Vers un rôle central, contextuel et conditionnel de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition

Valentin Magnon

▶ **To cite this version:**

Valentin Magnon. Vers un rôle central, contextuel et conditionnel de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition. Psychologie. Université Clermont Auvergne, 2023. Français. NNT : 2023UCFA0030 . tel-04382714

HAL Id: tel-04382714

https://theses.hal.science/tel-04382714

Submitted on 9 Jan 2024

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

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

Vers un rôle central, contextuel et conditionnel de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition

Thèse en Psychologie Cognitive

Présentée en vue de l'obtention du grade de : Docteur en Psychologie Cognitive

Université Clermont Auvergne

École doctorale n 370, Lettres, Sciences Humaines et Sociales (LSHS)
LAboratoire de Psychologie Sociale et COgnitive (LAPSCO)

Soutenue publiquement le 05 juin 2023

Par Valentin MAGNON

Sous la direction des Professeurs Guillaume VALLET et Frédéric DUTHEIL

Composition du jury :

Marie-France MARIN Professeure à l'Université du Québec à Montréal	Rapporteure
Sylvain LABORDE Professeur à l'Université allemande du sport de Cologne	Rapporteur
Pascale PIOLINO Professeure à l'Université de Paris,	Examinatrice
Martial MERMILLOD Professeur à l'Université Grenoble Alpes	Examinateur
Guillaume VALLET Maître de conférence, HDR, Université Clermont Auvergne	Co-Directeur
Frédéric DUTHEIL Professeur et praticien hospitalier, Université Clermont Auvergne	Co-Directeur

Remerciements

Faire une thèse en doctorat est une expérience initiatique très enrichissante intellectuellement et personnellement. Je n'aurais pas eu la chance de vivre cette expérience sans mes deux directeurs de thèse, Guillaume Vallet et Frédéric Dutheil que je souhaite vivement remercier. Durant ces années de thèse, vous avez réussi à me donner la liberté d'explorer mes idées, de me suivre dans mes propositions les plus farfelues et en même temps de m'amener à ne pas oublier les priorités. Vous m'avez aussi donné la chance de faire des erreurs et d'apprendre de chacune d'elles, avec bienveillance et ouverture d'esprit, pour me guider vers le chercheur que j'aspire à devenir. Merci aussi pour votre sympathie, pour les traits d'humour, les conversations passionnantes, le soutien, et les nombreux conseils que vous avez eu la gentillesse de me partager. J'ai beaucoup de chance.

Je souhaite également vivement remercier les membres du jury, Sylvain Laborde, Marie-France Marin, Martial Mermillod et Pascal Piolino pour avoir accepter de lire cette thèse de doctorat et d'en évaluer la qualité. Je suis sûr que leurs réflexions me seront précieuses pour améliorer la qualité de mon travail. Je souhaite adresser un remerciement particulier à Martial Mermillod qui m'a offert de nombreux conseils qui ont guidé mes réflexions lors des comités de suivi de thèse auxquels il a accepté de participer.

Une thèse, "je dirais que c'est d'abord des rencontres" pour paraphraser un célèbre scribe. Je suis très heureux d'avoir vécu ces années auprès de mes ami.e.s et collègues au Lapsco. Pour nos soirées arrosées (un petit jus de tomate en votre honneur), pour nos discussions passionnantes, nos rires partagés et nos *running gags* qui mettent du baume au coeur et votre soutien continuel : merci à Alicia, Anaïs, Anthony, Amhed, Bertrand, Birsen, Boris, Bruno, Catherine, Cédric, Cédrine, Clément, Dounia, Dylan, Fabio, Flavien, Guillaume, Isabelle, Jeremy, Joffrey, Johann, Julia, Julie, Julien, Laurie, Léa, Lisa, Loreleï, Lucas, Kamilla, Klára, Mariana, Mathilde, Marie, Maya, Medhi, Michael, Nadia, Nele, Nestor, Ophélie, Pablo, Pierre, Rhea, Romàn, Solènne, Sophie, Stéphane, Sylvain, Rosie, Quentin, Véronique, Victor. Un merci tout particulier à Alicia Fournier qui m'a invité à venir voir sa soutenance de thèse lorsque j'étais en 3^{me} année de licence, ses travaux de thèse ont ouvert des intérêts scientifiques qui m'ont guidé dans mes réflexions jusqu'à lors. Merci également à Catherine Auxiette et Laurie Mondillon qui m'ont fait

