. doi: 10.3758/BF03194952
- Clepece, M., Gossler, A., Reich, K., Kornhuber, J., and Thuerauf, N. (2010). The relation between depression, anhedonia and olfactory hedonic estimates - A pilot study in major depression. *Neurosci. Lett.* 471, 139–143. doi: 10.1016/j.neulet.2010.01.027
- Clepece, M., Neumann, K., Martus, P., Nitsch, M., Wielopolski, J., Koch, A., et al. (2014). The psychophysical assessment of odor valence: Does an anchor stimulus influence the hedonic evaluation of odors? *Chem. Senses.* 39, 17–25. doi: 10.1093/chemse/bjt050
- Coppin, G., Delplanque, S., Cayeux, I., Porcherot, C., and Sander, D. (2010). I'm no longer to choice: How explicit choices implicit shape preferences of odors. *Psychol. Sci.* 21, 489–493. doi: 10.1177/0956797610364115
- Cumming, A. G., Matthews, N. L., and Park, S. (2011). Olfactory identification and preference in bipolar disorder and schizophrenia. *Eur. Arch. Psychiat. Clin. Neurosci.* 261, 251–259. doi: 10.1007/s00406-010-0145-7
- De Araujo, I. E., Rolls, E. T., Velazco, M. I., Margot, C., and Cayeux, I. (2005). Cognitive modulation of olfactory processing. *Neuron.* 46, 671–679. doi: 10.1016/j.neuron.2005.04.021
- Distel, H., Ayabe-Kanamura, S., Martinez-Gomez, M., Schicker, I., Kobayashi, M., and Saito, S. (1999). Perception of every odors: correlation between intensity, familiarity and strength of hedonic judgement. *Chem. Senses.* 24, 191–199. doi: 10.1093/chemse/24.2.191
- Doty, R. L., Shaman, P., Kimmelman, C. P., and Dann, M. S. (1984). University of pennsylvania smell identification test: a rapid quantitative olfactory function test for the clinic. *Laryngoscope.* 94, 176–178. doi: 10.1288/00005537-198402000-00004
- Gard, D. E., Gard, M. G., Kring, A. M., and John, O. P. (2006). Anticipatory and consummatory components of the experience of pleasure: A scale development study. *J. Res. Person.* 40, 1086–1102. doi: 10.1016/j.jrp.2005.11.001
- Green, D. M., and Swets, J. A. (1966). *Signal Detection Theory and Psychophysics*. New York: Wiley.
- Haidt, J., McCauley, C., and Rozin, P. (1994). Individual differences in sensitivity to disgust: a scale sampling seven domains of disgust elicitors. *Person. Individ. Differ.* 16, 701–713. doi: 10.1016/0191-8869(94)90212-7
- Herz, R., and Schooler, J. W. (2002). A naturalistic study of autobiographical memories evoked by olfactory and visual cues: testing the Proustian hypothesis. *Am. J. Psychol.* 115, 21–32. doi: 10.2307/1423672
- Ishinaga, K., Higa, M., Yasuda, M., Kuwana, M., Nishiwaki, C., and Sunaga, M. (2018). Alterations in emotional responses (pleasantness/unpleasantness) induced by sniffing food odors during chemotherapy in patients with lung cancer. *Japanese J. Clin. Oncol.* 48, 906–912. doi: 10.1093/jjco/hyy123
- Jiang, T., Soussignan, R., Rigaud, D., Martin, S., Royet, J. P., Brondel, L., et al. (2008). Alliesthesia to food cues: heterogeneity across stimuli and sensory modalities. *Physiol. Behav.* 95, 464–470. doi: 10.1016/j.physbeh.2008.07.014
- Kamath, V., Moberg, P. J., Kohler, C. G., Gur, R. E., and Turetski, B. I. (2013). Odor hedonic capacity and anhedonia in schizophrenia and unaffected first-degree relatives of schizophrenia patients. *Schizophrenia Bull.* 39, 59–67. doi: 10.1093/schbul/sbr050
- Kazour, F., Richa, S., Abi Char, C., Surget, A., Elhage, W., and Atanasova, B. (2020). Olfactory markers for depression: Differences between bipolar and unipolar patients. *PLoS ONE.* 15, e0237565. doi: 10.1371/journal.pone.0237565
- Knaapila, A., Laaksonen, O., Virtanen, M., Yang, B., Lagström, H., and Sandell, M. (2017). Pleasantness, familiarity and identification of spice odors are interrelated and enhanced by consumption of herbs and food neophilia. *Appetite* 109, 190–200. doi: 10.1016/j.appet.2016.11.025
- Land, D. G. (1979). "Hedonic response and perceived characteristics of odours in man," in *Preference Behavior and Chemoreception*, eds. J. H. A., Kroeze (London: IRL Press) 193–204.
- Lim, J. (2011). Hedonic scaling: A review of methods and theory. *Food Quality Prefer.* 22, 733–747. doi: 10.1016/j.foodqual.2011.05.008
- Liu, D. T., Welge-Lüssen, A., Besser, G., Mueller, C. A., and Renner, B. (2020). Assessment of odor hedonic perception: the sniffin' sticks parosmia test (SSParoT). *Scient. Rep.* 10, 18019. doi: 10.1038/s41598-020-74967-0
- Luizza, M. T., Lindholm, T., Hawley, C., Gustafsson Senden, M., Ekström, I., and Olsson, M. J. (2017). The body odor disgust scale (BODS): Development and validation of a novel disgust assessment. *Chem. Senses.* 42, 499–508. doi: 10.1093/chemse/bjw107
- Markovic, K., Reulbach, U., Vassiliadu, A., Lunkenheimer, J., Lunkenheimer, B., and Spannenberger, R. (2007). Good news for elderly persons: Olfactory pleasure increases at later stages of the life span. *J. Gerontol.* 62, 1287–1293. doi: 10.1093/gerona/62.11.1287
- Masago, R., Shimomura, Y., Koichi, I., and Katsuura, T. (2001). The effects of hedonic properties of odors and attentional modulation on the olfactory event-related potentials. *Physiol. Anthr. Appl. Hum. Sci.* 20, 7–13. doi: 10.2114/jpa.20.7

that could be construed as a potential conflict of interest.

Publisher's note

All claims expressed in this article are solely those of the authors and do not necessarily represent those of their affiliated organizations, or those of the publisher, the editors and the reviewers. Any product that may be evaluated in this article, or claim that may be made by its manufacturer, is not guaranteed or endorsed by the publisher.

- Moncrieff, R. W. (1966). *Odour Preferences*. London: Leonard Hill.
- Mrochen, A., Marxreiter, F., Kohl, Z., Schlachetzki, J., Renner, B., Schenk, T., et al. (2016). From sweet to sweat: Hedonic olfactory range is impaired in Parkinson's disease. *Parkinsonism Rel. Disor.* 22, 9–14. doi: 10.1016/j.parkreldis.2015.09.035
- Nakano, S., and Ayabe-Kanamura, S. (2017). The influence of olfactory context on the sequential rating of odor pleasantness. *Perception*. 46, 393–405. doi: 10.1177/0301006616670924
- Nordin, S., Bende, M., and Millqvist, F. (2004). Normative data for the chemical sensitivity scale. *J. Environ. Psychol.* 24, 399–403. doi: 10.1016/S0272-4944(03)00074-4
- Olatunji, B. O., Williams, N. I., Tolin, D. E., Abramowitz, J. S., Sawchuk, C. N., and Lohr, J. M. (2007). The disgust scale: items analysis, factor structure, and suggestions for refinement. *Psychol. Assess.* 19, 281–297. doi: 10.1037/1040-3590.19.3.281
- Olivares, J. M., Berrios, G. E., and Bousoño, M. (2005). The self-assessment anhedonia scale (SAAS). *Neurol. Psychiat. Brain Res.* 12, 121–133. doi: 10.1037/t00443-000
- Orne, M. T. (1962). On the social psychology of the psychological experiment: With particular reference to demand characteristics and their implications. *Am. Psychol.* 17, 776–783. doi: 10.1037/h0043424
- Orne, M. T., and Whitehouse, W. G. (2000). "Demand characteristics," in *Encyclopedia of Psychology*, eds. A. E., Kazdin (Washington, DC: American Psychological Association and Oxford University Press) 469–470. doi: 10.1037/10517-173
- Pause, B. M., Miranda, A., Göder, R., Aldenhoff, J. B., and Ferstl, R. (2001). Reduced olfactory performance in patients with major depression. *J. Psychiat. Res.* 35, 271–277. doi: 10.1016/S0022-3956(01)00029-2
- Pospichalova, K., Vodicka, J., and Kopal, A. (2016). New test of odor pleasantness in Parkinson's disease. *Funct. Neurol.* 31, 149–155. doi: 10.11138/FNeur/2016.31.3.149
- Prescott, J., and Wilkie, J. (2007). Pain tolerance selectively increased by a sweet-smelling odor. *Psychol. Sci.* 18, 308–311. doi: 10.1111/j.1467-9280.2007.01894.x
- Schiffman, S. S. (1974). Physicochemical correlates of olfactory quality. *Science*. 185, 112–117. doi: 10.1126/science.185.4146.112
- Seubert, J., Rea, A. F., Loughhead, J., and Habel, U. (2009). Mood induction with olfactory stimuli reveals differential affective responses in males and females. *Chem. Senses*. 34, 77–84. doi: 10.1093/chemse/bjn054
- Sorokowski, P., Karwowski, M., Misiak, M., Konstancja Marczak, M., Dziekan, M., Hummel, T., et al. (2019). Sex differences in human olfaction: A meta-analysis. *Front. Psychol.* 10, 242. doi: 10.3389/fpsyg.2019.00242
- Stone, H., and Sidel, J. L. (2004). *Sensory Evaluation Practices*. Redwood City: Academic Press Inc.
- Tanner, W. P. J., and Swets, J. A. (1954). A decision-making theory of visual detection. *Psychol. Rev.* 61, 401–409. doi: 10.1037/h0058700
- Thurauf, N., Gossler, A., Lunkenheimer, J., Lunkenheimer, B., Maihöfner, C., and Bleich, S. (2008). Olfactory lateralization: Odor intensity but not the hedonic estimation is lateralized. *Neurosci. Lett.* 438, 228–232. doi: 10.1016/j.neulet.2008.04.038
- Vodicka, J., Meloun, M., and Prihodova, L. (2010). Brief evaluation of pleasantness of olfactory and trigeminal stimulants. *Arch. Otolaryngol. Head Neck Surg.* 136, 901–907. doi: 10.1001/archoto.2010.150
- Wilson, D. A., and Stevenson, R. J. (2006). *Learning to Smell: Olfactory Perception From Neurobiology to Behavior*. Baltimore Ed: Johns Hopkins University Press. doi: 10.1353/book.3242
- Wrzesniewski, A. (1999). Odor and affect: Individual differences in the impact of odor on liking for places, things and people. *Chem. Senses*. 24, 713–721. doi: 10.1093/chemse/24.6.713
- Zarzo, M. (2008). Psychologic dimensions in the perception of everyday odors: pleasantness and edibility. *J. Sensory Stud.* 23, 354–376. doi: 10.1111/j.1745-459X.2008.00160.x
- Zhao, J. B., Wang, Y. L., Ma, Q. W., Zhao, J. B., Zhang, X. Y., and Zou, L. Q. (2019). The chemosensory pleasure scale: a new assessment for measuring hedonic smell and taste capacities. *Chem. Senses*. 44, 457–464. doi: 10.1093/chemse/bjz040

Annexe 5 : Bontempi C, Jacquot L et Brand G. 2022. A study on the relationship between odor hedonic ratings and individual odor detection threshold, Scientific Reports, vol.12.



OPEN

A study on the relationship between odor hedonic ratings and individual odor detection threshold

Charlotte Bontempi¹✉, Laurence Jacquot¹ & Gérard Brand²

Odor hedonic perception (pleasant/unpleasant character) is considered as the first and one of the most prominent dimensions in olfaction and is known to depend on several parameters. Among them, the relation between the odorant concentration and the hedonic estimation has been widely studied. However, few studies have considered odor hedonic ratings (OHR) in relation to individual detection thresholds (IDT). Thus, the aim of this study was to determine olfactory detection thresholds and to describe hedonic rating variations from individual thresholds to higher concentrations. IDT were performed for two pleasant (apple and jasmine) and two unpleasant (durian and trimethylamine) odorant stimuli. The experimenter presented one by one in a randomized order, the different odorant concentrations above IDT. Participants rated odor hedonic valence of these stimuli on a visual analog scale. Results showed, except for trimethylamine, the same relationship between hedonic ratings and stimulus concentration, i.e., an increase of pleasantness (apple and jasmine)/unpleasantness (durian) ratings at low and middle concentrations followed by a plateau at high concentrations. Correlations between OHR and concentrations as well as between OHR and threshold steps were always significant. Moreover, comparisons between both conditions showed that the correlation coefficient was significantly higher for trimethylamine (and a trend for apple) when IDTs were considered, while no difference was found for jasmine and durian. Overall, results suggested that the relationship between OHR and IDT is odor specific. These findings contribute to explain the large variability of the hedonic tone (i.e., weakly vs. very pleasant, weakly vs. very unpleasant) at specific concentration in the general population and could serve future research in this field (e.g., olfactory preferences in nutrition studies, anhedonia in psychiatric disorders...).

In humans, the sense of smell is implied in large number of adaptive behaviors in response to olfactory inputs from the environment¹. Nevertheless, olfactory perception appears as a complex and multidimensional process, partly due to the salient affective dimension of odors. Indeed, odor hedonic perception is the first and the most prominent response following an olfactory stimulation².

In recent years, the study of invariants in odor hedonic perception remained a recurring question. Some studies demonstrated that odor hedonic perception could be predicted by odorant structure^{3–5}, and could be related to the molecular complexity of odorants or to the number of olfactory notes^{6,7}, and especially to molecule weight and molecular size^{8,9}. Yet, several studies showed a great flexibility of odor hedonic perception. Thus, differences were observed in relation to individual characteristics such as age^{10–12}, sex^{13–18}, the experience towards odorants¹⁹ and physiological state^{20,21}, diseases such as depressive disorders²², schizophrenia^{23,24} or Parkinson's disease^{25,26} and recently with SARS-CoV-2²⁷. Odor hedonic perception also appeared to depend on repeated exposures^{28,29}, verbal influence^{30,31}, or stimulus presentation pathway (orthonasal vs. retronasal)³². Contrary to individual differences, it seems that the perception of odor pleasantness is similar across cultures in adults³³ as well as in children³⁴.

In addition, it was demonstrated that the stimulus concentration influenced pleasantness/unpleasantness ratings^{13,35–39}. Taken together, these studies suggested that for a pleasant odor, hedonic ratings increased with

¹Laboratoire de Recherches Intégratives en Neurosciences et Psychologie Cognitive – UR481, University of Franche-Comté, 25000 Besançon, France. ²CSGA Centre des Sciences du Gout et de l'Alimentation CSGA Centre des Sciences du Gout et de l'Alimentation, University of Franche-Comté, 21000 Dijon, France. ✉email: charlotte.bontempi@edu.univ-fcomte.fr

increasing odorant concentrations. Jointly, for an unpleasant odor, hedonic ratings decreased with increasing odorant concentrations. However, in some above-mentioned studies, other patterns were suggested with an increase of odor hedonic ratings (OHR) (or a decrease for unpleasant odorants) until a plateau for the higher concentrations. For some pleasant odorants, it could even be observed for the highest concentrations, a decrease of hedonic ratings following the plateau.

Surprisingly, no studies have really taken into account individual olfactory detection thresholds (IDT) in odor hedonic evaluation. Indeed, even though some works studied pleasantness and odor detection thresholds^{40,41} the relation between both parameters was never examined. Marginally, it was suggested that odor detection thresholds of subjects who consistently rated some odors as pleasant were higher than those of subjects who rated them as unpleasant, although no evidence was given¹³. Recently, Liu et al.⁴² measured the affective appraisal of 40 odors and odor detection threshold of each participant with a standard “Sniffin’Sticks” test⁴³. Authors demonstrated no relationship between odor valence and odor detection threshold⁴². However, Liu et al., measured the odor detection thresholds using the standard “Sniffin’ Sticks” test⁴³, corresponding to a detection threshold for a specific odorant (here, PEA). This cannot be generalized to a general sensitivity for a subject insofar as the odor detection thresholds are known to vary from an odorant to another. Furthermore, IDTs present great intra- and inter-individual differences in relation to several factors identified in many studies⁴⁴.

Thus, the aim of the present work was to determine whether the IDT to a specific odorant stimulus influences OHR of this odorant, from the threshold to higher concentrations. Based on previous studies, two pleasant odors (apple and jasmine)^{45,46} and two unpleasant odors (durian and trimethylamine)^{11,47,48} were used in a homogenous population (academic level and age-matched).

Material and methods

Participants. Twenty-six volunteer subjects participated in the entire experiment. All participants were undergraduate students from the University of Franche-Comté (France) (8 men, 18 women) and reported normal smell sensitivity, i.e., none of them had a history of nasal/sinus disease, extensive exposure to chemicals with potential toxicity (including cigarette smoke) or long-term medical treatment. Their age ranged from 21 to 26 years ($M_{\text{age}} = 22.5 \pm 1.65$ years). The study was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki-Hong Kong and the study design was approved by the Human Protection Committee East Area II (Besançon, France). Each participant gave his/her written informed consent prior to inclusion in the study.

Odor stimuli. Four odorant stimuli were selected on the basis of their hedonic valence (two pleasant and two unpleasant) determined in a preliminary experiment. Pleasant odors were apple (Meilleurduchef, 58 mL, ref: pomm58, France) and jasmine (Colichef, 125 mL, France) and unpleasant odors were durian (a popular tropical fruit in Southeast Asia, smelling like decay⁴⁹) (Culinaide, 105 mL, France) and trimethylamine (having an unpleasant fish smell⁵⁰) (trimethylamine solution ~ 45 wt% in H₂O, ref: 92262, SigmaAldrich, Germany).

Thirty-five dilutions for apple, jasmine and durian odors were prepared into a 5mL test-tube using a 2-fold serial dilutions method protocol with a final volume of 2mL. Thus, considering a 0.5 factor dilution, the first test-tube (named Concentration 1) contained 50.000% v/v solution and the last one, i.e., the most diluted named Concentration 35, contained a 2.910×10^{-11} % v/v solution. The stock solution was named Concentration 0.

For trimethylamine solution, 40μL of the stock solution was first diluted into 3.960 mL of distilled water. This new solution was named Concentration 0. Then, from the Concentration 0, 50 dilutions of trimethylamine were prepared with the same method as for the three other odorant stimuli. Thus, the first test-tube (Concentration 1) contained a 50.000% v/v solution and the last one (the 50th concentration), a 8.882×10^{-16} % v/v solution.

According to the serial two-fold dilution used in the present study and because IDTs are known to be particularly low for trimethylamine^{51,52}, 50 dilutions were needed for this odorant.

Procedure. The experiment was carried out in a quiet and well-ventilated room located in the University of Franche-Comté and equipped with an individual booth. Upon arrival, participants gave written informed consent. Then, they were invited to fill out a personal information questionnaire (age, sex, hunger level).

For each odorant condition, the experiment was divided into two parts. The first part consisted in IDT determination and the second part was dedicated to OHR. For each odor, all participants performed the test in four different sessions (i.e., one session by odor) separated by a week.

Participants were asked not to consume any food or drink (except water) at least two hours before the test to minimize the satiety state effect on olfactory tests. Hunger level was assessed using a visual analog scale ranging from 0 (“not hungry at all”) to 10 (“very hungry”) to verify that hunger level was homogenous between participants and between sessions. The experimental room was ventilated 15 minutes prior to participants’ arrival. The experiment was conducted before the SARS-CoV-2 pandemic.

Detection thresholds. Participants were blindfolded to prevent visual identification of the test-tube containing the odorant stimulus. Detection thresholds for apple, jasmine, durian, and trimethylamine odors were performed from the concentration ranges described above. The method used was based on the Sniffin’Sticks test developed by Hummel et al. (1997), using a single staircase method in a triple-forced-choice paradigm. Three test tubes were presented to each participant in a randomized order: two contained distilled water and the other the odorant at a particular concentration. The subject had to indicate the test-tube containing the odorant. Odorant concentrations were presented in ascending order until participants had correctly discerned the odorant in two successive trials. Then, odorant concentrations were presented in descending order until participants had incorrectly discerned the odorant, and so on. The last four staircase reversal points were used to estimate the IDT. Once the IDT was determined, the experimenter listed the concentrations above the subject’s detection

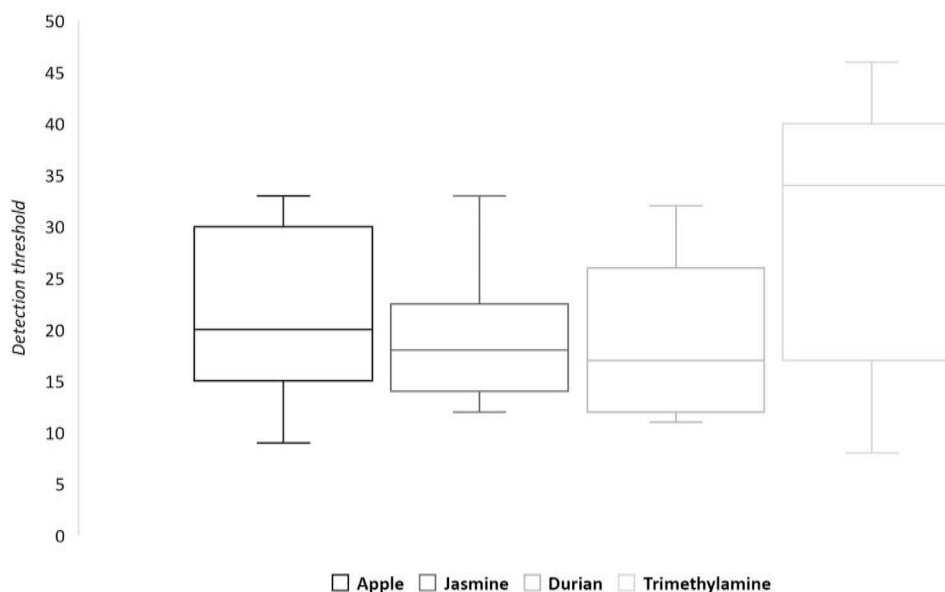


Figure 1. Boxplots of the IDT for apple, jasmine, durian, and trimethylamine odorants. In each boxplot, the middle line of the box corresponds to the mean of odor detection threshold, the inferior line of the box corresponds to the first quartile, and the upper line of the box corresponds to the third quartile.

threshold for the given odor. Concentrations above the IDT of the participant, in step 3 (threshold, threshold + 3, threshold + 6...), were selected before creating a random presentation order for the following part of experiment, i.e., the odor hedonic ratings. This part lasted from 15 to 25 min.