confiance et qui m'ont tant appris durant mes deux années de Master. Je souhaite exprimer toute ma gratitude à Aurélie Nebout dont l'amitié m'accompagne depuis notre rencontre à Psynergy en Master 2. Un merci chaleureux également à Maya Corman que j'ai rencontrée dès ma 2^{me} année de Licence, et qui n'a jamais cessé de croire en moi et de m'encourager, merci pour ton amitié. Je souhaite également remercier Jordan Mille, Rudy Purkart pour ces belles collaborations scientifiques. Jordan a toujours été présent pour échanger sur des sujets passionnants qui ont enrichi mon esprit crique. Un grand merci de tout coeur à Amhed (*aka* Poto), pour toutes ces belles expériences que nous avons partagées, rigoler ensemble est le meilleur des anti-stress naturel au cours d'une thèse (en toute technique d'arrosage !). Merci aussi à Cédrine (*aka* seigneuresse des ténèbres) et Rosie pour nos sorties (souvent à la taverne du Baraka) qui furent des oasis de paix lors des moments stressants. J'aimerais exprimer également ma gratitude à Bruno Corbara, qui a eu la gentillesse de partager avec moi son expertise, toujours avec chaleur humaine, qui a nourri mes réflexions. Toute ma reconnaissance à Benjamin Boller aussi pour ses conseils précieux, sa générosité et les nombreuses discussions que nous avons eues autour d'un plateau de suhis et de makis.

Mes remerciements vont également aux membres de la Catech, au personnel administratif et, plus largement, à l'ensemble des membres du laboratoire qui assure la viabilité de la recherche scientifique et de l'enseignement. Merci à tous les étudiantes et étudiants de 1^{re} année de Master que j'ai eu l'opportunité de co-encadrer durant ma thèse pour leur investissement, leur motivation et le travail fourni. Je tiens également à remercier chaleureusement les participantes et participants qui ont contribué aux études réalisées au cours de cette thèse de doctorat. Sans vous, cette thèse n'existerait pas. Merci en particulier à Camille Ollier et Josiane Quinsat qui ont eu, non seulement, la gentillesse de participer à une de mes études, mais aussi, de m'avoir soutenu le reste de ma thèse et d'être devenues des précieuses amies.

Un grand merci également à l'ensemble des étudiants que j'ai pu avoir en cours, l'enseignement a été une expérience très riche qui m'a beaucoup appris. Vous avoir en cours a été un enseignement en soi. Merci pour vos encouragements en cette fin de thèse, votre soutien chaleureux et vos beaux cadeaux (je prendrai bien soin de la peluche Totoro et de l'unique "carte tunicier", merci !), je vous souhaite le meilleur dans les années à venir !

Enfin, je tourne toute ma reconnaissance vers ma famille pour leur soutien indéfectible, leur présence, et leur acceptation inconditionnelle de mon côté chercheur un peu perché.