Odor hedonic ratings. Participants sat on a chair in an individual booth facing a screen computer. OHRs were performed with FIZZ Biosystems (Biosystèmes, Couternon, France), a sensory analysis software allowing automated data collection. For each odorant concentration, hedonic rating was evaluated using a visual analog scale from -9 to +9 (“strongly unpleasant” to “strongly pleasant”). The experimenter presented one by one in a randomized order, the different odorant concentrations selected at the end of the first part (i.e., IDT) including the concentration 0. The number of odor presentations varied between subjects according to the individual thresholds (apple: mean \pm SEM = 8.46 ± 0.51 ; jasmine: mean \pm SEM = 7.69 ± 0.40 ; durian: mean \pm SEM = 7.50 ± 0.47 ; trimethylamine: mean \pm SEM = 11.21 ± 0.82).

The odorant at a specific concentration was inhaled only one time by participants before scale completing. The time interval between each concentration corresponded to the time required to complete the odor hedonic scale. During the test, participants were not aware of the name of the odor used and that the different concentrations presented corresponded to the same odorant. Odor presentation order was randomized between participants. This part lasted from 10 to 15 min.

Data analysis. Data for IDTs and OHRs were statistically evaluated with Statistica software[®], using Spearman correlations, Wilcoxon tests, Mann-Whitney U tests, Fisher Z-transformation and polynomial regressions. The level of significance was $p < 0.05$.

Ethics approval and informed consent. The present study was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki-Hong Kong. This study design was approved by the Human Protection Committee East Area II (Besançon, France). Each participant gave his written informed consent prior to inclusion in this study.

Results

Odor detection thresholds. Results are reported in Fig. 1.

For apple and jasmine, IDTs ranged from concentrations 9 to 33, and 12 to 33 respectively. A majority of participants had an IDT comprised between concentrations 15 and 30 for apple and between concentrations 14 and 22 for jasmine.

Concerning durian, IDTs ranged from concentrations 11 to 32 and most of participants had a IDT comprised between concentrations 12 and 26. For trimethylamine odor, the dispersion of detection thresholds appeared wider than for durian (from concentration 8 to concentration 46) with a majority of participants reaching IDT between concentrations 18 and 40.

Spearman correlations were performed between the four odorants (Table 1). Results showed no significant results except a positive correlation between IDTs for apple and jasmine ($\rho = 0.448$, $p < 0.05$).

	Spearman ρ	p value
Apple/Jasmine	0.448	$p < 0.05$
Durian/Trimethylamine	0.207	NS
Apple/Durian	0.105	NS
Apple/Trimethylamine	-0.233	NS
Jasmine/Durian	0.354	NS
Jasmine/Trimethylamine	0.047	NS

Table 1. Spearman correlations between IDT. Significant results were considered for $p < 0.05$. Non-significant results are noted as NS.

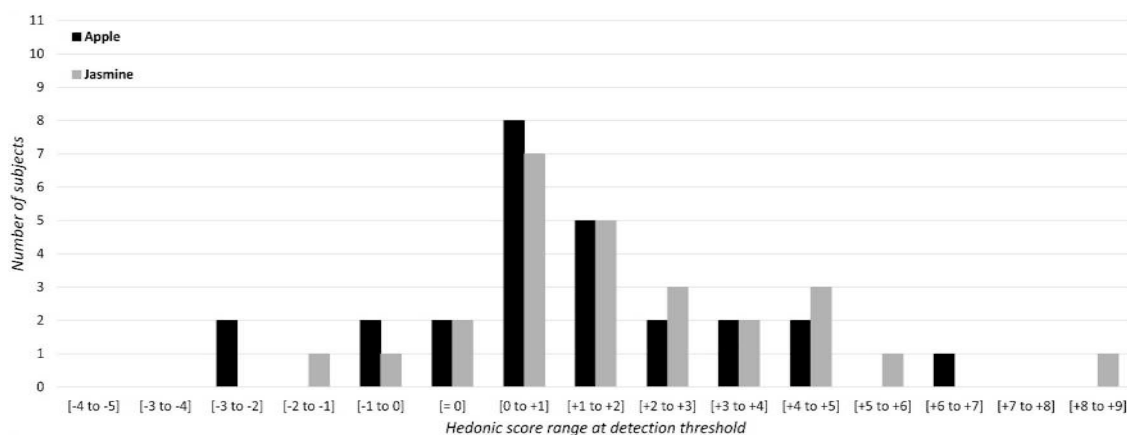


Figure 2. Hedonic scores at IDT for pleasant odors: number of subjects for each score range (e.g., [-2 to -1] means that odor hedonic rating is comprised between -2 and -1). OHR were assessed on a visual analog scale ranging from 0 to +9 for the pleasant polarity and from 0 to -9 for the unpleasant polarity.

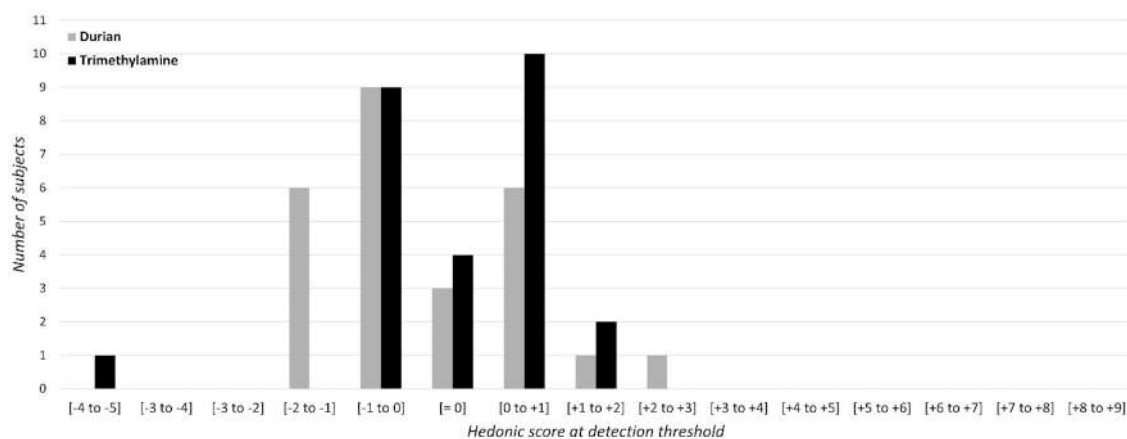


Figure 3. Hedonic scores at IDT for unpleasant odors: number of subjects for each score range (e.g., [-2 to -1] means that OHR is comprised between -2 and -1). OHR were assessed on a visual analog scale ranging from 0 to +9 for the pleasant polarity and from 0 to -9 for the unpleasant polarity.

Hedonic ratings at detection thresholds. Results for pleasant odors are reported in Fig. 2. The distribution of hedonic scores in relation to IDT appears similar for both apple and jasmine odors. Most of the subjects rated apple and jasmine odors at their threshold to being very slightly pleasant (hedonic scores ranging from 0 and +2). However, one can note a dispersion along the hedonic scale with some subjects rating the odors as slightly unpleasant at their detection threshold. Results for unpleasant odors are reported in Fig. 3. The distribution of hedonic scores in relation to IDT appears mainly aggregated around the 0 score, ranging from -2 to +2 for durian and from -1 to +2 for trimethylamine. Several subjects rated the odor as slightly pleasant at their detection threshold.

	Z	p value
Apple/Jasmine	0.73	NS
Trimethylamine/Durian	1.01	NS
Pleasant/Unpleasant odors	5.36	$p < 0.001$

Table 2. Wilcoxon test for dependent samples of OHR at detection threshold between apple and jasmine, between trimethylamine and durian, and between odor groups (pleasant odors with apple + jasmine and unpleasant odors with durian + trimethylamine). Significant results were considered for $p < 0.05$. Non-significant results are noted as NS.

	Spearman ρ	p value
Apple/Jasmine	0.110	NS
Durian/Trimethylamine	0.459	$p < 0.02$
Apple/Durian	0.359	NS
Apple/Trimethylamine	-0.08	NS
Jasmine/Durian	-0.104	NS
Jasmine/Trimethylamine	0.009	NS

Table 3. Spearman correlations between OHR at IDT. Significant results were considered for $p < 0.05$. Non-significant results are noted as NS.

A Wilcoxon test was performed to compare OHR at IDT for (1) pleasant odors and (2) unpleasant odors. Results showed no significant difference neither between apple and jasmine odors ($Z = 0.73$, $p = 0.45$) nor between durian and trimethylamine ($Z = 1.01$, $p = 0.31$). A Wilcoxon test was thereby performed to compare OHR at IDT between odors groups, i.e., between the pleasant odors group (apple + jasmine) and the unpleasant odors group (durian + trimethylamine). Results indicated a clear difference of hedonic ratings at IDT between odors groups, suggesting that unpleasant odors were rated as significantly more unpleasant than pleasant odors at IDT ($Z = 5.36$, $p < 0.001$) (Table 2).

Spearman correlations were performed between the four odorants. Only one significant correlation was observed between durian and trimethylamine hedonic scores at IDT ($\rho = 0.459$, $p < 0.02$) (Table 3).

Hedonic ratings above odor detection thresholds. *Analysis as a function of concentrations.* Mean hedonic scores obtained for each concentration and each odor used are reported in Fig. 4, including the equations of the polynomial regressions.

For pleasant odors, the analysis showed a positive polynomial regression. Thus, when the concentration increased, mean hedonic scores increased (from neutral to very pleasant). For apple odor, hedonic scores from concentration 33 to concentration 11 were rather stagnant. This was followed by an increase of odor hedonic scores from concentration 9 to concentration 0 (i.e., pure solution). For jasmine odor, a less pronounced tendency was observed, with rather stagnant hedonic scores from concentration 33 to concentration 21, followed by a steady increase.

For unpleasant odors, the analysis indicated a negative polynomial regression. Thus, when the concentration increased, mean hedonic scores decreased (from neutral to very unpleasant). As for pleasant odors, results showed a similar phenomenon of stagnant hedonic scores for the lower concentrations. For durian, from concentration 33 to 21, mean hedonic scores were rather stagnant. This was followed by a decrease of odor hedonic scores from concentration 20 to concentration 0 (i.e., pure solution), suggesting that durian odor was perceived as more unpleasant. For trimethylamine, mean hedonic scores were rather stagnant from concentration 45 to 15 (ranging between -1 and +1). This was followed by a decrease from concentration 14 to concentration 0 (i.e., pure solution) meaning that trimethylamine odor was perceived as more unpleasant.

Analysis as a function of individual detection thresholds. Mean hedonic scores obtained for concentrations above threshold, in step of 3, are reported in Fig. 5, including the equations of the polynomial regressions.

For both pleasant odors, the polynomial regression curves were strongly similar with an increase of the hedonic scores, from +2 (threshold + 3) to +6 (threshold + 33). On the other hand, for both unpleasant odors the polynomial regression showed a different pattern. For durian, results showed a decrease of hedonic scores from threshold to threshold + 21, which is followed by a plateau (with, in this case a ceiling effect). For trimethylamine data demonstrated a plateau from threshold to threshold + 33, followed by a decrease of hedonic scores.

Correlations. Spearman correlations were performed (1) between OHR and concentrations (i.e., analysis independent of IDT) and (2) between OHR and threshold step (i.e., analysis considering IDT). Correlation coefficients and p values are displayed in Table 4.

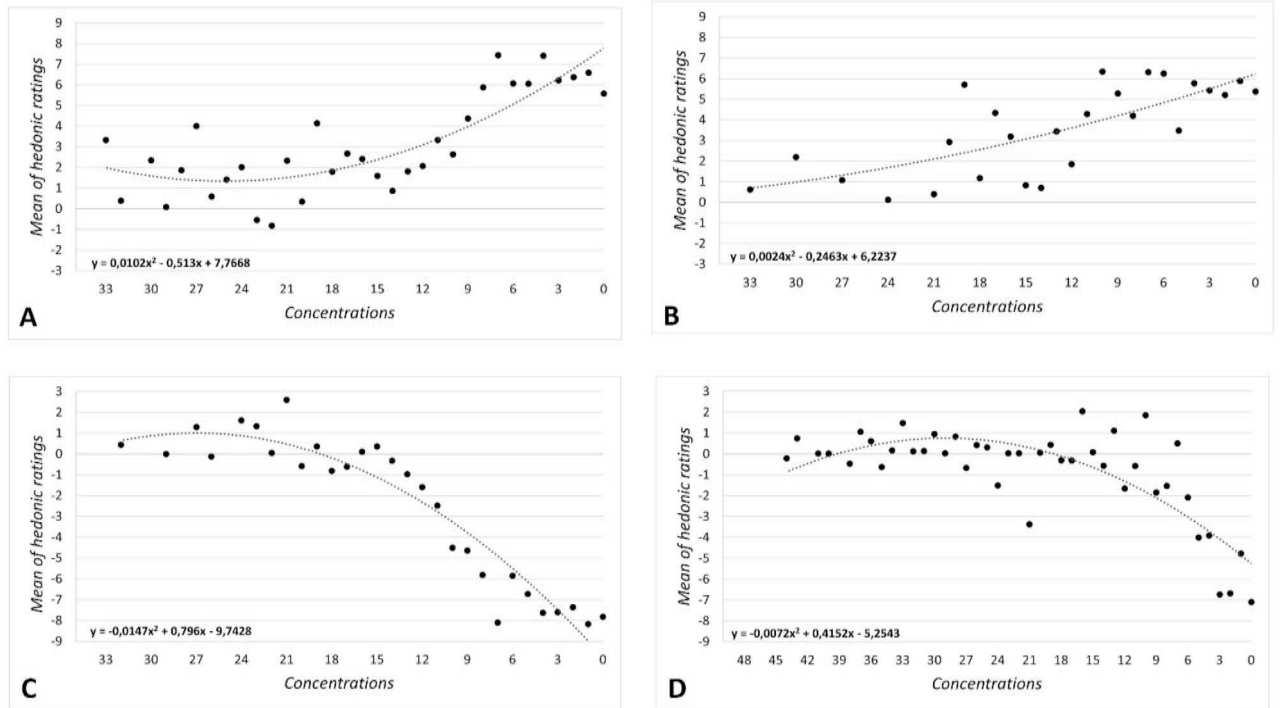


Figure 4. Odor hedonic ratings above odor detection thresholds: mean hedonic ratings in relation to concentrations. (A) apple, (B) jasmine, (C) durian, (D) trimethylamine. The line grey color responds to the polynomial regression. Equations of polynomial regressions is given on each graph.

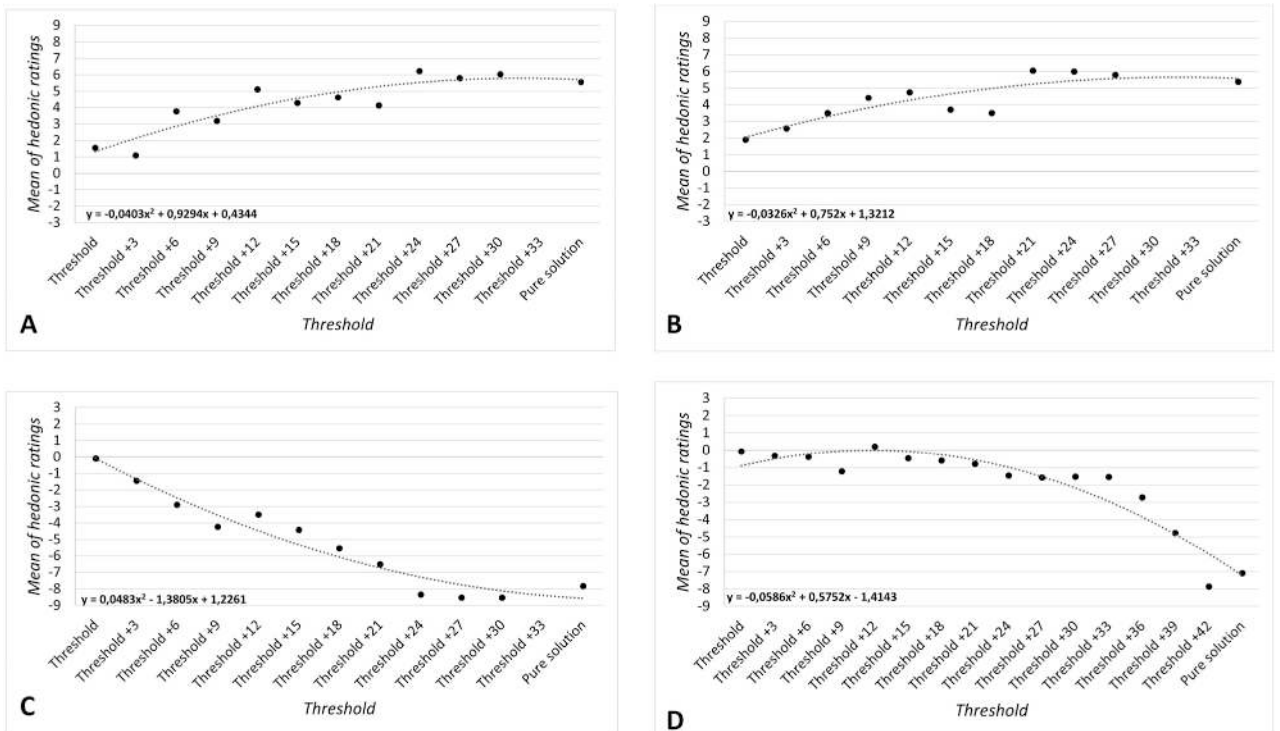


Figure 5. Odor hedonic ratings above odor detection thresholds: mean hedonic ratings in relation to individual detection threshold in step of 3 concentrations. (A) apple, (B) jasmine, (C) durian, (D) trimethylamine. The line grey color responds to the polynomial regression. Equations of polynomial regressions is given on each graph.

	Relation between OHR and concentrations	Relation between OHR and threshold step	Z comparisons
Apple	$\rho = -0.702, p < 0.001$ $Z_{\text{Fisher}} = -0.87$	$\rho = 0.869, p < 0.001$ $Z_{\text{Fisher}} = 1.29$	1.55, NS
Jasmine	$\rho = -0.718, p < 0.001$ $Z_{\text{Fisher}} = -0.708$	$\rho = 0.790, p < 0.01$ $Z_{\text{Fisher}} = 1.07$	0.57, NS
Durian	$\rho = 0.903, p < 0.001$ $Z_{\text{Fisher}} = 1.48$	$\rho = -0.949, p < 0.001$ $Z_{\text{Fisher}} = -1.82$	1.13, NS
Trimethylamine	$\rho = 0.508, p < 0.001$ $Z_{\text{Fisher}} = -1.48$	$\rho = -0.932, p < 0.001$ $Z_{\text{Fisher}} = 2.04$	3.77, $p < 0.05$

Table 4. Spearman correlations between OHR and concentrations, and between OHR and threshold step for each odor session. Significant results were considered for $p < 0.05$. It must be noted that the negative correlations values are due to the reverse coding of concentration levels (lower number = higher concentration).

	IDT	OHR at detection threshold	OHR at pure solution
Apple	U = 39.5 NS	U = 55.0 NS	U = 61.0 NS
Jasmine	U = 46.0 NS	U = 57.0 NS	U = 62.5 NS
Durian	U = 57.0 NS	U = 64.0 NS	U = 44.0 NS
Trimethylamine	U = 62.5 NS	U = 57.5 NS	U = 51.0 NS

Table 5. Mann–Whitney U tests: sex effect on IDT, OHR at detection threshold and at pure solution for all odors used. Non-significant results are noted as NS.

	Apple	Jasmine	Durian	Trimethylamine
Mean	4.54	4.62	4.85	5.7
SEM	0.67	0.68	0.57	0.63

Table 6. Mean and SEM of participants' hunger level in each odor session. Hunger level was evaluated using a visual analog scale ranging from 0 ("not hungry at all") to 10 ("very hungry").

Results showed significant correlations between OHR and concentrations for all odors (apple: $\rho = -0.702, p < 0.001$; jasmine: $\rho = -0.718, p < 0.001$; durian: $\rho = 0.903, p < 0.001$; trimethylamine: $\rho = 0.508, p < 0.001$). Similar data were obtained for the correlation analysis between OHR and threshold step (apple: $\rho = 0.869, p < 0.001$; jasmine: $\rho = 0.790, p < 0.01$; durian: $\rho = -0.949, p < 0.001$; trimethylamine: $\rho = -0.932, p < 0.001$) (Table 4).

A Fisher Z-transformation was applied to each correlation coefficient to perform statistical comparisons (Table 4). Results demonstrated that, when IDT was taken into account, correlation coefficient was significantly higher for trimethylamine. Besides, a trend towards significance was also shown for apple, while no difference was found for jasmine and durian.

Sex and hunger level effect. Concerning sex effect, a Mann-Whitney U test was conducted between men and women to compare IDT as well as OHR at IDT and pure solution for the four odorants used. Data are presented in Table 5 and revealed no sex effect on IDT and OHR for all odorants used.

Mean (and SEM) hunger level of participants in each odor session are presented in Table 6. Results of Wilcoxon tests showed no significant difference between the different odor sessions (Table 7). Moreover, results of Spearman rank correlations did not show any significant correlation between hunger level and IDT, OHR at detection threshold and at pure solution whatever the odor session (Table 8).

Discussion

First, these findings confirmed that odor IDT showed great interindividual variability, even in an age-homogeneous population⁴⁴. This is in accordance with previous studies demonstrating that variability in odor detection thresholds occurs within individuals across time^{53,54}. In the present study, with a 0.5 dilution factor, results indicated a difference of thirty concentrations between two subjects, which corresponds to a ten billion vol/vol ratio. Moreover, the detection threshold for a specific odorant was a weak indicator of the detection threshold for another odorant insofar as no correlation has been found between the four odorants, except between apple and jasmine. Thus, the use of a single concentration to test hedonic ratings in a large population raises several problems: some subjects with a high threshold (i.e., a low sensitivity) could not perceive the odorant stimulation and the hedonic scores could be dependent on the individual thresholds.

Odor session	Z	p value
Apple/Jasmin	0.08	NS
Apple /Durian	0.44	NS
Apple/Trimethylamine	1.13	NS
Jasmine/Durian	0.63	NS
Jasmine/Trimethylamine	1.51	NS
Durian/Trimethylamine	0.72	NS

Table 7. Wilcoxon tests: comparisons of hunger level between the different odor sessions. Non-significant results are noted as NS.

Odors	IDT	OHR at detection threshold	OHR at pure solution
Apple	$\rho = -0.266$ NS	$\rho = -0.231$ NS	$\rho = -0.330$ NS
Jasmine	$\rho = 0.007$ NS	$\rho = 0.02$ NS	$\rho = 0.04$ NS
Durian	$\rho = -0.005$ NS	$\rho = -0.122$ NS	$\rho = -0.08$ NS
Trimethylamine	$\rho = 0.180$ NS	$\rho = 0.08$ NS	$\rho = 0.07$ NS

Table 8. Spearman rank correlations between hunger level and IDT, OHR at detection threshold/at pure solution in each odor session. Non-significant results are noted as NS.

Second, data relating to hedonic scores at the IDT showed that most subjects rated the pleasantness as weakly pleasant or weakly unpleasant. It can be hypothesized that at detection threshold, the perception of the stimulus is weak, and the subjects are unable to recognize the actual odor but an odor plume like a weak song or light can still elicit a hedonic estimation. It also must be noted that hedonic scores show larger variations specifically for pleasant odorants (i.e., moderately pleasant), compared to unpleasant odorants.

Third, when hedonic scores were analyzed as a function of concentrations, i.e., independently of IDT, a general polynomial regression curve took shape with an increase of pleasantness/unpleasantness ratings. For pleasant odors, the higher the concentration, the more pleasant the odorant, and for unpleasant odors, the higher the concentration, the more unpleasant the odorant. These findings are in line with previous published works^{13,35}. However, a large dispersion on either side of the curve was observed for all odorants. Thus, the relation noted between the odorant concentrations and the hedonic scores did not appear very informative at a specific concentration. In other words, the large dispersion of the hedonic scores observed at a specific concentration in a general population was probably due in large part to a methodological bias.

When the IDTs were considered, the general shape of the polynomial regression curve—although always positive—appeared differently oriented for all odorants except for trimethylamine. Specifically, with apple-jasmine and durian odors, the curve indicated a strong increase of pleasantness and unpleasantness ratings, respectively, which was followed by a plateau for the highest concentrations. With trimethylamine, the hedonic scores curve presented a plateau for the first concentrations above the threshold, followed by a strong increase of unpleasantness ratings for the highest concentrations.

Results also demonstrated that, when IDT was taken into account, the correlation coefficient was significantly higher for trimethylamine. A trend towards significance was observed for apple, while no difference was found for jasmine and durian. Other investigations based on a larger number of odors are needed to get a better understanding of this relationship, especially in relation to properties of odors (physicochemical properties, trigeminal activation, odor qualities e.g., food and non-food odors...).

The present findings are consistent with previous works^{37–39} suggesting such a relationship with a plateau. As trimethylamine activates more significantly the trigeminal system than durian, the involvement of trigeminal nerve activation could have an impact of the curve shape^{55,56}. Indeed, the trigeminal system conveys sensory inputs especially related to irritation and pain. In the present study, results obtained with trimethylamine (i.e., a plateau following by a sharp increase of unpleasantness ratings) is linked to the Steven's power law in which the curve representing the relationship between stimulus intensity and perceived intensity is similar to the one obtained in the present study. Besides, this result is consistent with those of Moskowitz et al.³⁵ showing a similar relationship between higher concentrations and perceived unpleasantness using another trigeminal odorant (cyclohexanone). Further research in this field should thereby consider the trigeminal component of odorant stimuli, especially with higher concentrations.

In the present work, the effect of sex and hunger level was investigated but no significant results were found. Indeed, no difference in IDTs and OHRs was observed between men and women, knowing that the sex ratio was unbalanced in the sample. Because of the well-established sex differences in human odor sensitivity and odor hedonic perception^{18,57}, this effect could be thoroughly examined in future research with a larger sample composed of a homogenous number of men and women. Likewise, no significant difference in hunger level was found between each odor session and participants hunger level had no influence on detection thresholds and OHRs at detection threshold and pure solution.

Some factors in the present study could be further investigated. First, three out of the four presented odor stimuli (i.e., durian, trimethylamine, and apple) corresponded to food related odors. In future research, it would be of interest to investigate the question of odor edibility as this is another relevant dimension in olfactory perception⁵⁸ which could have an impact on odor pleasantness. Similarly, odor familiarity was not considered and warrants further exploration. Indeed, experience with odors constitutes a major factor modulating olfactory perception and previous studies have reported a relationship between ratings of familiarity of a given odor and ratings of pleasantness^{59,60}. Moreover, no age effect was investigated in the present work insofar as all participants were students aged between 21 and 26. However, there is evidence that age can influence OHR^{11,12}. Thus, it would be interesting to examine the age effect on OHR in relation with IDT. Finally, it would be interesting to conduct the same study with a larger sample size to confirm the present findings and to investigate the age effect. From a methodological point of view, it must be noted that the inter-stimulus interval was not exactly the same within subjects and between subjects, which could induce sensory fatigue or habituation. Moreover, considering that a session lasted between 25 and 40 minutes, a possible sensory fatigue or habituation could have affected the results and must be studied in future investigations.

Taken together, these findings suggest a potential relationship between odor hedonic ratings and individual sensitivity. It could be considered in studies in this field as other classical well-known parameters listed in the introduction section⁶¹. Interestingly, when IDTs were considered, the variation of hedonic ratings for concentrations above the threshold was consistent among subjects suggesting a strong intrinsic correlation between odor intensity and hedonic ratings. Thus, it is highly probable that this relation was masked in most of studies by scores flexibility due to a methodological bias. It would be relevant to consider this fact in future research. For instance, a lot of works focused on the role of physicochemical properties of odorants and perceptual characteristics, especially the hedonic perception^{5,8} and experiments could examine this link at the light of the present findings. On the other hand, a lot of works investigated the odor hedonic dysfunctioning in several psychiatric disorders (depression, schizophrenia...) and neurodegenerative diseases (Parkinson's disease, Alzheimer disease...) and comparisons with control populations would undoubtedly offer more robustness to the results if individual sensitivity was also considered. Finally, insofar as the sensitivity for a subject can vary over time in relation to parameters such as age, physiological state, level of hunger, disease, medication... longitudinal studies could more closely explore the relationship between sensitivity and hedonic ratings. Overall, a better understanding of the relationship between sensitivity and hedonic ratings appears relevant because of the importance of odors perception in daily life and specifically the odor hedonic perception in relation to the quality of life.

Data availability

The datasets used and/or analyzed during the current study available from the corresponding author on reasonable request.

Received: 26 January 2022 Accepted: 25 October 2022

Published online: 02 November 2022

References

- Brand, G. *Discovering Odors* (Wiley, ISTE, 2020).
- Yeshurun, Y. & Sobel, N. An odor is not worth a thousand words: From multidimensional odors to unidimensional odor objects. *Annu. Rev. Psychol.* **61**, 219–241 (2010).
- Khan, R. M. *et al.* Predicting Odor Pleasantness from Odorant structure: Pleasantness as a reflection of the physical world. *J. Neurosci.* **27**, 10015–10023 (2007).
- Haddad, R., Medhanie, A., Roth, Y., Harel, D. & Sobel, N. Predicting Odor Pleasantness with an Electronic Nose. *PLoS Comput. Biol.* **6**, 1000740 (2010).
- Keller, A. *et al.* Predicting human olfactory perception from chemical features of odor molecules. *Science* **355**, 820–826 (2017).
- Kermen, F. *et al.* Molecular complexity determines the number of olfactory notes and the pleasantness of smells. *Sci. Rep.* **1** (2011).
- Keller, A. & Vosshall, L. B. Olfactory perception of chemically diverse molecules. *BMC Neurosci.* **17**, 55 (2016).
- Joussain, P., Chakirian, A., Kermen, F., Rouby, C. & Bensafi, M. Physicochemical influence on odor hedonics: Where does it occur first?. *Commun. Integr. Biol.* **4**, 563–565 (2011).
- Zarzo, M. Hedonic judgments of chemical compounds are correlated with molecular size. *Sensors* **11**, 3667–3686 (2011).
- Wang, J., Eslinger, P. J., Smith, M. B. & Yang, Q. X. Functional magnetic resonance imaging study of human olfaction and normal aging. *J. Gerontol. Ser. A Biol. Sci. Med. Sci.* **60**, 510–514 (2005).
- Joussain, P., Thevenet, M., Rouby, C. & Bensafi, M. Effect of aging on hedonic appreciation of pleasant and unpleasant odors. *PLoS ONE* **8** (2013).
- Vieillard, S. *et al.* Age differences in olfactory affective responses: evidence for a positivity effect and an emotional dedifferentiation. *Aging Neuropsychol. Cognit.* <https://doi.org/10.1080/13825585.2020.1799926> (2020).
- Doty, R. L. An examination of relationships between the pleasantness, intensity, and concentration of 10 odorous stimuli. *Percept. Psychophys.* **17**, 492–496 (1975).
- Doty, R. L., Green, P. A., Ram, C. & Yankell, S. L. Communication of gender from human breath odors: Relationship to perceived intensity and pleasantness. *Horm. Behav.* **16**, 13–22 (1982).
- Broman, D. A. & Nordin, S. Olfactory gender differences in sensation and perception. *Int. J. Psychophysiol.* **35**, 329 (2000).
- Seubert, J., Rea, A. F., Loughead, J. & Habel, U. Mood induction with olfactory stimuli reveals differential affective responses in males and females. *Chem. Senses* **34**, 77–84 (2009).
- Walsh-Messinger, J. *et al.* Sex differences in hedonic judgement of Odors in schizophrenia cases and healthy controls HHS public access. *Psychiatry Res.* **269**, 345–353 (2018).
- Bontempi, C., Jacquot, L. & Brand, G. Sex differences in Odor hedonic perception: An overview. *Front. Neurosci.* **15**, 1384 (2021).
- Delplanque, S. *et al.* Emotional processing of Odors: Evidence for a nonlinear relation between pleasantness and familiarity evaluations. *Chem. Senses* **33**, 469–479 (2008).
- Albrecht, J. *et al.* Olfactory detection thresholds and pleasantness of a food-related and a non-food odour in hunger and satiety. *Rhinology* **47**, 160–165 (2009).

21. Trellakis, S. *et al.* Ghrelin, leptin and adiponectin as possible predictors of the hedonic value of odors. *Regul. Pept.* **167**, 112–117 (2011).
22. Atanasova, B. *et al.* Olfactory anhedonia and negative olfactory alliesthesia in depressed patients. *Psychiatry Res.* **176**, 190–196 (2010).
23. Urban-Kowalczyk, M., Śmigielski, J. & Kotlicka-Antczak, M. Overrated hedonic judgment of odors in patients with schizophrenia. *CNS Neurosci. Ther.* **24**, 1156–1162 (2018).
24. Urban-Kowalczyk, M., Strzelecki, D., Śmigielski, J. & Kotlicka-Antczak, M. Odor perception and hedonics in chronic schizophrenia and in first episode psychosis. *Neuropsychiatr. Dis. Treat.* **15**, 647–654 (2019).
25. Mrochen, A. *et al.* From sweet to sweat: Hedonic olfactory range is impaired in Parkinson's disease. *Parkinsonism Relat. Disord.* **22**, 9–14 (2016).
26. Utz, K. S. *et al.* A multisensory deficit in the perception of pleasantness in Parkinson's disease. *J. Parkinson's Dis.* <https://doi.org/10.3233/JPD-212812> (2021).
27. Walsh-Messinger, J. *et al.* Impairments in odour detection and hedonic ratings of unpleasant smells in asymptomatic university students as SARS-Cov-2 emerged locally. *Eur. J. Neurosci.* **54**, 6256–6266 (2020).
28. Ferdenzi, C., Poncelet, J., Rouby, C. & Bensafi, M. Repeated exposure to odors induces affective habituation of perception and sniffing. *Front. Behav. Neurosci.* **8**, 1–10 (2014).
29. Han, P., Penzler, M., Jonathan, W. & Hummel, T. Frequent minty chewing gum use is associated with increased trigeminal sensitivity: An fMRI study. *Brain Res.* <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2020.146663> (2020).
30. Ayabe-Kanamura, S., Kikuchi, T. & Saito, S. Effect of verbal cues on recognition memory and pleasantness evaluation of unfamiliar odors. *Percept. Mot. Skills* **85**, 275–285 (1997).
31. Djordjevic, J. *et al.* A rose by any other name: Would it smell as sweet?. *J. Neurophysiol.* **99**, 386–393 (2008).
32. Frasnelli, J., Ungeremann, M. & Hummel, T. Ortho- and retronasal presentation of olfactory stimuli modulates Odor percepts. *Chemosens. Percept.* **1**, 9–15 (2008).
33. Arshamian, A. *et al.* The perception of odor pleasantness is shared across cultures. *Curr. Biol.* **32**, 2061–2066 (2022).
34. Oleszkiewicz, A. *et al.* Hedonic perception of odors in children aged 5–8 years is similar across 18 countries: Preliminary data. *Int. J. Pediatr. Otorhinolaryngol.* **157**, 111129 (2022).
35. Moskowitz, H. R., Dravnieks, A. & Klarman, L. A. Odor intensity and pleasantness for a diverse set of odorants. *Percept. Psychophys.* **19**, 122–128 (1976).
36. Distel, H. *et al.* Perception of everyday Odors: Correlation between intensity, familiarity and strength of hedonic judgement. *Chem. Senses* **24**, 191–199 (1999).
37. Moss, A. G., Miles, C., Eyles, J. V. & Johnson, A. J. Odorant normative data for use in olfactory memory experiments: Dimension selection and analysis of individual differences. *Front. Psychol.* **7** (2016).
38. Li, J., Zou, K., Li, W., Wang, G. & Yang, W. Olfactory characterization of typical odorous pollutants part I: Relationship between the hedonic tone and Odor concentration. *Atmosphere* **10**, 524 (2019).
39. Sollai, G., Tomassini Barbarossa, I., Usai, P., Hummel, T. & Crnjar, R. Association between human olfactory performance and ability to detect single compounds in complex chemical mixtures. *Physiol. Behav.* **217**, 112820 (2020).
40. Jacquot, L., Millot, J.-L. & Paillard, A. C. Assessment of olfactory perception in individuals with motion sickness. *Aerospace Med. Human Perform.* **84**, 1–6 (2018).
41. Peng, M., Potterton, H., Chu, J. T. W. & Glue, P. Olfactory shifts linked to postpartum depression. *Sci. Rep.* **11**, 14947 (2021).
42. Liu, Y. *et al.* A network model of affective odor perception. *PLoS ONE* **15**, e0236468 (2020).
43. Hummel, T., Sekinger, B., Wolf, S. R., Pauli, E. & Kobal, G. 'Sniffin' sticks' Olfactory performance assessed by the combined testing of odor identification, odor discrimination and olfactory threshold. *Chem. Senses* **22**, 39–52 (1997).
44. Oleszkiewicz, A. *et al.* Global study of variability in olfactory sensitivity. *Behav. Neurosci.* **134**, 394–406 (2020).
45. Nováková, L. M., Plotěná, D., Roberts, S. C. & Havlíček, J. Positive relationship between odor identification and affective responses of negatively valenced odors. *Front. Psychol.* **6** (2015).
46. Stancak, A. *et al.* Unpleasant odors increase aversion to monetary losses. *Biol. Psychol.* **107**, 1–9 (2015).
47. Ferdenzi, C. *et al.* Variability of affective responses to odors: Culture, gender, and olfactory knowledge. *Chem. Senses* **38**, 175–186 (2013).
48. Pichon, A. M. *et al.* Sensitivity of physiological emotional measures to Odors depends on the product and the pleasantness ranges used. *Front. Psychol.* **6**, 1821 (2015).
49. Ferdenzi, C. *et al.* Affective dimensions of odor perception: A comparison between swiss, British, and singaporean populations. *Emotion* **11**, 1168–1181 (2011).
50. Luisier, A.-C. *et al.* Odor perception in children with autism spectrum disorder and its relationship to food neophobia. *Front. Psychol.* **6**, 1830 (2015).
51. Leonardos, G., Kendall, D. & Barnard, N. Odor threshold determinations of 53 Odorant chemicals. *J. Air Pollut. Control Assoc.* **19**, 91–95 (1969).
52. Devos, M., Patte, F., Rouault, J., Laffort, P. & Gemert, L. J. V. *Standardized Human Olfactory Thresholds* (Oxford University Press, Oxford, 1990).
53. Rabin, M. D. & Cain, W. S. Determinants of measured olfactory sensitivity. *Percept. Psychophys.* **39**, 281–286 (1986).
54. Stevens, J. C., Cain, W. S. & Burke, R. J. Variability of olfactory thresholds. *Chem. Senses* **13**, 643–653 (1988).
55. Brand, G. Olfactory/trigeminal interactions in nasal chemoreception. *Neurosci. Biobehav. Rev.* **30**, 908–917 (2006).
56. Licon, C. C., Manesse, C., Dantec, M., Fournel, A. & Bensafi, M. Pleasantness and trigeminal sensations as salient dimensions in organizing the semantic and physiological spaces of odors. *Sci. Rep.* **8**, 8444 (2018).
57. Sorokowski, P. *et al.* Sex differences in human olfaction: A meta-analysis. *Front. Psychol.* **10**, 242 (2019).
58. Zarzo, M. Psychologic dimensions in the perception of everyday Odors: Pleasantness and edibility. *J. Sens. Stud.* **23**, 354–376 (2008).
59. Royet, J. P. *et al.* Functional anatomy of perceptual and semantic processing for odors. *J. Cogn. Neurosci.* **11**, 94–109 (1999).
60. Sulmont, C., Issanchou, S. & Köster, E. P. Selection of odorants for memory tests on the basis of familiarity, perceived complexity, pleasantness, similarity and identification. *Chem. Senses* **27**, 307–317 (2002).
61. Bierling, A. L., Croy, I., Hummel, T., Cuniberti, G. & Croy, A. Olfactory perception in relation to the physicochemical odor space. *Brain Sci.* **11**, 563 (2021).

Author contributions

B.C., J.L. and B.G. wrote the main manuscript text and prepared all figures. All authors reviewed the manuscript. Sincerely.

Competing interests

The authors declare no competing interests.

Additional information

Correspondence and requests for materials should be addressed to C.B.

Reprints and permissions information is available at www.nature.com/reprints.

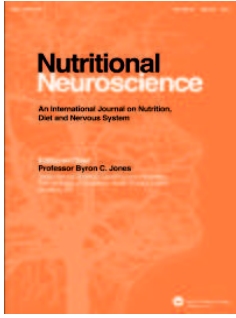
Publisher's note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

© The Author(s) 2022

Annexe 6 : Bontempi C, Jacquot L et Brand G. 2022. Diet and odor hedonic ratings: comparative study between vegetarians, flexitarians, and omnivores. Nutritional Neuroscience.



Nutritional Neuroscience

An International Journal on Nutrition, Diet and Nervous System

ISSN: (Print) (Online) Journal homepage: <https://www.tandfonline.com/loi/ynns20>

Diet and odor hedonic ratings: comparative study between vegetarians, flexitarians, and omnivores

Charlotte Bontempi, Laurence Jacquot & Gérard Brand

To cite this article: Charlotte Bontempi, Laurence Jacquot & Gérard Brand (2022): Diet and odor hedonic ratings: comparative study between vegetarians, flexitarians, and omnivores, *Nutritional Neuroscience*, DOI: [10.1080/1028415X.2022.2145425](https://doi.org/10.1080/1028415X.2022.2145425)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/1028415X.2022.2145425>



© 2022 The Author(s). Published by Informa UK Limited, trading as Taylor & Francis Group



Published online: 17 Nov 2022



Submit your article to this journal [↗](#)



Article views: 726



View related articles [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)

Diet and odor hedonic ratings: comparative study between vegetarians, flexitarians, and omnivores

Charlotte Bontempi^a, Laurence Jacquot^a and Gérard Brand^b

^aLaboratoire de Recherches Intégratives en Neurosciences et Psychologie Cognitive – UR481, University of Franche-Comté, 25000 Besançon, France; ^bCSGA Centre des Sciences du Gout et de l'Alimentation, University of Franche-Comté, 21000 Dijon, France

ABSTRACT

Objectives: Odor hedonic perception is well known to exhibit great variability and to depend on several parameters, i.e. stimulus, context, and subject characteristics. As hedonic perception (pleasant/unpleasant character) of food odors is considered one of the most prominent dimensions in eating behavior, the question of hedonic variability in this context arises. Thus, the aim of the present study was to compare odor hedonic ratings in three populations with regard to diet (i.e. omnivore, vegetarian, and flexitarian diets). **Methods:** Four categories of odors were compared: meat, vegetable, other food, and non-food odors. **Results:** The results showed that vegetarian and flexitarian individuals rated meat odors as more unpleasant than omnivores, while no significant difference was found for other categories of odors. **Discussion:** The question of whether the diet influences the hedonic perception or/and inversely is discussed, regarding several aspects of food consumption such as eating disorders, food education, ... and could further serve to manage eating behaviors.

Practical applications: This study evidenced that vegetarians and flexitarians specifically rated meat odors as being more unpleasant than those of omnivores. Because of the growing number of vegetarians and flexitarians in the general population, it could be suggested to take into account the odor hedonic perception (especially regarding food odors) in studies related to diets. Besides, the present results could further serve research in several aspects of food consumption such as eating disorders (anorexia, bulimia ... etc.) or food education as well as the management of eating behaviors, especially in an elderly population.

KEYWORDS

Odor; Hedonic rating; Pleasantness; Odor intensity; Diet; Vegetarian; Flexitarian; Omnivore

1. Introduction

Chemical senses are crucial in the animal kingdom and are involved in a large variety of adaptative behaviors such as predators avoidance, mates selection, and foraging. In humans, the sense of smell plays an important role in many adaptative behaviors, especially eating behavior [1]. Nevertheless, olfactory perception appears as a complex and multidimensional process, partly due to the salient affective dimension of odors. Indeed, odor hedonic perception is considered the first and most prominent response following olfactory stimulation [2]. Odor hedonic perception is well known to exhibit great variability and to depend on several parameters. Some parameters are related to the olfactory stimulus such as concentration/intensity [3,4], familiarity and stimulating/relaxing properties [5], odorant structure [6,7], and molecular complexity [8]. Other factors are more related to the context such as repeated

exposures [9], stimulus pathway [10], or verbal influence [11]. Odor hedonic ratings also appear to depend on individual characteristics such as age [12,13], sex [14], and specific diseases such as depressive disorders [15], schizophrenia [16], or Parkinson's disease [17]. Additionally, it has been shown that subject's physiological state participates in the variability of odor hedonic ratings. For example, some studies highlighted that hormonal state, especially in women, played a significant role in odor hedonic perception. Thus, in the 1990s, it was demonstrated that women in the ovulatory phase rated androstenone odorant as being more pleasant, whereas the hedonic ratings of nicotine and phenylethyl alcohol did not change in the course of the cycle [18]. In another way, pregnant women rated the odors 'rum', 'cigarette' and 'coffee' as more aversive than non-pregnant women [19]. In the field of odor hedonic variability related to food intake, hunger/satiety state is

CONTACT Charlotte Bontempi  charlotte.bontempi@edu.univ-fcomte.fr  Laboratoire de Recherches Intégratives en Neurosciences et Psychologie Cognitive – UR481, University of Franche-Comté, 25000 Besançon, France

© 2022 The Author(s). Published by Informa UK Limited, trading as Taylor & Francis Group
This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>), which permits non-commercial re-use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited, and is not altered, transformed, or built upon in any way.

undoubtedly the main physiological parameter. For instance, food odors are perceived to be more pleasant before compared to after a meal [20,21]. Jointly, changes in odor hedonic ratings are found in eating disorders such as anorexia. Anorexic patients rated food odor (iso-amyl acetate) as being less pleasant than healthy controls, although no difference was observed in the case of non-food odor (n-butanol) [22]. Similarly, a study investigated whether a patient with anorexia presented modifications of hedonic responses to food cues (liking) and of the desire to eat foods (wanting) as a function of their motivational state (hunger vs satiety) and energy density of foods (high vs low) [23]. Specifically, data showed that odors with high energy density were rated less pleasant just before a meal compared to healthy controls. Furthermore, the relationship between odor hedonic ratings and body mass index (BMI) is not clear. In the late 1970s, Thompson et al. [24] indicated that normal-weight and obese subjects did not differ in hedonic response to sucrose (taste) and benzaldehyde (odor). However, a recent functional Magnetic Resonance Imagery (fMRI) study showed an increased activation in the primary olfactory cortex, especially in the piriform cortex, in relation to the increase of BMI during hedonic rating of food odors [25]. Besides, a positive association between BMI and the ability to image odors and foods (mental representations) has been found [26]. Surprisingly, although studies focused on the influence of different parameters on odor hedonic perception, no specific studies have really taken into account the impact of food diet on pleasantness/unpleasantness ratings, especially with respect to food and non-food odors.