Résumé

Dans l'Égypte ancienne, le cœur était considéré comme le siège de l'intelligence, de la mémoire et des émotions, et non le cerveau. Quelques siècles plus tard, des données de plus en plus nombreuses en psychophysiologie ont confirmé le rôle des signaux cardiovasculaires dans les processus mentaux, soulignant que, en plus du cerveau le cœur participerait à la cognition. La question alors se pose : *Dans quelle mesure et selon quelles conditions l'adaptation cardiovasculaire est susceptible de contraindre la cognition ?* Cette thèse de doctorat avait pour objectif d'étudier la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et plus précisément de proposer une vision intégrative des contingences nécessaires à l'existence de cette relation. Sur la base des travaux en psychophysiologie, l'indice reconnu et établi pour indexer l'adaptation cardiovasculaire, sous-tendue par l'activité du nerf vague, est la variabilité du rythme cardiaque qui désigne les variations naturelles dans l'intervalle temporel entre chaque battement cardiaque adjacent. Cet indice reflète l'efficacité du système nerveux autonome à promouvoir l'adaptation de l'organisme aux contraintes situationnelles pour maintenir un état homéostatique. Ainsi ce biomarqueur des capacités d'autorégulation d'un organisme a été largement étudié en relation avec un large éventail de variables cognitives, conduisant à l'émergence de propositions de modélisation de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition. Le modèle psychophysiologique le plus prédominant dans la littérature, l'intégration neuroviscérale (Thayer et al., 2009), postule une relation statique entre l'adaptation cardiovasculaire (mesurée ici comme un indice d'adaptation générale) et la cognition. L'originalité de cette thèse de doctorat consistait à proposer une vision dynamique de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition sous l'angle des approches incarnées de la cognition pour générer de nouvelles hypothèses testées par les trois études présentées ici. Les approches incarnées de la cognition offrent une grille de lecture qui introduit (1) la cognition comme étant ancrée dans un couplage dynamique entre l'organisme et son environnement, (2) la notion de représentations dynamiques et émergentes et (3) l'importance des mécanismes cognitifs contraignant ces représentations cognitives. La variabilité du rythme cardiaque comme indice d'adaptation cardiovasculaire devrait jouer un rôle dans la performance cognitive à une tâche, particulièrement durant le couplage entre l'organisme et cette tâche. Ainsi, les modulations de variabilité du rythme

cardiaque *in situ* prédiraient davantage les performances à une tâche cognitive que la variabilité du rythme cardiaque au repos (*Hypothèse 1*). Cette hypothèse a été testée dans l'*Étude 1* qui indique que les modulations de la variabilité du rythme cardiaque lors d'une tâche cognitive (indexant les capacité d'autorégulation *in situ*) prédisent davantage la performance à une tâche de prise de décision que la variabilité du rythme cardiaque au repos (indexant les capacités d'autorégulation générales).

En plus de la considération *in situ* de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition, il est également important de tenir compte des contraintes exercées par la tâche. Plus particulièrement, l'avantage des approches incarnées est d'offrir une vision de la cognition comme l'émergence de représentations cognitives dynamiques contraintes par des mécanismes cognitifs mobilisés lors du couplage entre l'organisme et certaines contraintes situationnelles dans un objectif d'adaptation de l'organisme à l'environnement. La variabilité du rythme cardiaque, comme indice des capacités d'autorégulation pourrait participer à la cognition uniquement lorsque la tâche entraîne des contraintes situationnelles suffisamment élevées et implique des processus d'auto-régulation (*Hypothèse 2*). Dans une tâche de discrimination mnésique, l'*Étude 2* teste l'association entre la variabilité du rythme cardiaque et la performance cognitive en manipulant les contraintes associées à la tâche (un écart perceptif entre les cibles à rappeler et les leurres faible *vs.* élevé). Les résultats révèlent que la variabilité du rythme cardiaque prédit positivement la performance mnésique uniquement dans la condition impliquant de fortes contraintes cognitives (faible écart perceptif).

Les capacités d'autorégulation semblent donc essentielles au couplage entre l'organisme et les contraintes de son environnement. Les approches incarnées prédisent également que l'intégration de ces capacités devrait jouer un rôle dans la cognition et plus particulièrement dans la perception des possibilités d'action dans l'environnement. Les processus perceptifs et sensoriels seraient fondamentalement inséparables de l'action et de la motricité (cycle perception-action). L'intégration des capacités d'autorégulation peut être mesurée par l'intéroception qui correspond à l'intégration cérébrale des signaux provenant de l'intérieur du corps, qui fournit une cartographie du paysage interne du corps. Selon une perspective incarnée de la cognition, l'intégration intéroceptive de l'information cardiaque permettrait l'influence de l'adaptation cardiovasculaire sur la perception visuelle liée à l'action lors de la déviation d'un état homéostatique, c'est à dire un potentiel physiologique d'action limité (*Hypothèse 3*). Le cycle perception-action prédit par les approches incarnées de la cognition conduit à l'hypothèse que les changements intéroceptifs du potentiel physiologique d'action (e.g. porter un sac à dos lourd) devraient contraindre la perception des possibilités d'action dans l'environnement (par exemple, percevoir

l'angle d'une pente de colline). En accord avec cette prédiction, l'*Étude 3* indique que l'intégration intéroceptive d'un potentiel physiologique d'action limité, lors du port d'un sac à dos lourd, prédit une surestimation de l'estimation de l'angle de pente de collines (perception de possibilités d'action limitées).