In recent years, public concern for animal welfare, and animal and environmental protection is rising [27]. In this context, more and more individuals modify their food behavior habits and convert to other diets such as vegetarian and flexitarian diets. In addition to animal welfare and environmental protection, health benefit is also frequently mentioned. Some positive health effects of a vegetarian/flexitarian food diet have been described: reduction of body weight and increase of postprandial metabolism and insulin sensitivity [28], decreased risk of cataracts, especially in people with overweight [29], lower risk of prostate cancer [30], and lower anxiety scores [31]. Moreover, a plant-based diet was related to better performance in memory and executive function in older adults [32]. Conversely, other negative effects have also been pointed out such as lower energy intake [33], vitamin B12 deficiency [34], lower levels of iron inducing an increased risk of developing anemia [35], or a rise of homocysteine levels [36].

As the number of vegetarians and flexitarians is constantly growing [37], it seems relevant to investigate

affective responses to food in these populations compared to omnivores. In this field, studies demonstrated that picture subjective ratings were significantly different between vegetarian and omnivore individuals [38–41]. Stockburger et al. [38] examined affective responses to images with event-related potentials (ERPs) in 12 vegetarians and 12 omnivores and showed that vegetarians assessed meat dishes as negative. Moreover, the same pictures elicited enlarged Late Positive Potential (LPPs) over posterior regions in vegetarians compared to omnivores. Giraldo et al. [40] investigated the cognitive reappraisal during exposure to vegetarian (e.g. vegetables, fruits) and nonvegetarian food pictures (meat and fish dishes) in 24 vegetarians and 21 omnivores with ERPs and subjective measures. The results indicated discrepancies in subjective data (e.g. desire to eat, pleasantness ...) but no group difference in any of the ERP measures. The authors concluded that vegetarians and omnivores participants presented similar neural processing of food pictures. Another study [39] recorded affective and physiological responses induced by food pictures presentation in 40 vegetarians and 45 omnivores. The results showed that vegetarians and omnivores had similar physiological responses for all food pictures, including meat or fish pictures, but presented significant differences in subjective ratings. Specifically, meat and fish pictures elicited a lower desire to eat, lower pleasantness, and lower arousal in vegetarians compared to omnivores. These data were corroborated by the results of a similar study on the women population (21 vegetarians and 21 omnivores) [41]. Vegetarian women assessed non-vegetarian food pictures (i.e. meat, and meat dishes) as less pleasant compared to omnivore women.

In recent years, the flexitarian diet, also known as the semi-vegetarian diet, appears in society and scientific literature. A flexitarian diet is mainly adopted by young adults, probably due to life transitions (e.g. moving away from home and going to university) [42]. According to the Oxford English Dictionary, the flexitarian term is a mixture of 'flexible' and 'vegetarian,' and refers to individuals following a primary, but not strict, vegetarian diet, with occasional consumption of meat or fish. In scientific literature, the definition of a flexitarian diet varies between studies [43]. Indeed, some authors indicate that participants restrict the intake of red meat [44], while others restrict the intake of fish [45]. In other cases, flexitarians consume dairy products and/or eggs and meat (red meat and poultry ≥ 1 time/month and < 1 time/week) [46]. Other authors define a flexitarian diet as consuming red meat, poultry, or fish no more than once a week [33]. Thus, the best consensus about the definition of flexitarian should be

that these individuals reduce their meat and fish intake with an average consumption of less than once a week. Regarding the flexitarian diet, most of the studies focus on the health effects, and so far, no studies have been conducted on the affective responses induced by chemical cues, i.e. visual, semantic, and especially by food and non-food odors, in flexitarians.

Based on the global findings regarding hedonic ratings of food pictures [38–41], it seems relevant to assess hedonic ratings of food odors. Thus, the aim of the present study was to compare odor hedonic ratings of food and non-food odors in three populations, i.e. vegetarian, flexitarian, and omnivore participants.

2. Materials and methods

2.1. Participants

Sixty participants aged between 18 and 30 years took part in this study. All participants were undergraduate students from the University of Franche-Comté (France). They were only female to minimize gender effects (for a review, see Bontempi et al., 2021). Based on other studies (e.g. Giraldo et al. 2019), only vegetarians and flexitarians following this diet for at least one year were kept in the study. Participants were divided into three groups based on their food diet: vegetarians ($N = 20$, mean age = 22.8 years, $SD = 3.86$; mean number of years in the diet = 8.25 years, $SEM = 2.13$), flexitarians ($N = 20$, mean age = 20.55 years, $SD = 2.44$; mean number of years in the diet = 5.25 years, $SEM = 1.52$), and omnivores ($N = 20$, mean age = 20.15 years, $SD = 2.18$; mean number of years in the diet = 20.15 years, $SEM = 0.43$).

All reported normal smell sensitivity, i.e. none of them had a history of nasal/sinus disease, extensive exposure to chemicals with potential toxicity (including cigarette smoke), or long-term medical treatment. Besides, none of the participants reported having any medical conditions, including those associated with eating disorders such as anorexia or bulimia. All participants completed a questionnaire with personal/demographic and eating habits information, including questions about their food diet: ‘What type of diet do you follow?’, ‘For how long?’ and ‘For which reasons do you follow this diet?’.

There are no rigorous consensus criteria for being considered vegetarian, flexitarian, or omnivore. However, in the present study, vegetarians did not eat meat or fish, flexitarians eat meat or fish seldom (i.e. once per week or less) and omnivores consumed meat and fish without any restriction (i.e. several times per week to several times a day). Most vegetarians reported

moral and ethical reasons for choosing this diet (30% for both environment and animal welfare and protection, 40% for ethical concerns, 15% for both overconsumption and disgust for meat, and 10% for health reasons). In flexitarians, the same keywords were reported (30% for both environment and animal welfare and protection, 20% for disgust for meat, 15% for both overconsumption and health reasons, and 10% for both ethical concerns and desire). In omnivore participants, all reported choosing this diet because it has been their diet since their birth.

The study was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki-Hong Kong and the study design was approved by the Human Protection Committee East Area II (Besançon, France). Each participant gave her written informed consent before inclusion in the study and a random number was assigned to each participant upon arrival.

2.2. Stimuli

Twelve odorants were selected based on their quality (food or no food odors) and category (meat, vegetables, non-food, and other food except meat and vegetables). Ten participants, different from the present study, were asked to associate each odor with one of the four specific categories. Meat odors were Bacon (Meilleurduchef®, France), Veal (Laboetgato®, France), and Beef ‘pot au feu’ (Laboetgato®, France). Vegetable odors were Celery (Culinaide®, France), Fennel (Meilleurduchef®, France), and Asparagus (Culinaide®, France). Other food odors were ‘Roquefort’ (Meilleurduchef®, France), Coffee (Meilleurduchef®, France), and Chocolate (Meilleurduchef®, France). Non-food odors were Smoke (Meilleurduchef®, France), Gasoline (‘sans Plomb 95’), and Glue (Scotch®, 30 ml). For each odorant, 6 ml was placed in a 30 mL amber glass bottle for the stimulus presentation and evaluation.

2.3. Odor affective ratings

Participants sat on a chair in a quiet and well-ventilated room and rated hedonicity, intensity, and edibility of odors. The hedonic rating was evaluated using a visual analog scale from -9 to $+9$ (‘extremely unpleasant’ to ‘extremely pleasant’). The intensity and edibility ratings were evaluated using visual analog scales from 0 to $+9$ (‘not intense/not edible’ to ‘extremely intense/extremely edible’). The experimenter presented the twelve odors one by one in a randomized order. According to recent studies on odor hedonic ratings [5,13], the time interval between each odor presentation corresponded to the time required to complete the three scales (around

2 min). During the experiment, participants were not informed of the odor names and categories.

2.4. Procedure

The experiment was carried out in a quiet and well-ventilated room located at the University of Franche-Comté. Upon arrival, participants were invited to give their written informed consent and to fill out demographic (age, sex, diseases, etc.) and a questionnaire of eating habits. After verbal instructions on the procedure, odorants were presented one by one and in randomized order, to each participant.

Participants were asked not to consume any food or drink (except water) at least two hours before the experiment to minimize the satiety state effect on olfactory tests [20]. The experimenter obtained verbal confirmation that participants followed all testing day requirements (breakfast was the last meal). All participants performed the test in one session between 9:30 am and 11:30 am and the session test lasted 30 min on average.

The experimental room was ventilated 15 min before each participant. This experiment was conducted with the application of local health measures to combat the SARS-CoV-2 pandemic. Participants did not receive monetary compensation. The purpose of the study was revealed to each participant after their participation.

2.5. Data analysis

Data on odor hedonic, intensity, and edibility ratings were analyzed with Statistica® software (version 13) for each diet and each odor, using ANOVAs and Spearman correlations. Post-hocs were realized using Fisher tests. A significant difference was considered for $p < 0.05$ and the non-significant results are noted as NS.

3. Results

To test whether vegetarians, flexitarians, and omnivores experienced odor categories differently or experienced only specific odor categories differently, ANOVAs were conducted on odor hedonic, intensity, and edibility ratings with diet (vegetarians, flexitarians, and omnivores) as the between-subjects factor and odor category (meat odor, vegetable odors, other food odors, and non-food odors) as the within-subjects factor. Moreover, independently of the diet, ANOVAs were conducted on odor ratings with *Odor* factor for odors within the same category (e.g. in the vegetable odors category, *Odor* factor was the name of three odors, i.e. Fennel, Asparagus, and Celery) for each odor category (meat odor, vegetable odors, other food odors, and non-food odors).

3.1. Odor hedonic ratings

Hedonic ratings of meat odors were influenced by the participant's diet. Indeed, the main effect of the *Diet* factor was demonstrated ($F_{(2,118)} = 10.35$; $p < 0.001$). Thus, vegetarian and flexitarian participants rated meat odors as being more unpleasant than omnivore participants (vegetarians vs. omnivores: $p < 0.001$; flexitarians vs. omnivores: $p < 0.001$) (Figure 1). However, no hedonic rating difference was highlighted between vegetarian and flexitarian participants.

There was no main effect of *Diet* factor for vegetable odors ($F_{(2,118)} = 0.89$; NS), other food odors ($F_{(2,118)} = 0.29$; NS), and non-food odors ($F_{(2,118)} = 0.11$; NS).

There was no main effect of the *Odor* factor for meat odors ($F_{(2,118)} = 0.03$; NS) and for non-food odors ($F_{(2,118)} = 2.21$; NS). Nonetheless, the main effect of the *Odor* factor was demonstrated for vegetable odors ($F_{(2,118)} = 10.98$; $p < 0.001$) and other food odors ($F_{(2,118)} = 63.01$; $p < 0.001$) (Figure 2).

No interaction was found between the participant's diet and odors in each odor category.

3.2. Odor intensity ratings

Intensity ratings of meat odors were influenced by the participant's diet. Indeed, statistical analysis shows the main effect of *Diet* factors on odor intensity ratings for meat odors ($F_{(2,118)} = 4.12$; $p < 0.05$) (Figure 3). Fisher *post-hoc* tests indicate that vegetarians rated meat odor as being more intense than omnivores ($p < 0.01$), but no significant difference was observed between flexitarians and omnivores. A tendency was found between vegetarians and flexitarians ($p = 0.051$), suggesting that flexitarians tend to rate meat odor as being less intense than vegetarians.

There was no main effect of *Diet* factor for vegetable odors ($F_{(2,118)} = 0.44$; NS), other food odors ($F_{(2,118)} = 2.86$; NS), and non-food odors ($F_{(2,118)} = 2.46$; NS).

No main effect of the *Odor* factor was found for meat odors ($F_{(2,118)} = 2.94$; NS) and vegetable odors ($F_{(2,118)} = 1.94$; NS). However, the main effect of the *Odor* factor was demonstrated for other food odor ($F_{(2,118)} = 5.86$; $p < 0.01$) and non-food odor ($F_{(2,118)} = 4.53$; $p < 0.05$) categories (Figure 4).

No interaction was found between the participant's diet and odors in each odor category.

3.3. Odor edibility ratings

No main effect of the *Diet* factor was found in each odor category suggesting that vegetarians, flexitarians, and omnivores did not differ in edibility ratings on meat,

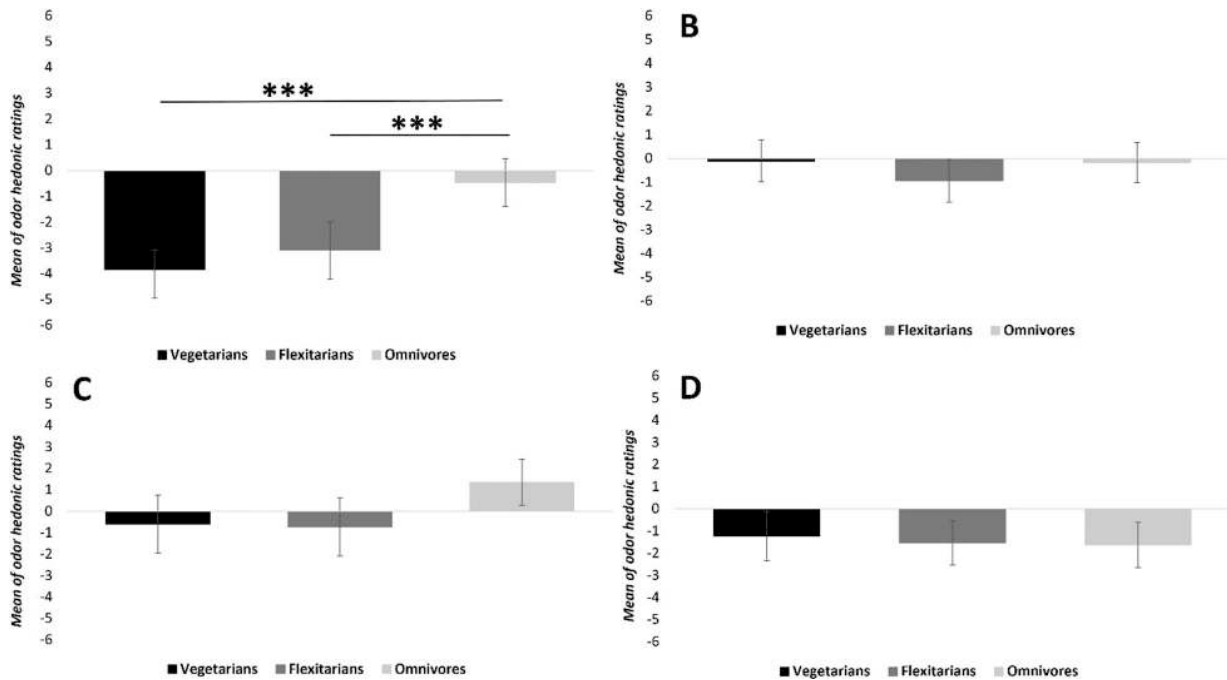


Figure 1. Mean (and SEM) of odor hedonic ratings for meat odor (A), vegetable odors (B), other food odors (C), and non-food odors (D), in each diet. Error bars correspond to the standard error of the mean (SEM). Odor hedonic ratings were rated on a visual analogic scale from -9 to $+9$. Significant differences were noted using * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

vegetables, other food, and non-food odor categories (Figure 5).

No main effect of the *Odor* factor was shown in the meat ($F_{(2,118)} = 0.15$; NS) and vegetable odor ($F_{(2,118)} = 2.28$; NS) categories. Nevertheless, there was a main effect of the *Odor* factor in other food odor ($F_{(2,118)} = 44.09$; $p < 0.001$) and non-food odor ($F_{(2,118)} = 16.92$; $p < 0.001$) categories (Figure 6).

No interaction was found between participants' diet and odors in each odor category.

3.4. Correlations

Data on correlations are displayed in Table 1.

For all diets, no correlation was found between hedonicity and intensity (except for meat odor in flexitarian diet, $p < 0.01$) and between intensity and edibility (except for non-food odors in omnivore diet, $p < 0.001$). However, many correlations were observed between hedonicity and edibility in all diets and for several odor categories. Specifically, positive correlations were found for meat odors and other food odors categories in each diet, suggesting that odor hedonic ratings increase with odor edibility ratings (vegetarians: meat odors, $p < 0.01$ and other food odors, $p < 0.001$; flexitarians: meat odors, $p < 0.001$ and other food odors, $p < 0.001$; omnivores: meat odors, $p < 0.01$, and other food odors, $p < 0.001$). Thus, more meat and

other food odors are rated as being pleasant, and more of these odors are rated as edible. The same data were observed only in vegetarians for vegetable odors ($p < 0.01$).

4. Discussion

This present study aimed to compare odor hedonic ratings of food and non-food odors in three different diets, i.e. vegetarian, flexitarian, and omnivore participants. Our findings highlighted a higher aversion toward meat odors in vegetarian and flexitarian participants, compared to omnivores. Indeed, odor hedonic ratings of vegetables, other food, and non-food odor categories are similar between the three diets, although omnivores rated other food odors as being slightly pleasant compared to vegetarians and flexitarians who rated them slightly unpleasant. Meat odors, although being perceived as unpleasant in all diets, were significantly rated as more unpleasant in vegetarians and flexitarians than in omnivores, regardless of the meat odor type (i.e. Bacon, Beef 'pot au feu' or Veal). Moreover, no difference was observed between vegetarians and flexitarians. Regardless of the diet, in the same odor category, an odor effect was found. Thus, some odors were rated more pleasant/unpleasant than others. This was the case in vegetable and other food odor categories. For example, in the vegetable category, Fennel was

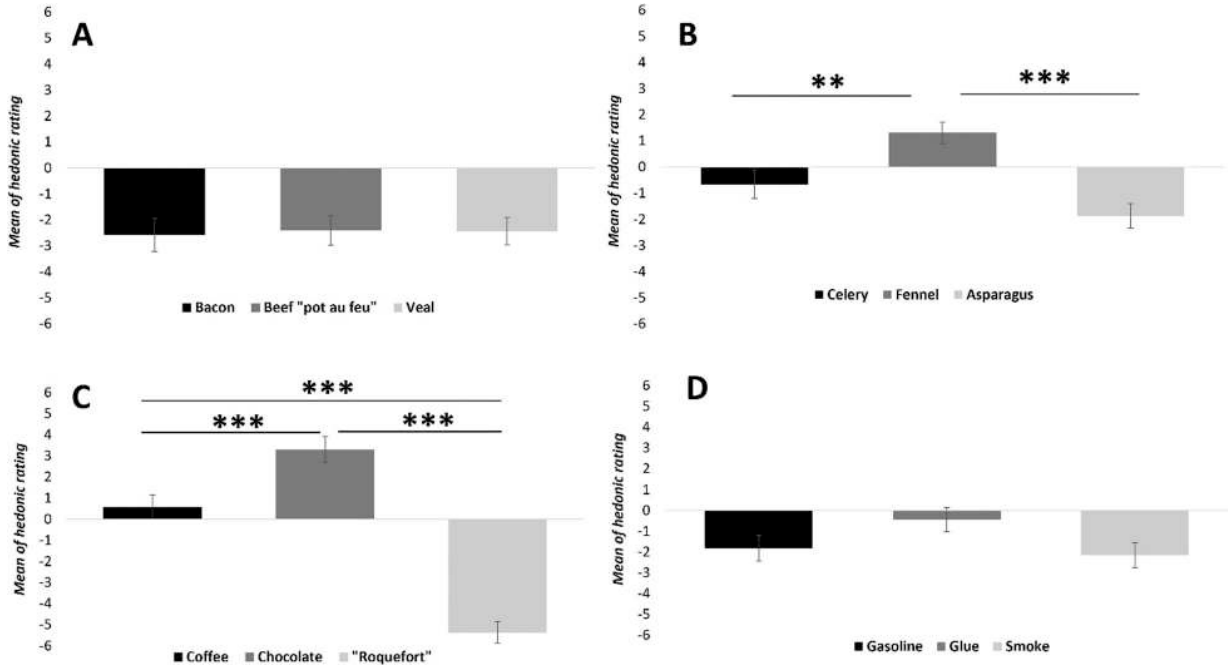


Figure 2. Mean (and SEM) of odor hedonic ratings for meat odor (A), vegetable odors (B), other food odors (C), and non-food odors (D), independently of diet. Error bars correspond to the standard error of the mean (SEM). Odor hedonic ratings were rated on a visual analogic scale from -9 to +9. Significant differences were noted using * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

significantly rated as being more pleasant than Asparagus and Celery and it was the only odor perceived as pleasant with a positive hedonic score. In the same

way, in other food odor categories, the Chocolate odor is rated with a positive hedonic score, Coffee is rated with a neutral hedonic score, and 'Roquefort' is rated

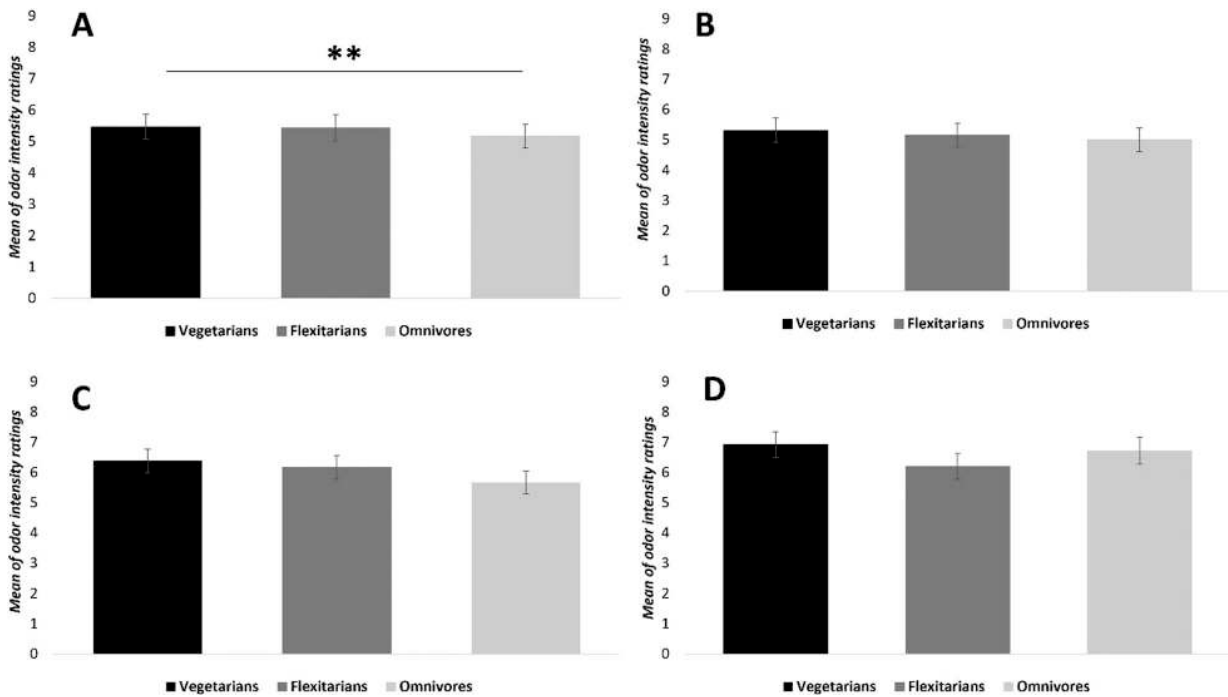


Figure 3. Mean (and SEM) of odor intensity ratings for meat odor (A), vegetable odors (B), other food odors (C), and non-food odors (D), in each diet. Error bars correspond to the standard error of the mean (SEM). Significant differences were noted using * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

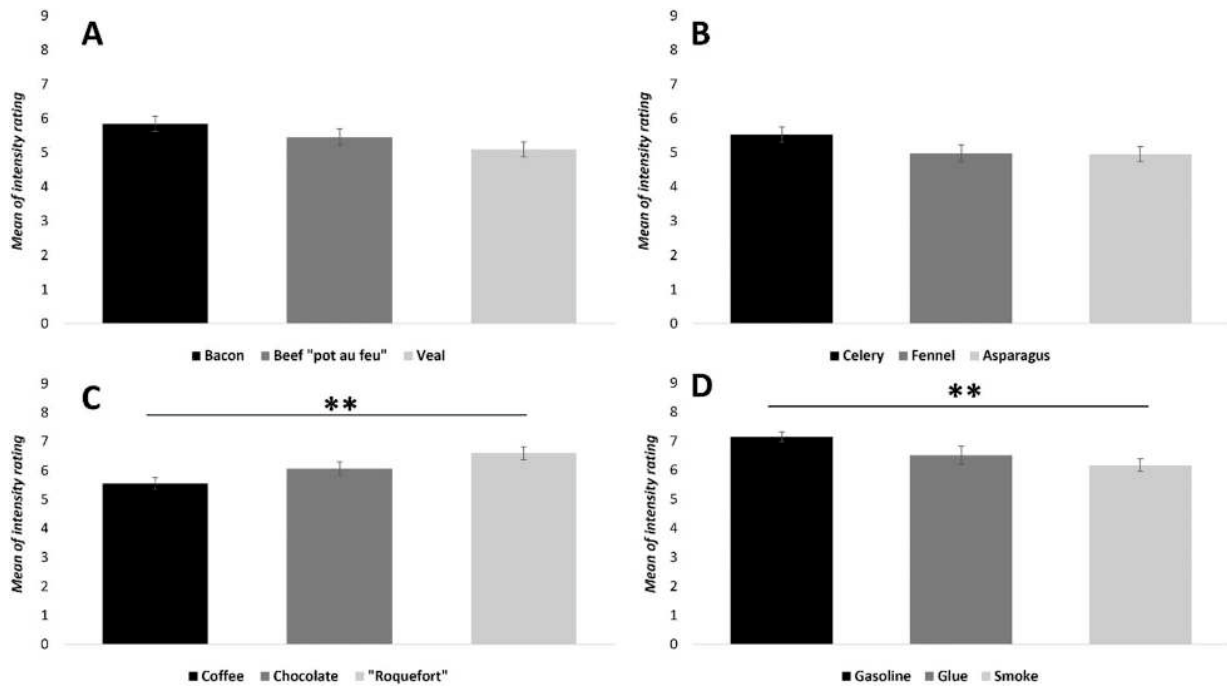


Figure 4. Mean (and SEM) of odor intensity ratings for meat odor (A), vegetable odors (B), other food odors (C), and non-food odors (D), independently of diet. Error bars correspond to the standard error of the mean (SEM). Significant differences were noted using * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

with a negative hedonic score, independently of the diet. However, no difference was obtained for meat odors: Bacon, Beef 'pot au feu', and Veal are perceived as unpleasant whatever the diet. This suggests a homogeneity in hedonic ratings of meat odors compared to vegetable odors or other food odor categories. For intensity ratings, it has been shown that only vegetarians rate meat odors as being more intense than omnivores. No diet effect was found for edibility ratings for all odor categories in all diets suggesting that diet does not influence edibility ratings for any odor category.

Concerning correlations, hedonicity and edibility for meat and other food odors were related in each diet. No correlation was found for the non-food odor category in each diet between hedonicity and edibility ratings. No correlation was found between hedonicity and intensity and between intensity and edibility. In light of these data, it can be possible to conclude that odors' hedonic ratings for all odor categories do not relate to the intensity, which reinforces previous data obtained in hedonic rating scores for meat odors. In other words, it is not because vegetarians perceived meat odors as being very intense that they rated meat odors as being very unpleasant. Nevertheless, vegetarians and flexitarians rated meat odors as being more unpleasant than omnivores, probably because they find that meat odors are less edible than omnivores. Similar data were obtained for other food odor categories in each diet too.

The present findings are in accordance with previous studies on affective responses to food pictures in vegetarians and omnivores. Indeed, Knight et al. [41], demonstrated that vegetarian women assessed non-vegetarian food pictures (i.e. meat and meat dishes) as less pleasant than omnivore women. Moreover, Anderson et al. [39] and Giraldo et al. [40], showed that meat and fish pictures elicited a lower desire to eat, lower pleasantness, and lower arousal in vegetarians than omnivores. They also noted no differences in physiological (heart rate, facial electromyography activity, and electrodermal activity) and electrophysiological (event-related potentials) responses between vegetarians and omnivores and suggested that vegetarians experienced meat pictures as being unpleasant because that is consistent with their personal beliefs. If this seems consistent for studies using picture presentation this explanation is probably more complex in the case of odors. Indeed, in the present study, participants smelt the different odors without any information on the name or source, to avoid the label effect on odor hedonic ratings [11,47]. Consequently, odors smelt are not necessarily identified by participants contrary to pictures. This implies that the higher aversion toward meat odors stimuli in vegetarians and flexitarians could be related to unconscious processes, beyond their personal beliefs.

Other works also explain that implicit attitudes toward meat and vegetables are different between vegetarians and omnivores [48]. Data obtained from the

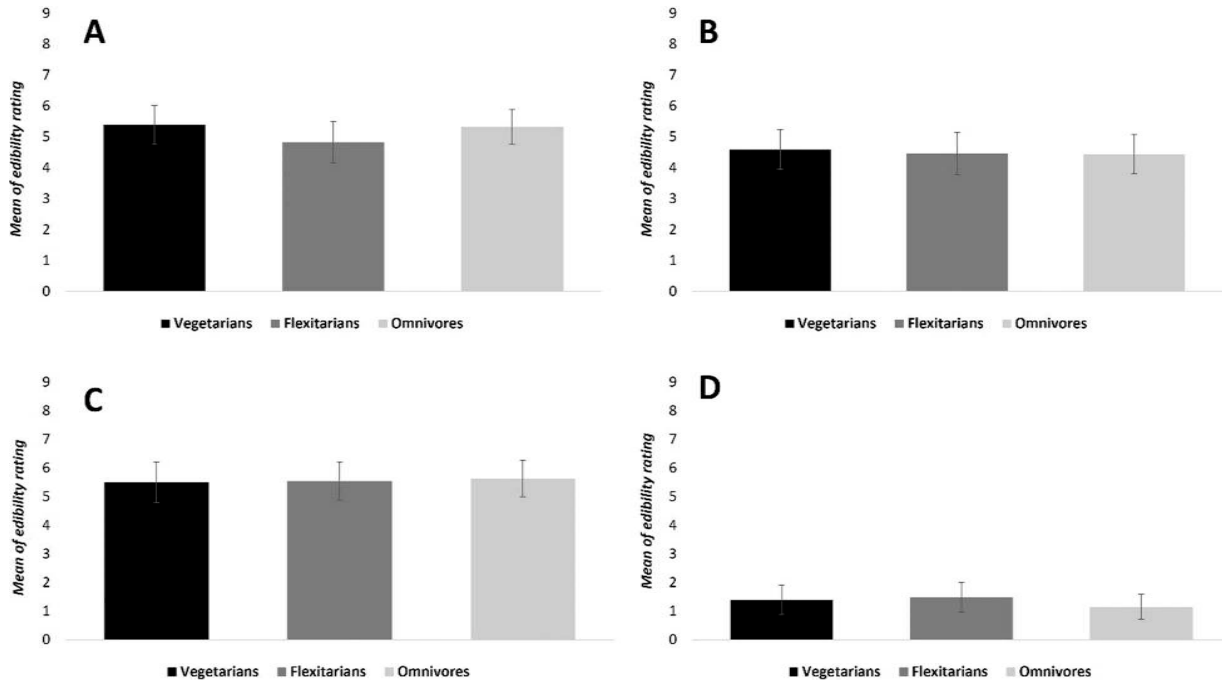


Figure 5. Mean (and SEM) of odor edibility ratings for meat odor (A), vegetable odors (B), other food odors (C), and non-food odors (D), in each diet. Error bars correspond to the standard error of the mean (SEM). Significant differences were noted using $*p < 0.05$; $**p < 0.01$; $***p < 0.001$.

Implicit Association Test (IAT) and a pictorial version of the Extrinsic Affective Simon Task (EAST) revealed that implicit attitudes toward vegetables, compared to

implicit attitudes toward meat, were more positive in vegetarians than in omnivores. In the present study, a difference in vegetable odors' hedonic ratings could

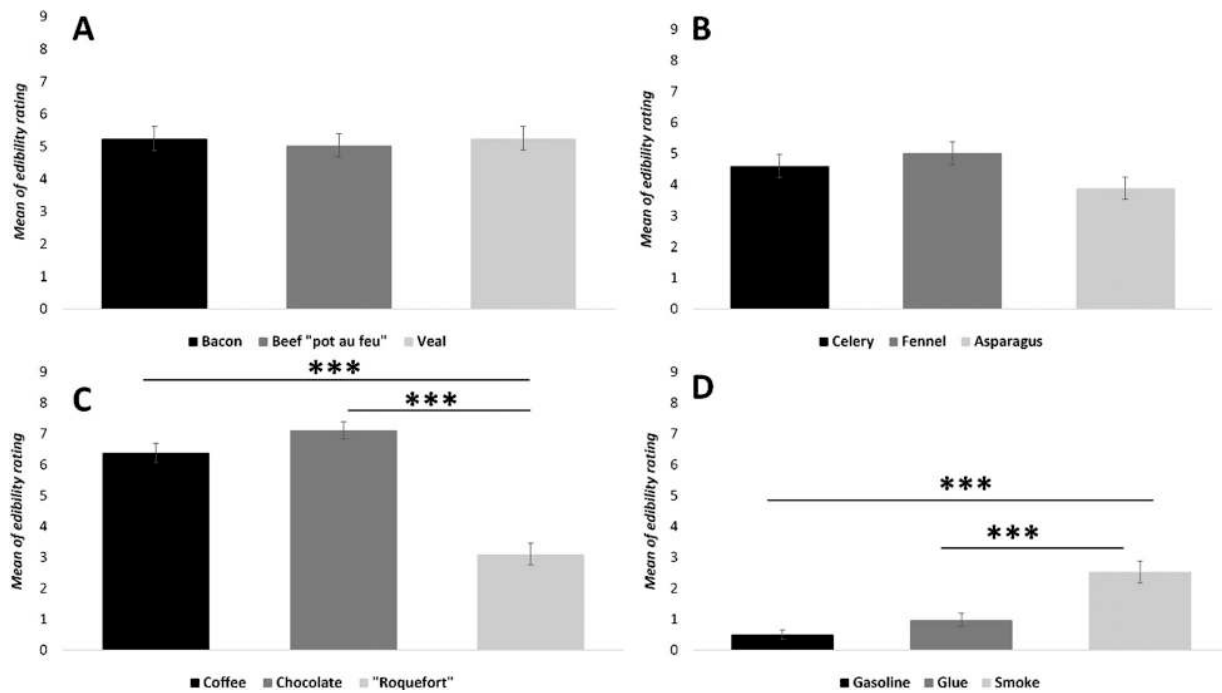


Figure 6. Mean (and SEM) of odor edibility ratings for meat odor (A), vegetable odors (B), other food odors (C), and non-food odors (D), independently of diet. Error bars correspond to the standard error of the mean (SEM). Significant differences were noted using $*p < 0.05$; $**p < 0.01$; $***p < 0.001$.

Table 1. Spearman correlations for Hedonicity/Intensity, Hedonicity/Edibility, and Intensity/Edibility for each diet and each odor category.

	Hedonicity/Intensity			Hedonicity/Edibility			Intensity/Edibility		
	Vegetarians	Flexitarians	Omnivores	Vegetarians	Flexitarians	Omnivores	Vegetarians	Flexitarians	Omnivores
Meat odors	NS	$p < 0.01$	NS	$p < 0.01$	$p < 0.001$	$p < 0.01$	NS	NS	NS
Vegetable odors	NS	NS	NS	$p < 0.01$	NS	NS	NS	NS	NS
Other food odors	NS	NS	NS	$p < 0.001$	$p < 0.001$	$p < 0.001$	NS	NS	NS
Non-food odors	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	$p < 0.001$

Note: The term 'NS' means that no significant difference was found. Significant differences were considered for $p < 0.05$.

have appeared between vegetarians, flexitarians, and omnivores but no diet effect was found.

Based on the present findings, it would be interesting to know whether vegetarians have adopted this diet because they initially disliked meat or for ethical and environmental reasons, which led them to dislike meat. Some authors showed that meat consumption is positively correlated with disgust sensitivity [49]. It has been suggested that vegetarians experienced meat negatively because they are more sensitive to stimuli perceived as disgusting. Moreover, the reasons for vegetarian diet adoption are related to disgust perception [50]. Indeed, people who adopted a vegetarian diet for moral reasons (i.e. animal welfare ...) find meat as being more disgusting than people who adopted a vegetarian diet for health reasons (i.e. meat is bad for health ...). Similarly, MacNair [51] showed that most vegetarians considered meat as being 'repugnant'. Interestingly, it was demonstrated that vegetarians who adopted this diet for ethical reasons were more likely to find meat as being 'repugnant' than those who adopted this diet for health reasons [51]. Moreover, in its literature review, Hamilton [52] concluded that meat is a food product that evokes both ethical concerns and feelings of revulsion and that the latter is heightened by the form of meat. Future studies could examine whether in an omnivore population for whom meat is perceived negatively, people are more sensitive to disgust and whether they would consider changing their current diet and for which reasons.

Odor hedonic perception is subject to many variations [53]. Regarding food intake, hungry/satiety state and BMI are major factors implied in the variability of odor hedonic perception [20,21,25]. On the other hand, it has been shown that the sensory satiety state (SSS) is related to food hedonic perception. The SSS refers to the reduction of the pleasure of eating portion of food compared to a new food. For example, Small et al. [54] showed that the continuous ingestion of pieces of chocolate, stimulating both the olfactory and gustatory systems, led to a reduction of the general hedonic rating of the consumed chocolate. Thus, one may ask whether the sensory satiety state is similar between vegetarians, flexitarians, and omnivores. This issue

warrants investigation to determine whether vegetables induce a larger sensory satiety state in vegetarians and flexitarians compared to omnivores, which could then explain the negative experience toward meats in vegetarian and flexitarian diets.

Some other factors could be further investigated. First, BMI was not considered in the present study, and yet, it could have been interesting to compare vegetarians/flexitarians/omnivores with low BMI and vegetarians/flexitarians/omnivores with high BMI. Indeed, it has been shown that BMI influences odor hedonic ratings specifically for odor with high energy density (e.g. chocolate) [55]. Moreover, in the present study, only women were considered to avoid sex effects on odor hedonic ratings [14]. Nevertheless, a study on both men and women vegetarians would be interesting to analyze the sex effect on odor hedonic response to meat odors. Because of the well-established impact of hunger/satiety status on odor hedonic perception [21], this effect could be thoroughly investigated in future research. Lastly, another diet could be studied: the vegan diet. Indeed, a vegan diet is even more restrictive than vegetarians because people following this diet do not consume any animal food products [56]. Several studies investigated the vegan diet's effect on health [57] but no study has yet examined the impact of this diet on emotional responses, especially on odor hedonic perception.

Following this study, future research is needed to improve the understanding of hedonic responses, especially to odors, toward meat among vegetarians and flexitarians and, to determine the reasons for this specific aversion. For instance, studies may focus on gut microbiota, diet, and brain function, because it is suggested that diet influences gut microbiota and that the latter is related to brain function [58]. Further studies may also focus on neuronal processing insofar as odors, especially food-related odors, have been shown to elicit cerebral activity in brain reward circuits [59].

From a practical point of view, these findings are relevant regarding several aspects of food consumption such as eating disorders (anorexia, bulimia ... etc.) or food education, and could further serve to manage eating behaviors, especially in an elderly population.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the author(s).

Funding

The author(s) reported there is no funding associated with the work featured in this article.

Notes on contributors

Charlotte Bontempi is a final-year Ph.D. student in Neuroscience at the Laboratory of Integrative Research in Neurosciences and Cognitive Psychology, University of Franche-Comté, Besançon, France.

Laurence Jacquot obtained her PhD in Health Sciences from the University of Franche-Comté, Besançon, France, in 2005. She then worked at the Monell Chemical Senses Center, Philadelphia, USA, as a postdoctoral researcher for two years. In 2009 she joined the Laboratory of Integrative Research in Neurosciences and Cognitive Psychology as an Associate Professor.

Gérard Brand obtained his Ph.D. in Neurosciences from the University of Franche-Comté, Besançon, France, in 1993. In 1995 he was hired as an Associate Professor at the University of Franche-Comté, Besançon, France. In 2010 he joined the Centre for Taste and Feeding Behavior (CSGA) in Dijon, France as a researcher in the Group Development of olfactory communication and cognition.

Data availability statement

The data that support the findings of this study are available from the corresponding author upon reasonable request.

References

- [1] Brand G. *Discovering odors*. London: Wiley, ISTE; 2020.
- [2] Yeshurun Y, Sobel N. An odor is not worth a thousand words: from multidimensional odors to unidimensional odor objects. *Annu Rev Psychol*. 2010;61:219–41.
- [3] Doty RL. An examination of relationships between the pleasantness, intensity, and concentration of 10 odorous stimuli. *Percept Psychophys*. 1975;17:492–6.
- [4] Moskowitz HR, Dravnieks A, Klarman LA. Odor intensity and pleasantness for a diverse set of odorants. *Percept Psychophys*. 1976;19:122–8.
- [5] Baccarani A, Brand G, Dacremont C, Valentin D, Brochard R. The influence of stimulus concentration and odor intensity on relaxing and stimulating perceived properties of odors. *Food Qual Prefer*. 2021;87:104030.
- [6] Khan RM, Luk C-H, Flinker A, Aggarwal A, Lapid H, Haddad R, et al. Predicting odor pleasantness from odorant structure: pleasantness as a reflection of the physical world. *J Neurosci*. 2007;27:10015–23.
- [7] Keller A, Gerkin RC, Guan Y, Dhurandhar A, Turu G, Szalai B, et al. Predicting human olfactory perception from chemical features of odor molecules. *Science*. 2017;355:820–6.
- [8] Kermen F, Chakirian A, Sezille C, Jousain P, Le Goff G, Ziessel A, et al. Molecular complexity determines the number of olfactory notes and the pleasantness of smells. *Sci Rep*. 2011;1:206.
- [9] Ferdenzi C, Poncelet J, Rouby C, Bensafi M. Repeated exposure to odors induces affective habituation of perception and sniffing. *Front Behav Neurosci*. 2014;8:1–10.
- [10] Frasnelli J, Ungermaun M, Hummel T. Ortho- and retro-nasal presentation of olfactory stimuli modulates odor percepts. *Chemosens Percept*. 2008;1:9–15.
- [11] Ayabe-Kanamum S, Kikuchi T, Saito S. Effect of verbal cues on recognition memory and pleasantness evaluation of unfamiliar odors. *Percept Mot Skills*. 1997;85:275–85.
- [12] Jousain P, Thevenet M, Rouby C, Bensafi M. Effect of aging on hedonic appreciation of pleasant and unpleasant odors. *PLoS One*. 2013;8:e61376.
- [13] Vieillard S, Ronat L, Baccarani A, Schaal B, Baudouin J-Y, Brochard R. Age differences in olfactory affective responses: evidence for a positivity effect and an emotional dedifferentiation. *Aging Neuropsychol Cognit*. 2021. 28:570–83. doi:10.1080/13825585.2020.1799926.
- [14] Bontempi C, Jacquot L, Brand G. Sex differences in odor hedonic perception: an overview. *Front Neurosci*. 2021;15:1384.
- [15] Atanasova B, El-Hage W, Chabanet C, Gaillard P, Belzung C, Camus V. Olfactory anhedonia and negative olfactory alliesthesia in depressed patients. *Psychiatry Res*. 2010;176:190–6.
- [16] Urban-Kowalczyk M, Śmigielski J, Kotlicka-Antczak M. Overrated hedonic judgment of odors in patients with schizophrenia. *CNS Neurosci Ther*. 2018;24:1156–62.
- [17] Utz KS, Martini M, Mrochen A, Lambrecht V, Süß P, Renner B, et al. A multisensory deficit in the perception of pleasantness in Parkinson's disease. *J Parkinson's Dis*. 2021;11:2035–45.
- [18] Hummel T, Gollisch R, Wildt G, Kobal G. Changes in olfactory perception during the menstrual cycle. *Experientia*. 1991;47:712–5.
- [19] Kölblle N, Hummel T, Von Mering R, Huch A, Huch R. Gustatory and olfactory function in the first trimester of pregnancy. *Eur J Obstet Gynecol Reprod Biol*. 2001;99:179–83.
- [20] Brondel L, Romer M, Van Wymelbeke V, Walla P, Jiang T, Deecke L, et al. Sensory-specific satiety with simple foods in humans: no influence of BMI? *Int J Obes*. 2007;31:987–95.
- [21] Fernandez P, Bensafi M, Rouby C, Giboreau A. Does olfactory specific satiety take place in a natural setting? *Appetite*. 2013;60:1–4.
- [22] Schreder T, Albrecht J, Kleemann A. M, Schöpf V, Kopietz R, Anzinger A, et al. Olfactory performance of patients with anorexia nervosa and healthy subjects in hunger and satiety. *Rhinology*. 2008;46:175–83.
- [23] Jiang T, Soussignan R, Rigaud D, Schaal B. Pleasure for visual and olfactory stimuli evoking energy-dense foods is decreased in anorexia nervosa. *Psychiatry Res*. 2010;180:42–7.
- [24] Thompson DA, Moskowitz HR, Campbell RG. Taste and olfaction in human obesity. *Physiol Behav*. 1977;19:335–7.