Ces résultats empiriques ont été discutés et ont servi de base pour la proposition d'un modèle théorique à deux voies du rôle de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition qui propose que l'adaptation cardiovasculaire *in situ* participe à la cognition uniquement (1) lorsque la situation implique une intégration extéroceptive de contraintes cognitives (*voie 1*) ou une intégration intéroceptive de contraintes physiologiques (*voie 2*), et (2) lorsque ces contraintes requièrent des mécanismes d'auto-régulation pour la réalisation de la tâche.

Abstract

In ancient Egypt, the heart was considered the seat of intelligence, memory and emotion, not the brain. A few centuries later, increasing evidence from psychophysiology confirmed the role of cardiovascular signals in mental processes, emphasising that, in addition to the brain, the heart is involved in cognition. The question then arises : To what extent and under what conditions is cardiovascular adaptation likely to constrain cognition ? The aim of this doctoral thesis was to study the relationship between cardiovascular adaptation and, more precisely, to propose an integrative vision of the contingencies necessary for the existence of this relationship. Based on work in psychophysiology, the recognised and established index of cardiovascular adaptation, underpinned by vagus nerve activity, is heart rate variability, which refers to the natural variations in the time interval between each adjacent heartbeat. This index reflects the effectiveness of the autonomic nervous system in promoting the body's adaptation to situational stresses to maintain a homeostatic state. Thus this bio-marker of an organism's self-regulatory abilities has been extensively studied in relation to a wide range of cognitive variables which has allowed proposals to emerge for modelling the relationship between cardiovascular adaptation and cognition. The most predominant psychophysiological model in the literature, neurovisceral integration (Thayer et al., 2009) postulates a static relationship between cardiovascular adaptation (measured here as an index of general adaptation) and cognition, circumscribing the influence of cardiovascular adaptation to high-level cognitive functions. The originality of this PhD thesis was to propose to bring together the data collected on the relationship between cardiovascular adaptation and cognition with embodied approaches to cognition to generate new hypotheses that were the subject of the three studies presented here. Embodied approaches to cognition offer a framework that introduces (1) cognition as embedded in a dynamic coupling between the organism and its environment, (2) the notion of dynamic and emergent representations and (3) the importance of cognitive mechanisms constraining these cognitive representations. Heart rate variability as an index of cardiovascular adaptation is expected to play a role in cognitive performance on a task, particularly during the coupling between the organism and the task. Thus, in situ heart rate variability modulations would predict performance on a cognitive task more than resting heart rate variability (Hypothesis 1). This

hypothesis was tested in Study 1, which indicated that modulations of heart rate variability during a cognitive task (indexing in situ self-regulatory capacity) are more predictive of performance on a decision making task than resting heart rate variability (indexing general self-regulatory capacity).

In addition to the in situ consideration of cardiovascular adaptation in cognition, it is also important to consider the constraints exerted by the task. In particular, the advantage of embodied approaches is that they offer a view of cognition as the emergence of dynamic cognitive representations constrained by cognitive mechanisms mobilised during the coupling between the organism and certain situational constraints in order to adapt the organism to the environment. Heart rate variability, as an index of self-regulation capacities, could participate in cognition only when the task involves sufficiently high situational constraints and implies self-regulation processes (Hypothesis 2). In a memory discrimination task, Study 2 tests the association between heart rate variability and cognitive performance by manipulating the constraints associated with the task (a low vs. high perceptual gap between recall targets and decoys). The results reveal that heart rate variability positively predicts memory performance only in the condition involving high cognitive constraints (low perceptual gap).