- [25] Jacobson A, Green E, Haase L, Szajer J, Murphy C. Differential effects of BMI on brain response to odor in olfactory, reward and memory regions: evidence from fMRI. *Nutrients*. 2019;11:926.
- [26] Patel BP, Aschenbrenner K, Shamah D, Small DM. Greater perceived ability to form vivid mental images in individuals with high compared to low BMI. *Appetite*. 2015;91:185–9.
- [27] Cornish A, Raubenheimer D, McGreevy P. What We know about the public’s level of concern for farm animal welfare in food production in developed countries. *Animals (Basel)*. 2016;6:74.
- [28] Kahleova H, Petersen KF, Shulman GI, Alwarith J, Rembert E, Tura A, et al. Effect of a low-fat vegan diet on body weight, insulin sensitivity, postprandial metabolism, and intramyocellular and hepatocellular lipid levels in overweight adults: a randomized clinical trial. *JAMA Network Open*. 2020;3:e2025454.
- [29] Chiu THT, Chang C-C, Lin C-L, Lin M-N. A vegetarian diet is associated with a lower risk of cataract, particularly among individuals with overweight: a prospective study. *J Acad Nutr Diet*. 2021;121:669–77.e1.
- [30] Tantamango-Bartley Y, Knutsen SF, Knutsen R, Jacobsen BK, Fan J, Beeson WL, et al. Are strict vegetarians protected against prostate cancer? *Am J Clin Nutr*. 2016;103:153–60.
- [31] Beezhold B, Radnitz C, Rinne A, DiMatteo J. Vegans report less stress and anxiety than omnivores. *Nutr Neurosci*. 2015;18:289–96.
- [32] Ramey MM, Shields GS, Yonelinas AP. Markers of a plant-based diet relate to memory and executive function in older adults. *Nutr Neurosci*. 2022;25:276–85.
- [33] Clarys P, Deliens T, Huybrechts I, Deriemaeker P, Vanaelst B, De Keyzer W, et al. Comparison of nutritional quality of the vegan, vegetarian, semi-vegetarian, pesco-vegetarian and omnivorous diet. *Nutrients*. 2014;6:1318–32.
- [34] Rizzo G, Laganà A, Rapisarda A, La Ferrera G, Buscema M, Rossetti P, et al. Vitamin B12 among vegetarians: status, assessment and supplementation. *Nutrients*. 2016;8:767.
- [35] Haider LM, Schwingshackl L, Hoffmann G, Ekmekcioglu C. The effect of vegetarian diets on iron status in adults: a systematic review and meta-analysis. *Crit Rev Food Sci Nutr*. 2018;58:1359–74.
- [36] Naik S, Mahalle N, Bhide V. Identification of vitamin B12 deficiency in vegetarian Indians. *Br J Nutr*. 2018;119:629–35.
- [37] Ruby MB. Vegetarianism. A blossoming field of study. *Appetite*. 2012;58:141–50.
- [38] Stockburger J, Renner B, Weike AI, Hamm AO, Schupp HT. Vegetarianism and food perception. Selective visual attention to meat pictures. *Appetite*. 2009;52:513–6.
- [39] Anderson EC, Wormwood J, Barrett LF, Quigley KS. Vegetarians’ and omnivores’ affective and physiological responses to images of food. *Food Qual Prefer*. 2019;71:96–105.
- [40] Giraldo M, Buodo G, Sarlo M. Food processing and emotion regulation in vegetarians and omnivores: an event-related potential investigation. *Appetite*. 2019;141:104334.
- [41] Knight HC, Mowat SL, Hesse C. Fearing the worst: robust approach bias towards non-vegetarian food images in a sample of young female vegetarian eaters. *Appetite*. 2020;149:104617.
- [42] Poobalan AS, Aucott LS, Clarke A, Smith WCS. Diet behaviour among young people in transition to adulthood (18-25 year olds): a mixed method study. *Health Psychol Behav Med*. 2014;2:909–28.
- [43] Derbyshire EJ. Flexitarian diets and health: a review of the evidence-based literature. *Front Nutr*. 2017;3:55.
- [44] Baines S, Powers J, Brown WJ. How does the health and well-being of young Australian vegetarian and semi-vegetarian women compare with non-vegetarians? *Public Health Nutr*. 2007;10:436–42.
- [45] Agrawal S, Millett CJ, Dhillon PK, Subramanian S, Ebrahim S. Type of vegetarian diet, obesity and diabetes in adult Indian population. *Nutr J*. 2014;13:89.
- [46] Orlich MJ, Singh PN, Sabaté J, Jaceldo-Siegl K, Fan J, Knutsen S, et al. Vegetarian dietary patterns and mortality in adventist health study 2. *JAMA Intern Med*. 2013;173:1230–8.
- [47] Jacquot L, Berthaud L, Sghair A, Diep C, Brand G. The influence of “tastiness” and “healthiness” labels in cheese flavor perception. *Chemosens Percept*. 2013;6:53–9.
- [48] De Houwer J, Bruycker E. Implicit attitudes towards meat and vegetables in vegetarians and nonvegetarians. *Int J Psychol*. 2007;42:158–65.
- [49] Fessler DMT, Arguello AP, Mekdara JM, Macias R. Disgust sensitivity and meat consumption: a test of an emotivist account of moral vegetarianism. *Appetite*. 2003;41:31–41.
- [50] Rozin P, Markwith M, Stoess C. Moralization and becoming a vegetarian: the transformation of preferences into values and the recruitment of disgust. *Psychol Sci*. 1997;8:67–73.
- [51] MacNair RM. The psychology of becoming a vegetarian. *Veg Nutr*. 1998;2:96–112.
- [52] Hamilton M. Disgust reactions to meat among ethically and health motivated vegetarians. *Ecol Food Nutr*. 2006;45:125–58.
- [53] Rouby C, Pouliot S, Bensafi M. Odor hedonics and their modulators. *Food Qual Prefer*. 2009;20:545–9.
- [54] Small DM, Zatorre RJ, Dagher A, Evans AC, Jones-Gotman M. Changes in brain activity related to eating chocolate: from pleasure to aversion. *Brain*. 2001;124:1720–33.
- [55] Stafford LD, Whittle A. Obese individuals have higher preference and sensitivity to odor of chocolate. *Chem Senses*. 2015;40:279–84.
- [56] Melina V, Craig W, Levin S. Position of the academy of nutrition and dietetics: vegetarian diets. *J Acad Nutr Diet*. 2016;116:1970–80.
- [57] Marrone G, Guerriero C, Palazzetti D, Lido P, Marolla A, Di Daniele F, et al. Vegan diet health benefits in metabolic syndrome. *Nutrients*. 2021;13:817.
- [58] Berding K, Vlckova K, Marx W, Schellekens H, Stanton C, Clarke G, et al. Diet and the microbiota-gut-brain axis: sowing the seeds of good mental health. *Adv Nutr*. 2021;12:1239–85.
- [59] Midroit M, Chalencón L, Renier N, Milton A, Thevenet M, Sacquet J, et al. Neural processing of the reward value of pleasant odorants. *Curr Biol*. 2021;31:1592–605.e9.

Annexe 7 : Évaluation hédonique et induction émotionnelle : résultats des tests post-hocs de Scheffé pour l'évaluation hédonique avec le facteur Odeur.

Odeurs	Pin	Menthe	Savon	Vanille	Champignon	Noisette	Pomme	Lavande	Fenouil	Feu de bois	Rose	Noix de coco	Mer	Citron	Herbe
Pin		0.001	0.002	0.76	0.89	0.34	0.006	0.06	0.99	0.99	0.10	0.005	0.39	0.005	0.88
Menthe	0.001		1.0	0.88	0.000	0.99	1.0	0.99	0.000	0.001	0.99	1.0	0.000	1.0	0.000
Savon	0.002	1.0		0.90	0.000	0.99	1.0	0.99	0.000	0.000	0.99	1.0	0.000	1.0	0.000
Vanille	0.76	0.88	0.90		0.001	1.0	0.97	0.99	0.14	0.24	0.99	0.96	0.000	0.80	0.001
Champignon	0.89	0.000	0.000	0.001		0.000	0.000	0.000	0.99	0.99	0.000	0.000	0.99	0.000	1.0
Noisette	0.34	0.99	0.99	1.0	0.000		0.99	1.0	0.01	0.04	1.0	0.99	0.000	0.98	0.000
Pomme	0.006	1.0	1.0	0.97	0.000	0.99		1.0	0.000	0.000	0.99	1.0	0.000	1.0	0.000
Lavande	0.063	0.99	0.99	0.99	0.000	1.0	1.0		0.000	0.000	1.0	1.0	0.000	0.99	0.000
Fenouil	0.99	0.000	0.000	0.14	0.99	0.01	0.000	0.000		1.0	0.002	0.000	0.94	0.000	0.99
Feu de bois	0.99	0.0001	0.000	0.24	0.99	0.04	0.000	0.000	1.0		0.006	0.87	0.87	0.000	0.99
Rose	0.10	0.99	0.99	0.99	0.000	1.0	0.99	1.0	0.002	0.006		0.000	0.000	0.99	0.000
Noix de coco	0.005	1.0	1.0	0.96	0.000	0.99	1.0	1.0	0.000	0.000	0.99		0.000	1.0	0.000
Mer	0.39	0.000	0.000	0.000	0.99	0.000	0.000	0.000	0.94	0.87	0.000	0.000		0.000	0.99
Citron	0.0005	1.0	1.0	0.80	0.000	0.98	1.0	0.99	0.000	0.000	0.99	1.0	0.000		0.000
Herbe	0.88	0.000	0.000	0.001	1.0	0.000	0.000	0.000	0.99	0.99	0.000	0.000	0.99	0.000	

Des ANOVAs à deux facteurs sont menées sur l'évaluation hédonique avec le facteur *Condition expérimentale* (Gagnant, Perdant ou Témoin) comme facteur inter-sujet et avec le facteur *Odeur* comme facteur intra-sujets. Des tests *post-hoc* de *Scheffé* sont réalisés lorsque l'ANOVA est significative.

Les résultats des tests *post-hoc* de *Scheffé* obtenus pour le facteur *Odeur* sont présentés dans le tableau ci-dessus. Les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

Annexe 8 : Évaluation hédonique et induction émotionnelle : résultats des tests post-hocs de Scheffé pour l'évaluation de l'intensité avec le facteur Odeur.

Odeurs	Pin	Menthe	Savon	Vanille	Champignon	Noisette	Pomme	Lavande	Fenouil	Feu de bois	Rose	Noix de coco	Mer	Citron	Herbe
Pin		0.01	1.0	1.0	0.99	0.04	1.0	0.000	0.60	0.21	0.51	0.79	1.0	0.02	0.13
Menthe	0.01		0.004	0.002	0.41	1.0	0.000	0.99	0.99	0.99	0.99	0.98	0.003	1.0	1.0
Savon	1.0	0.004		1.0	0.99	0.01	1.0	0.000	0.43	0.11	0.35	0.65	1.0	0.007	0.06
Vanille	1.0	0.002	1.0		0.99	0.01	1.0	0.000	0.36	0.36	0.29	0.58	1.0	0.005	0.04
Champignon	0.99	0.41	0.99	0.99		0.65	0.97	0.06	0.99	0.92	0.99	0.99	0.99	0.50	0.85
Noisette	0.04	1.0	0.01	0.01	0.65		0.004	0.99	0.99	1.0	0.99	0.99	0.01	1.0	1.0
Pomme	1.0	0.000	1.0	1.0	0.97	0.004		0.000	0.21	0.03	0.16	0.39	1.0	0.001	0.01
Lavande	0.000	0.99	0.000	0.000	0.06	0.99	0.000		0.86	0.99	0.91	0.69	0.000	0.99	0.99
Fenouil	0.60	0.99	0.43	0.36	0.99	0.99	0.21	0.86		1.0	1.0	1.0	0.39	0.99	0.99
Feu de bois	0.21	0.99	0.11	0.36	0.92	1.0	0.03	0.99	1.0		1.0	0.99	0.10	0.99	1.0
Rose	0.51	0.99	0.35	0.29	0.99	0.99	0.16	0.91	1.0	1.0		1.0	0.32	0.99	1.0
Noix de coco	0.79	0.98	0.65	0.58	0.99	0.99	0.39	0.69	1.0	0.99	1.0		0.61	0.99	0.99
Mer	1.0	0.003	1.0	1.0	0.99	0.01	1.0	0.000	0.39	0.10	0.32	0.61		0.006	0.06
Citron	0.02	1.0	0.007	0.005	0.50	1.0	0.001	0.99	0.99	0.99	0.99	0.99	0.006		1.0
Herbe	0.13	1.0	0.06	0.04	0.85	1.0	0.01	0.99	0.99	1.0	1.0	0.99	0.05	1.0	

Des ANOVAs à deux facteurs sont menées sur l'évaluation de l'intensité avec le facteur *Condition expérimentale* (Gagnant, Perdant ou Témoin) comme facteur inter-sujet et avec le facteur *Odeur* comme facteur intra-sujets. Des tests *post-hoc* de *Scheffé* sont réalisés lorsque l'ANOVA est significative.

Les résultats des tests *post-hoc* de *Scheffé* obtenus pour le facteur *Odeur* sont présentés dans le tableau ci-dessus. Les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

Annexe 9 : Évaluation hédonique et induction émotionnelle : résultats des tests post-hocs de Scheffé pour l'évaluation de la familiarité avec le facteur Odeur.

Odeurs	Pin	Menthe	Savon	Vanille	Champignon	Noisette	Pomme	Lavande	Fenouil	Feu de bois	Rose	Noix de coco	Mer	Citron	Herbe
Pin		0.000	0.002	0.99	0.99	0.02	0.82	0.000	0.26	0.99	0.06	0.02	0.99	0.000	0.99
Menthe	0.000		0.99	0.003	0.001	0.97	0.14	1.0	0.65	0.01	0.92	0.98	0.000	1.0	0.000
Savon	0.002	0.99		0.29	0.19	1.0	0.90	0.90	0.99	0.17	0.99	1.0	0.000	0.99	0.13
Vanille	0.99	0.003	0.29		1.0	0.64	0.99	0.008	0.97	1.0	0.81	0.63	0.71	0.02	1.0
Champignon	0.99	0.001	0.19	1.0		0.52	0.99	0.004	0.94	1.0	0.71	0.51	0.81	0.009	1.0
Noisette	0.02	0.97	1.0	0.64	0.52		0.99	0.99	0.99	0.48	1.0	1.0	0.000	0.99	0.41
Pomme	0.82	0.14	0.90	0.99	0.99	0.99		0.22	0.99	0.99	0.99	0.99	0.11	0.34	0.99
Lavande	0.000	1.0	0.90	0.008	0.004	0.99	0.22		0.78	0.003	0.96	0.99	0.00	1.0	0.001
Fenouil	0.26	0.65	0.99	0.97	0.94	0.99	0.99	0.78		0.93	1.0	0.99	0.005	0.87	0.90
Feu de bois	0.99	0.01	0.17	1.0	1.0	0.48	0.99	0.003	0.93		0.67	0.46	0.84	0.007	1.0
Rose	0.06	0.92	0.99	0.81	0.71	1.0	0.99	0.96	1.0	0.67		1.0	0.000	0.98	0.60
Noix de coco	0.02	0.98	1.0	0.63	0.51	1.0	0.99	0.99	0.99	0.46	1.0		0.000	0.99	0.40
Mer	0.99	0.000	0.000	0.71	0.81	0.000	0.11	0.000	0.005	0.84	0.000	0.000		0.000	0.88
Citron	0.000	1.0	0.99	0.02	0.009	0.99	0.34	1.0	0.87	0.007	0.98	0.99	0.000		0.004
Herbe	0.99	0.000	0.13	1.0	1.0	0.41	0.99	0.001	0.90	1.0	0.60	0.40	0.88	0.004	

Des ANOVAs à deux facteurs sont menées sur l'évaluation de la familiarité avec le facteur *Condition expérimentale* (Gagnant, Perdant ou Témoin) comme facteur inter-sujet et avec le facteur *Odeur* comme facteur intra-sujets. Des tests *post-hoc* de *Scheffé* sont réalisés lorsque l'ANOVA est significative.

Les résultats des tests *post-hoc* de *Scheffé* obtenus pour le facteur *Odeur* sont présentés dans le tableau ci-dessus. Les résultats significatifs (en rouge) sont considérés lorsque $p < 0.05$.

Annexe 10 : Bontempi C, Corbelin P, Brand G et Jacquot L. 2023. Ortho- and Retronasal stimulations with specific food odours: Hedonic and familiarity ratings are related to chemosensory pleasure scale (CPS) scores. Flavour and Fragrance Journal, vol 38(4), p. 243-252.

RESEARCH ARTICLE

Ortho- and Retronasal stimulations with specific food odours: Hedonic and familiarity ratings are related to chemosensory pleasure scale (CPS) scores

Charlotte Bontempi¹  | Pauline Corbelin¹ | Gérard Brand² | Laurence Jacquot¹

¹Université de Franche-Comté, UR LINC, F-25000, Besançon, France

²Centre des Sciences du Goût et de l'Alimentation, Université Bourgogne Franche-Comté, CNRS, Inrae, AgroSup Dijon, F-21000, Dijon, France

Correspondence

Charlotte Bontempi, Université de Franche-Comté, UR LINC, F-25000 Besançon, France.
Email: charlotte.bontempi@edu.univ-fcomte.fr

Abstract

Volatile compounds can reach olfactory epithelium through the nose (orthonasal olfaction) or the mouth (retronasal olfaction). Although differences have been found between these two pathways in terms of odour sensitivity and identification, few studies have examined ortho- and retronasal differences taking into consideration the three main dimensions of olfactory perception (i.e. hedonicity, intensity and familiarity). Olfactory perception, and particularly odour hedonic perception, is influenced by several factors such as sex or age. Another variability factor worth considering, especially regarding food-related odours, is the ability to experience pleasure simulated by smell or taste, which can be measured with the Chemosensory Pleasure Scale (CPS). Thus, the aims of this study were (1) to compare odour sensory ratings in response to ortho- and retronasal presentation and (2) to examine the relationship between CPS scores and odour sensory ratings in ortho- and retronasal pathways. Participants rated ten food odours in ortho- and retronasal conditions using visual analogue scales and were divided into two subgroups based on the median CPS score (CPS+ and CPS- groups). Results revealed similar sensory responses to food odours between ortho- and retronasal pathways for the three main dimensions of olfactory perception. Interestingly, when CPS scores were considered, clear differences in odour familiarity and hedonicity were shown, particularly for the retronasal pathway (i.e. odours were perceived as more pleasant and more familiar in CPS+ group than in CPS- group). Overall, these findings suggest that differences in odour perception between ortho- and retronasal pathways may be related to specific individual characteristics such as chemosensory hedonic capacity.

KEYWORDS

Odour hedonic ratings, Orthonasal, Retronasal, Chemosensory Pleasure Scale

1 | INTRODUCTION

In mammals, there are two different pathways by which volatile compounds can reach olfactory receptor neurons of the olfactory epithelium: the orthonasal pathway (orthonasal olfaction) and the retronasal pathway (retronasal olfaction). It must be noted that in

humans, retronasal olfaction may be much more important due to the upright posture.¹ Moreover, it has been suggested that ortho- and retronasal olfaction play a major role in mammalian cortical development, especially in humans.²

In orthonasal olfaction, airborne odour molecules from the external environment enter the nasal cavity through the nostrils during

inhalation. Conversely, in retronasal olfaction aromatic volatiles emanate into the mouth from food or drinks and enter the nasal cavity through the nasopharynx. Retronasal olfaction is usually accompanied by eating, drinking, swallowing and exhalation.³

While anatomically separated, these two different pathways are known to present complementary functions. Orthonasal olfaction is essentially implicated in food detection/identification before ingestion, detection of environmental hazards, social communication⁴ and spatial memory.⁵ Retronasal olfaction contributes to flavour perception¹ and is commonly associated with the sense of taste. Indeed, using optogenetic manipulation, a recent study showed that retronasal, but not orthonasal odours, share processing circuitry commonly associated with taste.⁶ In addition, when compared to orthonasal stimulation, retronasal stimulation shows similar, but weaker activations in the olfactory bulb.⁷⁻⁹

Perception of volatiles by orthonasal and/or retronasal pathway is of particular interest in flavour research.¹⁰ Yet, compared to research in orthonasal olfaction, retronasal olfaction has received less attention, mainly due to more complex stimulation techniques, and **is therefore less understood. A number of studies have argued that** odour molecules are perceived differently when presented through the ortho- or the retronasal pathway.¹¹⁻¹³ This led to the hypothesis that olfaction exists as a dual sensory modality.¹⁴ Interestingly, it has recently been suggested that breathing (i.e., retronasal olfaction) is a strong determinant of odour-taste interaction¹⁵ and that ortho- and retronasal olfaction are complementary systems.¹⁶

However, among studies that specifically investigated perceptual differences (sensitivity, intensity and identification) in olfactory perception between the two pathways, results show some discrepancies. Regarding odour sensitivity, a number of studies indicated that orthonasal thresholds were lower than in retronasal thresholds, suggesting a higher sensitivity of orthonasal perception for both food and non-food odours.¹⁷⁻¹⁹ Nevertheless, other studies showed no significant differences in sensitivity between the two pathways^{20,21} or lower detection thresholds specifically to CO₂ molecule in retronasal stimulation.²²

Results of studies investigating pathway-dependent intensity ratings also demonstrated some discrepancies, particularly with respect to the quality of the odorant (i.e., food or non-food odour). Overall, when differences were observed, retronasal intensity appeared to be lower than orthonasal intensity.^{17,18,23} In addition, a recent study²⁴ showed significant habituation for both orthonasal and retronasal approaches, but the intensity ratings of orthonasal olfaction decreased faster than those of retronasal olfaction. Contrary to odour sensitivity and intensity, differences in odour familiarity between orthonasal and retronasal pathways have received little attention. In a recent study, retronasal odours were perceived as less familiar, especially for odours with high edibility.¹⁸ Regarding identification, orthonasal odours were found to be more easily identified, and described with more source-based descriptors,¹⁸ compared to retronasally presented odours,^{18,25,26} although Sun and Halpern³ showed no significant difference. Surprisingly, few studies have focused on orthonasal and retronasal differences with

regard to hedonicity. Yet, odour hedonic is considered as the first²⁷ and one of the most salient dimensions of olfactory perception²⁸⁻³⁰ and plays a central role in the eating/drinking experience. Overall, results showed some discrepancies and seemed to depend on the type and category of the odorant (food-related or non-food-related odours). Regarding non-food odours, using the same technique for retronasal stimulation (see¹⁷), Frasnelli et al.³¹ showed that only one non-food odour (perfume) was rated as more pleasant when delivered orthonasally, while Hummel and Heilmann¹³ found no difference in odour hedonic ratings for a different non-food odour (lavender). In both studies, there were no significant differences in hedonic ratings for food odours.^{13,31} It is worth noting that none of the studies investigating differences between orthonasal and retronasal pathways, simultaneously considered the three perceptual features of odours, i.e., intensity, familiarity and hedonicity. For food odours, only one study²³ examined both perceived intensity and hedonic ratings and for one food odour (chocolate). However, it is well known that odour hedonic perception is influenced by odour intensity and familiarity.³²⁻³⁴ Thus, one could assume that differences in odour intensity perception between the two pathways, as shown in some of the above-mentioned studies, could lead to differences in **odour hedonic ratings. A summary of the aforementioned studies is** provided in Table 1.

Thus, the main objective of the present study was to compare ortho- and retronasal presentation pathways to examine differences in the three main dimensions of olfactory perception, i.e., intensity, familiarity and hedonic ratings. Because of the major contribution of retronasal olfaction to flavour perception and food enjoyment, this work only focused on food-related odorants, and specifically on the most prominent odorants of a local and renowned cheese (i.e., Comté cheese), and which are usually used by panels of experts in Comté evaluation.

Furthermore, odour hedonic perception greatly varies between individuals,³⁵ as a result of many factors such as sex (for reviews, see^{36,37}), ageing,³⁸ diet,³⁹ individual odour detection threshold,⁴⁰ personality and emotional state.^{41,42} Odour hedonic evaluation could also be influenced by other individual characteristics such as differences in the affective impact of odours.⁴³ **Another factor** worth considering, especially with regard to hedonic ratings of food-related odours, is the individual chemosensory hedonic capacity, which refers to the ability to experience pleasure simulated by smell or taste. Recently, Zhao et al.⁴⁴ developed the Chemosensory Pleasure Scale (CPS), which was designed to quantify smell and taste pleasure experiences. Interestingly, one study of this work showed that the CPS total score was positively correlated with the participants' ratings of the food's smell and taste pleasantness. The authors suggested that the CPS could effectively assess one's hedonic experience toward foods from both the smell and taste sensations. Therefore, it seems relevant to include this measure in the study of sensory, and especially hedonic, perception of food odours. Thus, the second objective of the present study was to examine the relationship between CPS scores and odour sensory ratings in ortho- and retronasal pathways.

TABLE 1 Selective summary of comparative studies on ortho- and retronasal odour perception (food and non-food odours).

Date of publication	Authors	Type of evaluation	Odour	Main results
1984	Burdach et al.	Sensitivity	4 food odours	No difference between both stimulation pathways.
1986	Voirol & Daget	Sensitivity	Not available	Higher sensitivity in orthonasal stimulation.
1996	Pierce & Halpern	Identification	4 food odours 1 non-food odour	Odours presented orthonasally were found to be more easily identified.
2004	Heilmann & Hummel	Sensitivity	Sensitivity: 1 food odour/ 1 non-food odour	Higher sensitivity in orthonasal stimulation for both food and non-food odours.
		Intensity	Intensity: 2 non-food odours	Intensity was lower in retronasal stimulation
2005	Small et al.	Intensity	1 food odour	Intensity in retronasal stimulation was lower than in orthonasal for only one non-food odour (lavender).
		Hedonicity	3 non-food odours	No difference between both stimulation pathways for food and non-food odours.
2005	Sun & Halpern	Identification	6 food odours	No difference between both stimulation pathways.
2008	Frasnelli et al.	Hedonicity	10 food odours	Only one non-food odour (perfume) was perceived as more pleasant in orthonasal stimulation.
			10 non-food odours	No difference between both stimulation pathways for food odours.
2008	Hummel & Heilmann	Hedonicity	1 non-food odour	No difference between both stimulation pathways for food and non-food odours
2011	Melzner et al.	Sensitivity	CO ₂ molecule	Lower sensitivity in retronasal stimulation
2018	Hannum et al.	Identification	12 food odours	Identification was better when odours were presented successively by the same pathway (i.e., orthonasal-orthonasal or retronasal-retronasal condition) than when they were presented successively by one pathway and then the other (retronasal-orthonasal or orthonasal-retronasal condition).
2020	Gaby et al.	Sensitivity	1 food odour	No difference between both stimulation pathways.
2021	Pellegrino et al.	Sensitivity	6 food odours	Higher sensitivity in orthonasal stimulation for both food and non-food odours
		Intensity	6 non-food odours	Intensity was lower in retronasal stimulation.
		Familiarity		Odours presented retronasally were perceived as less familiar.
		Identification		Odours presented orthonasally were found to be more easily identified.
2021	Xiao et al.	Intensity	1 food odour 1 non-food odour	Significant habituation for both ortho- and retronasal stimulation, but intensity ratings of orthonasal olfaction decreased faster than those of retronasal.

2 | MATERIALS AND METHODS

2.1 | Participants

The required sample size N was calculated using an ANOVA test model in Statistica® software (version 12). To achieve power of 0.8 with α of 0.05, the required sample size N was 29.

Thirty volunteer participants took part to the entire experiment.

All participants were undergraduate students from the University of Franche-Comté (France) (4 men, 26 women) and reported normal smell sensitivity, i.e., none of them had a history of nasal/sinus disease, extensive exposure to chemicals with potential toxicity (including cigarette smoke) or long-term medical treatment.

Their age ranged from 18 to 26 years old ($M_{\text{age}} = 21.8 \pm 1.8$ years).

The study was conducted in accordance with the Declaration of Helsinki-Hong Kong and the study design was approved by the Human Protection Committee East Area II (Besançon, France). Each participant gave his/her written informed consent prior to inclusion in the study and a random number was assigned to each participant upon arrival.

2.2 | Stimuli

Odorants were selected among those usually used by panels of experts in Comté evaluation, and the nine odorants considered by experts as the most prominent were chosen: apricot (Meilleurduchef®),

58mL, ref: abri58, France), honey (Meilleurduchef®, 58mL, ref: miel58, France), orange (Meilleurduchef®, 58mL, ref: oran58, France), melted butter (Meilleurduchef®, 58mL, ref: beufon58, France), pound cake (Meilleurduchef®, 58mL, ref: bisquar58, France), fresh creamy (Meilleurduchef®, 58mL, ref: cremf58, France), croissant (Culinaide®, 55mL, France), toasted bread (Meilleurduchef®, 58mL, ref: paing58, France) and nut (Meilleurduchef®, 58mL, ref: noix58, France). The global odour of cheese was also included and named “Comté cheese” (Culinaide®, 55mL, France). These odorants are synthetic food odours, but the term food odour is used for ease of reading.

2.3 | Experimental procedure

The experiment was carried out in a quiet and well-ventilated room located in the University of Franche-Comté and equipped with individual booths. Upon arrival, participants were invited to give their written informed consent. For each stimulation condition (i.e., ortho- vs. retronasal presentation), all participants performed the test in two different sessions separated by a week and **randomized within participants. At the end of the experiment, participants filled out the Chemosensory Pleasure Scale (CPS), a 12-item self-report scale that assesses hedonic experience toward foods from both the smell and taste sensations. This consists of three factors: food, imagination and nature, which represent the capacity to experience pleasure while eating, anticipating food and smelling natural scent. Items were rated on a 6-point Likert scale ranging from 1 (“very false for me”) to 6 (“very true for me”).** The total score of CPS is between 12 and 72. Lower scores reflect a greater likelihood that participants have reduced hedonic smell and taste capacities. The CPS has good validity and high test-retest reliabilities in adult populations.⁴⁴

The tests took place between 10 and 11 am and all participants were asked not to consume any food or drink (except water) 2h before the test in order to minimize the satiety state effect on olfactory ratings.⁴⁵ The experimental room was ventilated 15min prior to each participant. The study was conducted with local health measures to fight SARS-CoV-2 pandemic.

2.4 | Stimulation procedure

In the orthonasal condition, participants smelled during a breathing cycle a piece of filter paper on which three drops of the odorant were placed beforehand.

The retronasal stimulation was based on the “straw” technique developed by Chen and Halpern⁴⁶ and used in recent studies.^{18,47} Six millilitres of each odorant were placed in a 30mL amber glass bottle. Participants were asked to pinch their nose and to inhale the fragrant air (containing the odour) through a straw placed in a hole of the bottle cap. Then, they had to hold their breath for a five seconds and exhale through the nose with their mouth closed.

Before the beginning of the experimental test, participants were instructed to train twice with the stimulation procedure using a specific odorant (lavender, Meilleurduchef®, 58mL, ref: lava58, France). After each retronasal stimulation, participants were asked to thoroughly rinse their mouth with mineral water. It should be noted that this technique does not allow to know the concentration of odorants at receptors site. Concentration may differ between the orthonasal and retronasal pathways which could potentially lead to differences in intensity perception and therefore hedonicity and familiarity ratings.

For both orthonasal and retronasal stimulations, the order of odorants presentation was randomized between individuals.

2.5 | Odour sensory ratings

Participants sat on a chair in an individual booth facing a screen computer. In both orthonasal and retronasal conditions, data were recorded with FIZZ Biosystems (Biosystèmes, Couternon, France), a sensory analysis software allowing automated data collection. In each experimental condition, odour hedonic ratings were evaluated using a visual analogue scale from -10 to +10 (“strongly unpleasant” to “strongly pleasant”). Odour intensity and familiarity ratings were evaluated with similar scales from 0 to +10 (“not intense/not familiar” to “very intense/very familiar”). The experimenter presented one by one in a randomized order, the ten odorant stimuli. The time interval between each stimulation was approximately two minutes. During the test, participants were not aware of the name of the odour.

2.6 | Data analysis

As only two factors (ortho- and retronasal stimulation) and three types of measures (i.e., hedonicity, intensity and familiarity) were considered, univariate statistical analysis was used in the present study.

First, to investigate differences in odour perception between the two pathways, repeated measures ANOVA were conducted on odour hedonic, intensity and familiarity ratings with Stimulation pathway (orthonasal, retronasal) and Odour (the ten odours used) as factors. Moreover, Spearman rank correlations were performed between ortho- and retronasal pathways for each sensory rating (i.e., hedonicity, intensity, familiarity). Significant results were considered for $p < .05$.

Second, participants were divided into two sub-groups according to their score on the CPS using a median split method. Given that 30 participants were included in this study, the median split method distributed the participants into two groups of 15. All participants with scores above the median score were classified as “CPS+” group, and all participants with score under the median score were classified as “CPS-” group. Repeated measures ANOVA were conducted, in both CPS+ and CPS- groups, on odour hedonic, intensity and familiarity

ratings with Stimulation pathway and Odour as factors. In addition, a two-way ANOVA was conducted on odour hedonic, intensity and familiarity ratings with CPS group and Odour as factors for orthonasal and retronasal stimulation pathways. Significant results were considered for $p < .05$.

3 | RESULTS

3.1 | Analysis of odour sensory ratings

Mean hedonic ratings are presented in Figure 1A. Statistical analysis did not show any significant interaction between stimulation pathway and all odours ($F_{(9, 261)} = 1.85$, NS, $\eta^2 = 0.060$). There was no significant effect of the Stimulation pathway ($F_{(1, 29)} = 3.29$, NS, $\eta^2 = 0.10$) and Odour factors ($F_{(9, 261)} = 0.61$, NS, $\eta^2 = 0.020$).

Mean intensity ratings are displayed in Figure 1B. No significant interaction was found between stimulation pathway and all odours ($F_{(9, 261)} = 0.57$, NS, $\eta^2 = 0.019$). Stimulation pathway had no significant main effect on ratings ($F_{(1, 29)} = 2.86$, NS, $\eta^2 = 0.089$). Moreover, there was no main effect of Odour factor ($F_{(9, 261)} = 1.04$, NS, $\eta^2 = 0.034$).

Mean familiarity ratings are displayed in Figure 1C. Results showed no significant interaction between stimulation pathway and all odours ($F_{(9, 261)} = 1.59$, NS, $\eta^2 = 0.052$). There was no main effect

of both Stimulation pathway ($F_{(1, 29)} = 0.82$, NS, $\eta^2 = 0.029$) and Odour factors ($F_{(9, 261)} = 1.02$, NS, $\eta^2 = 0.034$).

Data on correlations are displayed in Table 2. For both ortho- and retronasal stimulations, intensity and hedonicity were negatively correlated (orthonasal: $p < .05$; retronasal: $p < .05$), suggesting that hedonicity decreased when intensity increased. Results showed a positive correlation between familiarity and hedonicity (orthonasal: $p < .001$; retronasal: $p < .001$). Thus, the more familiar an odour, the more pleasant it is perceived. No correlation was found between intensity and familiarity in either ortho- and retronasal stimulation pathway.

3.2 | Analysis with chemosensory pleasure scale (CPS) scores

The median score obtained on the CPS was 60.5. Based on the median split procedure, participants were divided into two sub-groups: CPS+ group (including participants with scores above 60.5) and CPS- group (including participants with scores below 60.5).

Mean odour hedonic ratings for CPS+ and CPS- groups are presented in Figure 2A. Repeated measures ANOVA did not show any interaction effects between stimulation pathway and all odours in CPS+ ($F_{(9, 126)} = 0.54$, NS, $\eta^2 = 0.037$) and CPS- groups ($F_{(9, 126)} = 1.94$, NS, $\eta^2 = 0.12$). There was no significant effect of the stimulation

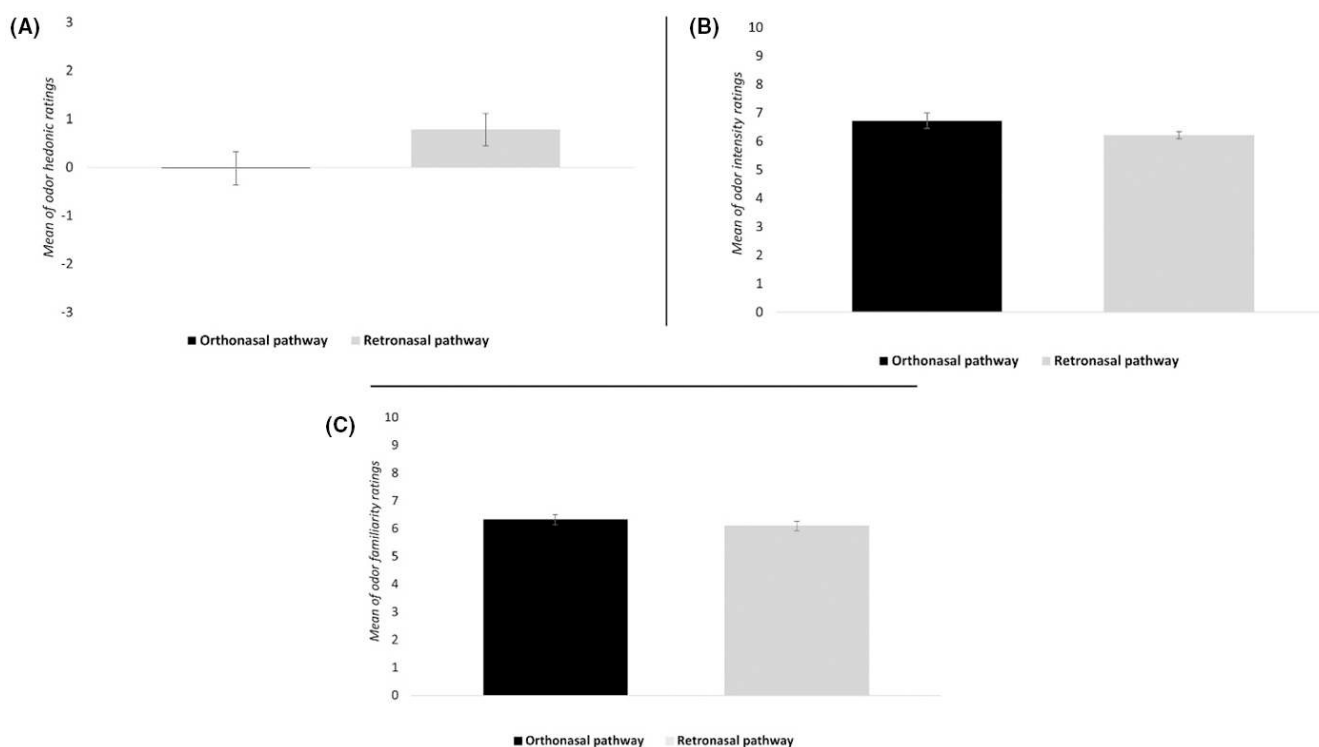


FIGURE 1 Mean odour sensory ratings (error bars indicate standard error of the mean) for 10 food odours after orthonasal and retronasal stimulation. A: Odour hedonic ratings were rated on a visual analogue scale ranging from -10 ("strongly unpleasant") to +10 ("strongly pleasant"). B: Odour intensity ratings were rated on a visual analogue scale ranging from 0 ("not intense") to +10 ("very intense"). C: Odour familiarity ratings were rated on a visual analogue scale ranging from 0 ("not familiar") to +10 ("very familiar").

	Orthonasal Stimulation		Retronasal Stimulation	
	Spearman ρ	p -value	Spearman ρ	p -value
Intensity/Hedonicity	-0.123	$p < .05$	-0.132	$p < .05$
Familiarity/Hedonicity	0.553	$p < .001$	0.576	$p < .001$
Intensity/Familiarity	0.048	NS	0.094	NS

TABLE 2 Spearman correlations for Intensity/Hedonicity, Familiarity/Hedonicity and Intensity/Familiarity for ortho-and retronasal stimulation pathways.

Note: Significant differences were considered for $p < .05$; NS: non-significant.

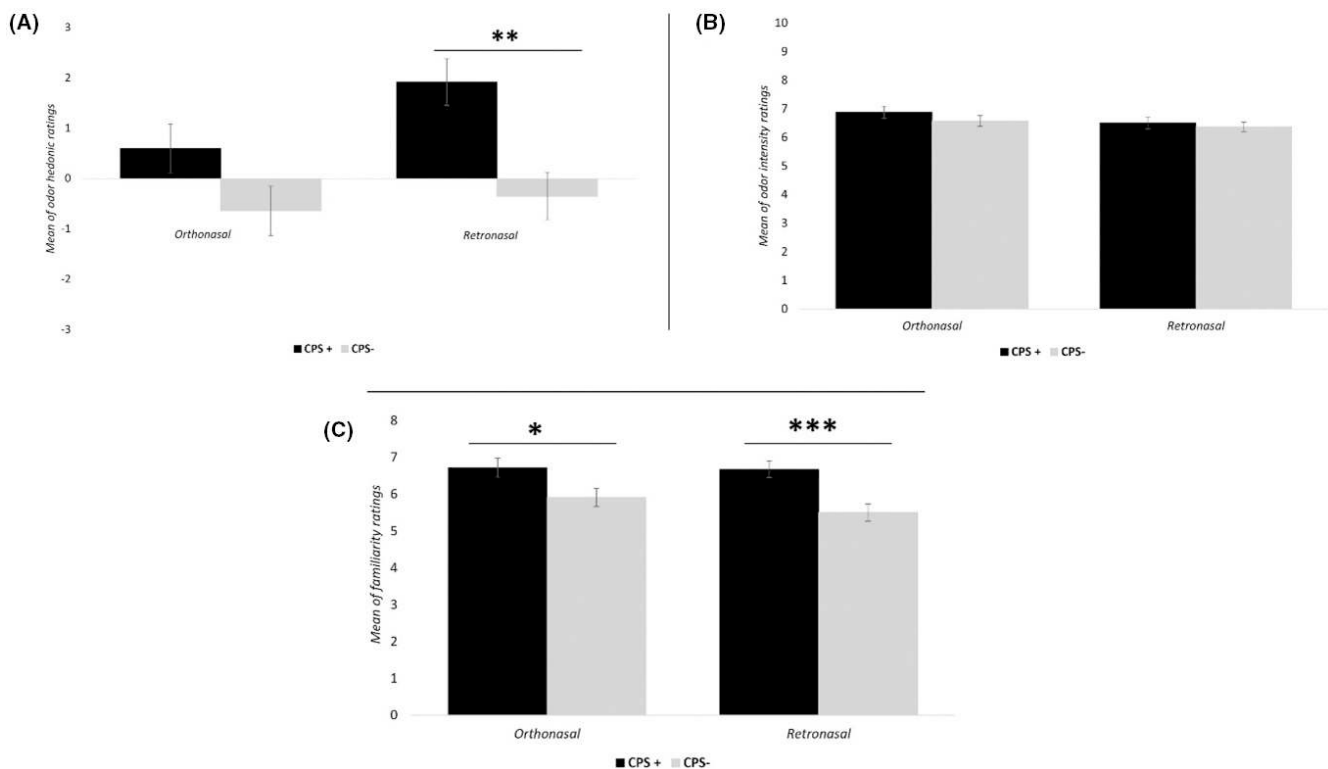


FIGURE 2 Mean odour sensory ratings (error bars indicate standard error of the mean) for CPS+ and CPS- groups after orthonasal and retronasal stimulation. A: Odour hedonic ratings were rated on a visual analogue scale ranging from -10 ("strongly unpleasant") to +10 ("strongly pleasant"). B: Odour intensity ratings were rated on a visual analogue scale ranging from 0 ("not intense") to +10 ("very intense"). C: Odour familiarity ratings were rated on a visual analogue scale ranging from 0 ("not familiar") to +10 ("very familiar"). Significant differences were noted by using * $p < .05$; ** $p < .01$; *** $p < .001$.

pathway in both groups (CPS +: $F_{(1,14)} = 3.33$, NS, $\eta^2 = 0.19$; CPS-: $F_{(1,14)} = 0.33$, NS, $\eta^2 = 0.023$) as well as Odour factor (CPS+: $F_{(9,126)} = 0.29$, NS, $\eta^2 = 0.020$; CPS-: $F_{(9,126)} = 0.84$, NS, $\eta^2 = 0.056$).

Data obtained with two-way ANOVA did not show any interaction between CPS group and Odour factor for orthonasal ($F_{(9,126)} = 0.57$, NS, $\eta^2 = 0.018$) and retronasal ($F_{(9,126)} = 0.47$, NS, $\eta^2 = 0.015$) pathways. However, results indicated a significant main effect of CPS group factor on odour hedonic ratings in the retronasal condition only ($F_{(1,14)} = 10.44$, $p < .01$, $\eta^2 = 0.035$). Specifically, CPS+ participants rated the retronasally presented odours as more pleasant than CPS- participants. The same trend was observed in orthonasal condition, although the difference did not reach statistical significance. There was no main effect of Odour factor in both orthonasal ($F_{(9,126)} = 1.02$, NS, $\eta^2 = 0.031$) and retronasal ($F_{(9,126)} = 1.06$, NS, $\eta^2 = 0.033$) conditions.

Mean intensity ratings for CPS+ and CPS- groups are presented in Figure 2B. Statistical analysis performed with repeated measures ANOVA did not show any interaction effects between Stimulation pathway and Odour factors in CPS+ ($F_{(9,126)} = 0.47$, NS, $\eta^2 = 0.032$) and CPS- ($F_{(9,126)} = 0.67$, NS, $\eta^2 = 0.045$) groups. In addition, no significant difference between the Stimulation pathways factor in both CPS+ ($F_{(1,14)} = 3.14$, NS, $\eta^2 = 0.18$) and CPS- ($F_{(1,14)} = 0.27$, NS, $\eta^2 = 0.019$) groups, as well as Odour factor (CPS +: $F_{(9,126)} = 0.67$, NS, $\eta^2 = 0.046$; CPS -: $F_{(9,126)} = 0.73$, NS, $\eta^2 = 0.049$).

Statistical analysis obtained with two-way ANOVA showed no significant interaction between Odour and CPS group factors (orthonasal: $F_{(9,126)} = 0.56$, NS, $\eta^2 = 0.017$; retronasal: $F_{(9,126)} = 0.06$, NS, $\eta^2 = 0.022$). Moreover, no difference was found between CPS+ and CPS- groups for orthonasal ($F_{(1,14)} = 1.15$, NS, $\eta^2 = 0.004$) and retronasal ($F_{(1,14)} = 1.30$, NS, $\eta^2 = 0.004$) pathways. There was no main

effect of Odour factor (orthonasal: $F_{(9,126)} = 0.45$, NS, $\eta^2 = 0.014$; retronasal: $F_{(9,126)} = 0.68$, NS, $\eta^2 = 0.021$).