Thus, self-regulatory abilities appear to be essential for the coupling between the organism and the constraints of its environment. Embodied approaches also predict that the integration of these capacities should play a role in cognition and especially in the perception of action possibilities in the environment. Perceptual and sensory processes would be fundamentally inseparable from action and motor skills (perception-action cycle). The integration of self-regulatory capacities can be measured by interoception, which corresponds to the brain's integration of signals from within the body, providing a map of the body's internal landscape. According to an embodied perspective of cognition, the interoceptive integration of cardiac information would allow the influence of cardiovascular adaptation on action-related visual perception when deviating from a homeostatic state, i.e. a limited physiological action potential (Hypothesis 3). The perception-action cycle predicted by embodied approaches to cognition leads to the hypothesis that interoceptive changes in physiological action potential (e.g. carrying a heavy backpack) should constrain the perception of action possibilities in the environment (e.g. perceiving the angle of a hillside). Consistent with this prediction, Study 3 indicates that the interoceptive integration of a limited physiological action potential, when carrying a heavy backpack, predicts an overestimation of hill slope angle estimation (perception of limited action possibility).

These empirical results were discussed and formed the basis for the proposal of a two-pathway theoretical model of the role of cardiovascular adaptation in

cognition which proposes that in situ cardiovascular adaptation participates in cognition only (1) when the situation involves exteroceptive integration of cognitive constraints (pathway 1) or interoceptive integration of physiological constraints (pathway 2), and (2) when these constraints require self-regulatory mechanisms for task performance.

Table des matières

Table des figures **xi**

Avant-propos **1**

Fondements théoriques et appuis empiriques **3**

Une perspective historique et philosophique 3

Situation de la question de recherche 6

1 Description anatomique et neuro-fonctionnelle de la relation cœur-cerveau **10**

1.1 Anatomie fonctionnelle du cœur 10

1.2 La variabilité du rythme cardiaque comme indice d'adaptation cardiovasculaire 13

2 La relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition : Une vue psychophysiologique **24**

2.1 Adaptation cardiovasculaire et traitement émotionnel 25

2.2 Adaptation cardiovasculaire et les autres fonctions cognitives 31

3 Les modèles théoriques psychophysiologiques de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition **40**

3.1 Le modèle de la cohérence psychophysiologique 41

3.2 La théorie polyvagale 45

3.3 Le modèle de l'intégration neuroviscèrale 49

3.4 La théorie du tank vagal 53

3.5 Une perspective davantage "intégrée" de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition 56

4 Vers un rôle central contextuel et conditionnel de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition : Une perspective incarnée et située **58**

4.1 Le paradigme énactiviste 59

4.2 Les approches incarnées et situées de la cognition 62

4.3 Problématique et hypothèses théoriques 66

5 L'adaptation cardiovasculaire in situ comme possible déterminant de la cognition ? **74**

5.1 Abstract 76

5.2 Introduction 77

5.3 Method 79

5.4 Results 84

5.5 Discussion 84

5.6 Authors' contributions 89

5.7 Funding 89

5.8 Declaration of interest 89

5.9 Ethics approval 89

5.10 Data availability statement 89

Résumé **90**

6 Une relation entre adaptation cardiovasculaire et performances cognitives observée dans des conditions demandant des processus adaptatifs **92**

6.1 Abstract 94

6.2 Introduction 95

6.3 Method 96

6.4 Results 102

6.5 Discussion 102

6.6 Acknowledgments 106

6.7 Author contributions 106

6.8 Data Availability Statement 106

Résumé **107**

7 Une perception adaptée, quand l'état intéroceptif de l'organisme varie de la ligne de base ? 109

7.1 Abstract . . . 111
7.2 Introduction . . . 112
7.3 Method . . . 114
7.4 Results . . . 120
7.5 Discussion . . . 122
7.6 Funding . . . 126
7.7 Author contributions . . . 126
7.8 Data availability statement . . . 126

Résumé 127

8 Discussion générale 129

8.1 Rappel de la problématique générale . . . 131
8.2 Synthèse et discussion des résultats expérimentaux . . . 135
8.3 Vers un modèle à deux voies du rôle de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition . . . 143
8.4 Conclusion . . . 164