Mean familiarity ratings for CPS+ and CPS- groups are presented in Figure 2C. Statistical analysis performed with repeated measures ANOVA did not show any interaction effects between Stimulation pathway and Odour factors in CPS+ ($F_{(9,126)} = 0.84$, NS, $\eta^2 = 0.056$) and CPS- ($F_{(9,126)} = 1.08$, NS, $\eta^2 = 0.071$) groups. In addition, there was no significant difference between the two stimulation pathways in both CPS+ ($F_{(1,14)} = 0.009$, NS, $\eta^2 = 0.0007$) and CPS- ($F_{(1,14)} = 1.50$, NS, $\eta^2 = 0.097$) groups as well as Odour factor (CPS+: $F_{(9,126)} = 0.67$, NS, $\eta^2 = 0.046$; CPS-: $F_{(9,126)} = 0.73$, NS, $\eta^2 = 0.049$).

Statistical results obtained with two-way ANOVA did not show any significant interaction between CPS group and Odour factors (orthonasal: $F_{(9,126)} = 1.21$, NS, $\eta^2 = 0.037$; retronasal: $F_{(9,126)} = 0.78$, NS, $\eta^2 = 0.024$). However, results clearly demonstrated a main effect of CPS group factor on familiarity ratings. Indeed, CPS+ participants rated odours as being more familiar than CPS- participants in both orthonasal ($F_{(1,14)} = 5.14$, $p < .05$, $\eta^2 = 0.018$) and retronasal ($F_{(1,14)} = 13.1$, $p < .001$, $\eta^2 = 0.044$) conditions. There was no main effect of Odour factor (orthonasal: $F_{(9,126)} = 1.06$, NS, $\eta^2 = 0.033$; retronasal: $F_{(9,126)} = 1.26$, NS, $\eta^2 = 0.038$).

4 | DISCUSSION

The first objective of the present study was to investigate perceptual responses to food odours evoked in orthonasal and retronasal presentation. The originality of this work was that for the first time, to the best of our knowledge, the evaluation of the three main dimensions of olfactory perception were considered.

Results obtained for odour hedonic, intensity and familiarity ratings did not show any significant difference between ortho- and retronasal pathways, which is consistent with previous studies in this field.^{13,17,23,31} For odour hedonic ratings, these findings confirmed those of previous studies showing no significant differences between the orthonasal and retronasal pathways for food odours.^{13,23} In terms of hedonicity, the only significant difference between the two pathways was found for a specific non-food odour (i.e., perfume).³¹

In terms of intensity ratings, odorants were perceived as similarly intense across both orthonasal and retronasal administration, which is consistent with previously published studies. Indeed, using another food odour (i.e. chocolate) Small et al.²³ did not find any difference. Differences in intensity perception between the two pathways were however demonstrated but only for non-food odours. Specifically, lavender, farnesol and butanol were rated significantly more intense when presented orthonasally than retronasally. Similarly, the orthonasally presented H_2S was rated stronger than the retronasally presented H_2S .¹⁷

Finally, in terms of familiarity ratings, the present study showed no difference between the two pathways. In this field of research, this parameter has almost never been taken into account. Only one recent study¹⁸ showed that retronasal odours were perceived as

less familiar, especially for odours with high edibility. The question of edibility is important because it is another relevant dimension in olfactory perception,⁴⁸ especially with regard to odour hedonic perception. Therefore, it would be interesting to include odour edibility ratings in future research in this area. In addition, the trigeminal component of odorants was not considered in this work. Yet, depending on the concentration, most odorants stimulate the trigeminal nerve⁴⁹⁻⁵¹ and it is agreed that the trigeminal system influences the perception of odour intensity⁵²⁻⁵⁴ and pleasantness.^{29,55} Further research could investigate whether odorants with a strong trigeminal component, such as menthol, could lead to different perceptual ratings between the two pathways.

In terms of correlations, and regardless of the stimulation pathway, significant correlations were found between intensity and hedonicity (the more intense an odour, the less pleasant it is judged) and between familiarity and hedonicity (the more familiar an odour, the more pleasant it is judged). It should be noted that the existence of a relation between intensity, familiarity and hedonicity is a reliable result in olfactory research (e.g.,^{27,32,56}). No correlation was found between intensity and familiarity for either ortho- or retronasal stimulations.

From a methodological point of view, the principal limitations in the study of retronasal odour perception are stimulus control, linked to the stimulation technique, and differences in airflow patterns. There are other retronasal stimulation devices^{17,23,31,57} than the one used in this study. Particularly, some studies used plastic tube positioned into the epipharynx under endoscopic control. For orthonasal stimulation, a similar stimulation design was used by placing a plastic tube into the anterior portion of the nasal cavity.^{17,23,31} This specific technique allows the control of the stimulation without the influence of simultaneous gustatory stimulation during retronasal stimulation. Indeed, it has been shown that some physiological factors related to gustatory function, such as salivation, enzymes, chewing..., could influence retronasal stimulation.⁵⁸ The straw technique used in the present work, and in recent studies,^{18,46,47} is another technique of retronasal stimulation in which no simultaneous gustatory stimulation occurs. This technique is non-invasive and allows a more ecological stimulation insofar as retronasal stimulation occurs during food intake, i.e., volatile molecules reach the olfactory epithelium via rhino-pharyngeal crossroad. In contrast to orthonasal olfaction, relatively little is known about airflow during retronasal olfaction. Ni et al.⁵⁹ reported that the flow rate during retronasal stimulation was lower than during orthonasal stimulation, but sufficient for efficient transport of volatile molecules. In addition, it has recently been suggested that sensorimotor processes regulate retronasal airflow to optimize delivery of volatile molecules to the olfactory epithelium.⁶⁰ Finally, the technique used in this study does not allow to know the concentrations of odorants at receptors sites, which may differ between ortho- and retronasal delivery systems. Nevertheless, our data showed similar perceived intensity between ortho- and retronasal pathways (with a relatively high level of perceived intensity). This suggests that the odorants concentration at the receptor sites

in the present study appears to be similar. In animals, reproducible fMRI (functional Magnetic Resonance Imagery) activation maps of the whole olfactory bulb were observed during both orthonasal and retronasal stimulation but retronasal stimulation required twice the orthonasal odour concentration to achieve similar response amplitudes in the olfactory bulb.⁹ Similar studies in humans are needed to compare activation levels in the olfactory bulb as a function of the stimulation pathway.

The second aim of the present work was to investigate whether differences in CPS scores, i.e., differences in the experience of smell and taste pleasure,⁴⁴ would lead to different odour sensory ratings between ortho- and retronasal pathways. Results showed no significant difference between the presentation pathways in both CPS+ and CPS- groups. Interestingly, different odour familiarity and hedonic ratings were obtained between CPS+ and CPS- groups. Specifically, odours were rated as more familiar and pleasant in the CPS+ group compared to the CPS- group in ortho- and retronasal conditions, although the difference in hedonic ratings in the orthonasal condition did not reach significance. These findings are consistent with the study of Zhao et al.⁴⁴ which showed that the total CPS score was positively correlated with the odour and taste pleasantness ratings. It should be noted that the most significant differences in odour familiarity and hedonic ratings between both groups occurred in the retronasal condition, which deserves further investigation.

Taken together, these findings revealed similar sensory responses to 10 food odours between the ortho- and retronasal pathways for the three main dimensions of olfactory perception. Based on previous studies in this area, perceptual differences between the two pathways appear to occur only for non-food odours. From a neurological perspective, there is evidence that ortho- and retronasal odour perceptions activate different neural responses in diverse areas of the brain.²³ Interestingly, it has been shown that different neural recruitment occurs depending on whether the odour represents a food or a non-food item.²³ However, when CPS scores were considered, there were clear differences in odour familiarity and hedonicity, particularly for the retronasal pathway. This suggests that, for food odours, differences in odour perception between ortho- and retronasal pathways, may be related to individual characteristics. Overall, these results also confirm the well-established inter-individual variability in odour perception, especially with regard to hedonic evaluation.³⁵ In this field, the main factors of variability are sex and age, which are known to influence the olfactory function and especially odour hedonic perception.^{36,38,61,62} Due to a non-homogenous number of men and women and a small age range, these effects were not considered in the present study and require further examination. Finally, olfactory deficits and in particular alterations in odour hedonic perception are well-described (in orthonasal stimulation) in patients with neurological pathologies, such as Alzheimer's⁶³ and Parkinson's diseases⁶⁴ or neuropsychiatric disorders.⁶⁵ However, retronasal perception in these specific populations has received little attention and warrants further investigation.

CONFLICT OF INTEREST STATEMENT

The authors declare no conflict of interest.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The data that support the findings of this study are available from the corresponding author upon reasonable request.

ORCID

Charlotte Bontempi  <https://orcid.org/0000-0002-2767-1870>

REFERENCES

1. Shepherd GM. *Neurogastronomy: how the Brain Creates Flavor and why it Matters*. Columbia University Press; 2012. doi:10.7312/shep15910
2. Rowe TB, Shepherd GM. The role of ortho-retronasal olfaction in mammalian cortical evolution. *J Comp Neurol*. 2016;524(3):471-495. doi:10.1002/cne.23802
3. Sun BC, Halpern BP. Identification of air phase retronasal and orthonasal odour pairs. *Chem Senses*. 2005;30(8):693-706. doi:10.1093/chemse/bji062
4. Stevenson RJ. An initial evaluation of the functions of human olfaction. *Chem Senses*. 2010;35(1):3-20. doi:10.1093/chemse/bjp083
5. Jacobs LF. The navigational nose: a new hypothesis for the function of the human external pyramid. *J Exp Biol*. 2019;222(Pt Suppl 1):jeb186924. doi:10.1242/jeb.186924
6. Blankenship ML, Grigorova M, Katz DB, Maier JX. Retronasal odor perception requires taste cortex but orthonasal does not. *Curr Biol*. 2019;29(1):62-69. doi:10.1016/j.cub.2018.11.011
7. Gautam SH, Short SM, Verhagen JV. Retronasal odor concentration coding in glomeruli of the rat olfactory bulb. *Front Integr Neurosci*. 2014;8:81. doi:10.3389/fnint.2014.00081
8. Gautam SH, Verhagen JV. Retronasal odor representations in the dorsal olfactory bulb of rats. *J Neurosci*. 2012;32(23):7949-7959. doi:10.1523/JNEUROSCI.1413-12.2012
9. Sanganahalli BG, Baker KL, Thompson GJ, et al. Orthonasal versus retronasal glomerular activity in rat olfactory bulb by fMRI. *NeuroImage*. 2020;212:116664. doi:10.1016/j.neuroimage.2020.116664
10. Spence C. Factors affecting odour-induced taste enhancement. *Food Qual Prefer*. 2022a;96:104393. doi:10.1016/j.foodqual.2021.104393
11. Bojanowski V, Hummel T. Retronasal perception of odors. *Physiol Behav*. 2012;107(4):484-487. doi:10.1016/j.physbeh.2012.03.001
12. Buettner A, Otto S, Beer A, Mestres M, Schieberle P, Hummel T. Dynamics of retronasal aroma perception during consumption: cross-linking on-line breath analysis with medico-analytical tools to elucidate a complex process. *Food Chem*. 2008;108(4):1234-1246. doi:10.1016/j.foodchem.2007.03.042
13. Hummel T, Heilmann S. Olfactory event-related potentials in response to ortho- and retronasal stimulation with odors related or unrelated to foods. *Int Dairy J*. 2008;18(8):874-878. doi:10.1016/j.idairyj.2007.10.010
14. Rozin P. « Taste-smell confusions » and the duality of the olfactory sense. *Percept Psychophys*. 1982;31(4):397-401. doi:10.3758/BF03202667
15. Amano S, Narumi T, Kobayakawa T, et al. Odor-induced taste enhancement is specific to naturally occurring temporal order and the respiration phase. *Multisens Res*. 2022;35(7-8):537-554. doi:10.1163/22134808-bja10080
16. Wilson KA. Individuating the senses of 'smell': Orthonasal versus retronasal olfaction. *Synthese*. 2021;199(1):4217-4242. doi:10.1007/s11229-020-02976-7

17. Heilmann S, Hummel T. A new method for comparing orthonasal and retronasal olfaction. *Behav Neurosci*. 2004;118(2):412-419. doi:10.1037/0735-7044.118.2.412
18. Pellegrino R, Hörberg T, Olofsson J, Luckett CR. Duality of smell: route-dependent effects on olfactory perception and language. *Chem Senses*. 2021;46:bjab025. doi:10.1093/chemse/bjab025
19. Voirol E, Daget N. Comparative study of nasal and retronasal olfactory perception. *J Food Sci Technol*. 1986;9:316-319.
20. Burdach KJ, Kroeze JHA, Köster EP. Nasal, retronasal, and gustatory perception: an experimental comparison. *Percept Psychophys*. 1984;36(3):205-208. doi:10.3758/BF03206360
21. Gaby JM, Bakke AJ, Baker AN, Hopfer H, Hayes JE. Individual differences in thresholds and consumer preferences for rotundone added to red wine. *Nutrients*. 2020;12(9):2522. doi:10.3390/nu12092522
22. Melzner J, Bitter T, Guntinas-Lichius O, Gottschall R, Walther M, Gudziol H. Comparison of the orthonasal and retronasal detection thresholds for carbon dioxide in humans. *Chem Senses*. 2011;36:435-441. doi:10.1093/chemse/bjr013
23. Small DM, Gerber JC, Mak YE, Hummel T. Differential neural responses evoked by orthonasal versus retronasal odorant perception in humans. *Neuron*. 2005;47(4):593-605. doi:10.1016/j.neuron.2005.07.022
24. Xiao W, Sun Z, Yan X, Gao X, Lv Q, Wei Y. Differences in olfactory habituation between orthonasal and retronasal pathways. *J Physiol Sci*. 2021;71(1):36. doi:10.1186/s12576-021-00822-0
25. Hannum M, Stegman MA, Fryer JA, Simons CT. Different olfactory percepts evoked by orthonasal and retronasal odorant delivery. *Chem Senses*. 2018;43(7):515-521. doi:10.1093/chemse/bjy043
26. Pierce J, Halpern BP. Orthonasal and retronasal odorant identification based upon vapor phase input from common substances. *Chem Senses*. 1996;21(5):529-543. doi:10.1093/chemse/21.5.529
27. Moskowitz HR, Dravnieks A, Klarman LA. Odor intensity and pleasantness for a diverse set of odorants. *Percept Psychophys*. 1976;19(2):122-128. doi:10.3758/BF03204218
28. Köster EP. The specific characteristics of the sense of smell. In: Rouby C, Schaal B, Dubois D, Gervais R, Holley A, eds. *Olfaction, Taste, and Cognition*. Cambridge University Press; 2002:27-43. doi:10.1017/CBO9780511546389.007
29. Licon CC, Manesse C, Dantec M, Fournel A, Bensafi M. Pleasantness and trigeminal sensations as salient dimensions in organizing the semantic and physiological spaces of odors. *Sci Rep*. 2018;8(1):8444. doi:10.1038/s41598-018-26510-5
30. Zarzo M. Hedonic judgments of chemical compounds are correlated with molecular size. *Sensors*. 2011;11(4):3667-3686. doi:10.3390/s110403667
31. Frasnelli J, Ungermaier M, Hummel T. Ortho- and retronasal presentation of olfactory stimuli modulates odor percepts. *Chemosens Percept*. 2008;1:9-15. doi:10.1007/s12078-007-9000-2
32. Distel H, Ayabe-Kanamura S, Martinez-Gomez M, et al. Perception of everyday odors: correlation between intensity, familiarity and strength of hedonic judgement. *Chem Senses*. 1999;24(2):191-199. doi:10.1093/chemse/24.2.191
33. Doty RL. An examination of relationships between the pleasantness, intensity, and concentration of 10 odorous stimuli. *Percept Psychophys*. 1975a;17(5):492-496. doi:10.3758/BF03203300
34. Henion KE. Odor pleasantness and intensity: a single dimension? *J Exp Psychol*. 1971;90(2):275-279. doi:10.1037/h0031549
35. Rouby C, Pouliot S, Bensafi M. Odor hedonics and their modulators. *Food Qual Prefer*. 2009;20(8):545-549. doi:10.1016/j.foodqual.2009.05.004
36. Bontempi C, Jacquot L, Brand G. Sex differences in odor hedonic perception: an overview. *Front Neurosci*. 2021;15:1384. doi:10.3389/fnins.2021.764520
37. Spence C. Do men and women really live in different taste worlds? *Food Qual Prefer*. 2019;73:38-45. doi:10.1016/j.foodqual.2018.12.002
38. Jousain P, Thevenet M, Rouby C, Bensafi M. Effect of aging on hedonic appreciation of pleasant and unpleasant odors. *PLoS One*. 2013;8(4):e61376. doi:10.1371/journal.pone.0061376
39. Bontempi C, Jacquot L, Brand G. Diet and odor hedonic ratings: comparative study between vegetarians, flexitarians, and omnivores. *Nutr Neurosci*. 2022a;1-11:1-11. doi:10.1080/1028415X.2022.2145425
40. Bontempi C, Jacquot L, Brand G. A study on the relationship between odor hedonic ratings and individual odor detection threshold. *Sci Rep*. 2022b;12(1):1. doi:10.1038/s41598-022-23068-1
41. Chen D, Dalton P. The effect of emotion and personality on olfactory perception. *Chem Senses*. 2005;30:345-351. doi:10.1093/chemse/bji029
42. Spence C. What is the link between personality and food behavior? *Curr Res Food Sci*. 2022b;5:19-27. doi:10.1016/j.crf.2021.12.001
43. Wrzesniewski A, Mccauley C, Rozin P. Odor and affect: individual differences in the impact of odor on liking for places, things and people. *Chem Senses*. 1999;24(6):713-721.
44. Zhao J-B, Wang Y-L, Ma Q-W, Zhao J-B, Zhang X-Y, Zou L-Q. The chemosensory pleasure scale: a new assessment for measuring hedonic smell and taste capacities. *Chem Senses*. 2019;44(7):457-464. doi:10.1093/chemse/bjz040
45. O'Doherty J, Rolls ET, Francis S, et al. Sensory-specific satiety-related olfactory activation of the human orbitofrontal cortex. *Chem Senses*. 2000;11(4):399-403. doi:10.1093/chemse/25.4.399
46. Chen V, Halpern BP. Retronasal but not oral-cavity-only identification of « purely olfactory » odorants. *Chem Senses*. 2007;32(2):107-118. doi:10.1093/chemse/bjm069
47. Yoshino A, Pellegrino R, Luckett CR, Hummel T. Validation study of a novel approach for assessment of retronasal olfactory function with combination of odor thresholds and identification. *Eur Arch Otorhinolaryngol*. 2021;278(10):3847-3856. doi:10.1007/s00405-021-06687-8
48. Zarzo M. Psychologic dimensions in the perception of everyday odors: pleasantness and edibility. *J Sens Stud*. 2008;23(3):354-376. doi:10.1111/j.1745-459X.2008.00160.x
49. Doty RL. Intranasal trigeminal detection of chemical vapors by humans. *Physiol Behav*. 1975b;14(6):855-859. doi:10.1016/0031-9384(75)90081-5
50. Doty RL, Brugger WE, Jurs PC, Orndorff MA, Snyder PJ, Lowry LD. Intranasal trigeminal stimulation from odorous volatiles: psychometric responses from anosmic and normal humans. *Physiol Behav*. 1978;20(2):175-185. doi:10.1016/0031-9384(78)90070-7
51. Wysocki CJ, Cowart BJ, Radil T. Nasal trigeminal chemosensitivity across the adult life span. *Percept Psychophys*. 2003;65(1):115-122. doi:10.3758/bf03194788
52. Cain WS. Contribution of the trigeminal nerve to perceived odor magnitude. *Ann N Y Acad Sci*. 1974;237:28-34. doi:10.1111/j.1749-6632.1974.tb49841.x
53. Cain WS. Olfaction and the common chemical sense: some psychophysical contrasts. *Sens Processes*. 1976;1(1):57-67.
54. Cometto-Muñiz JE, Hernández SM. Odorous and pungent attributes of mixed and unmixed odorants. *Percept Psychophys*. 1990;47(4):391-399. doi:10.3758/bf03210879
55. Brand G. Olfactory/trigeminal interactions in nasal chemoreception. *Neurosci Biobehav Rev*. 2006;30:908-917. doi:10.1016/j.neubiorev.2006.01.002
56. Bensafi M, Rouby C, Farget V, Bertrand B, Vigoroux M, Holley A. Autonomic nervous system responses to odors: the role of pleasantness and arousal. *Chem Senses*. 2002;27(8):703-709. doi:10.1093/chemse/27.8.703

57. Özay H, Çakır A, Ecevit MC. Retronasal olfaction test methods: a systematic review. *Balkan Med J.* 2019;36(1):49-59. doi:10.4274/balkanmedj.2018.0052
58. Goldberg EM, Wang K, Goldberg J, Aliani M. Factors affecting the ortho- and retronasal perception of flavors: a review. *Crit Rev Food Sci Nutr.* 2018;58(6):913-923. doi:10.1080/10408398.2016.1231167
59. Ni R, Michalski MH, Brown E, et al. Optimal directional volatile transport in retronasal olfaction. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2015;112(47):14700-14704. doi:10.1073/pnas.1511495112
60. Cousens GA, Fotis MM, Bradshaw CM, Ramirez-Alvarado YM, McKittrick CR. Characterization of Retronasal airflow patterns during intraoral fluid discrimination using a low-cost. *Open-Source Biosensing Platform Sensors.* 2022;22(18):6817. doi:10.3390/s22186817
61. Sorokowski P, Karwowski M, Misiak M, et al. Sex differences in human olfaction: a meta-analysis. *Front Psychol.* 2019;10:242. doi:10.3389/fpsyg.2019.00242
62. Vieillard S, Ronat L, Baccarani A, Schaal B, Baudouin JY, Brochard R. Age differences in olfactory affective responses: evidence for a positivity effect and an emotional dedifferentiation. *Aging Neuropsychol Cognit.* 2020;28:570-583. doi:10.1080/13825585.2020.1799926
63. Joussain P, Bessy M, Fournel A, et al. Altered affective evaluations of smells in Alzheimer's disease. *J Alzheimer's Dis.* 2016;49(2):433-441. doi:10.3233/JAD-150332
64. Utz KS, Martini M, Mrochen A, et al. A multisensory deficit in the perception of pleasantness in Parkinson's disease. *J Parkinsons Dis.* 2021;11:2035-2045. doi:10.3233/JPD-212812
65. Atanasova B, El-Hage W, Chabanet C, Gaillard P, Belzung C, Camus V. Olfactory anhedonia and negative olfactory alliesthesia in depressed patients. *Psychiatry Res.* 2010;176(2-3):190-196. doi:10.1016/j.psychres.2008.11.016

How to cite this article: Bontempi C, Corbelin P, Brand G, Jacquot L. Ortho- and Retronasal stimulations with specific food odours: Hedonic and familiarity ratings are related to chemosensory pleasure scale (CPS) scores. *Flavour Fragr J.* 2023;00:1-10. doi:10.1002/ffj.3743