Appendices

A Première Annexe : Liste des publications 168

B Deuxième Annexe : Cardiofréquencemètres utilisés 171

C Troisième Annexe : Stimuli de la tâche de discrimination ménsique 173

D Quatrième Annexe : Stimuli de la tâche de perception de pentes de collines 175

Bibliographie 177

Table des figures

1.1 Anatomie cardiaque 11
1.2 Description du cycle cardiaque 12
1.3 Principales fonctions du système nerveux autonome 16
1.4 Description de la relation coeur-cerveau 18
1.5 Nombre de publications sur la variabilité du rythme cardiaque par année 20

2.1 Résultats méta-analytiques de la relation entre variabilité du rythme cardiaque et fonctions exécutives 33

3.1 Tracès cardiaque sinusoïdale de cohérence et de non-cohérence cardiaque, crédit : institut HeartMath. 43
3.2 Représentation de la thèorie Polyvagale 48
3.3 Description du modèle de l'intégration neuroviscérale 51
3.4 Description des trois Rs de la théorie du Tank vagal 55

4.1 Nature des représentations dans la cognition incarnée 64

5.1 Description de l'Iowa Gambling Task 82
5.2 Comparaison des modèles statistiques pour tester le rôle des modulations vagales dans la prise de déciision 85
5.3 Relation entre les modulations vagales et la prise de décision 86

6.1 Présentation des stimuli de la tâche de discrimination mnésique . . 99
6.2 Procédure de la tâche de discrimination mnésique 100
6.3 Relation entre activité vagale et discrimination mnésique dans la condition de faible distinctivité 103
6.4 Relation entre activité vagale et discrimination mnésique dans la condition de faible distinctivité 104

7.1 Description de la tâche de perception de pentes de collines 118

7.2 Comparaison de modèles statistiques pour tester le rôle de l'intéroception dans la perception visuelle associée à l'action 121
7.3 Relation entre activité vagale et discrimination mnésique dans la condition de faible distinctivité 121

8.1 Représentation schématique du modèle Act-In. 147
8.2 Une extention des bases neurobiologique du modèle l'intégration neuroviscérale. 160

B.1 Représentation de la ceinture Polar H10 172
B.2 Représentation de la montre Empatica E4 172

C.1 Stimuli dans la condition Faible Distinctivité de la tâche de mémoire 174
C.2 Stimuli dans la condition Forte Distinctivité de la tâche de mémoire 174

D.1 Stimuli dans la tâche de perception visuelle liée à l'action 176

Avant-propos

La question de la place du cœur dans la cognition s'inscrit dans des questions épistémologiques plus larges sur le rôle fondamental de la physiologie dans la cognition qui ont toujours avivé ma curiosité. Ma première opportunité d'explorer la relation entre des variables physiologiques et cognitives fut en première année de master. Sous la direction de Catherine Auxiette et Guillaume Vallet, maîtres de conférence à l'UCA, j'ai pu participer à l'étude de l'influence du maintien prolongé d'une position corporelle assise (i.e. sédentaire) sur la cognition, ce qui a donné lieu à deux publications : une revue systématique sur les effets cognitifs de la sédentarité au travail (Magnon et al., 2018b) ; et un article d'opinion proposant le besoin d'une nouvelle définition d'un mode de vie sédentaire pour en étudier les conséquences cognitives (Magnon et al., 2018a). En deuxième année de master, ces travaux sur les effets cognitifs de la sédentarité ont pu se poursuivre par la création d'un nouveau questionnaire, mesurant le mode de vie sédentaire. Avec ce dernier, nous avons pu étudier le lien entre le mode de vie sédentaire et les fonctions exécutives chez des étudiants, travail valorisé dans une nouvelle publication (Magnon et al., 2021c). Dans la continuité de l'étude des interactions entre physiologie et cognition, j'ai souhaité orienter mes travaux de thèse sur le rôle du fonctionnement cardiovasculaire dans le fonctionnement cognitif sous la direction de Guillaume Vallet et Frédéric Dutheil à l'UCA. Au cours de ces 4 années, en plus du côté très fondamental de ma thèse, j'ai souhaité explorer les possibles applications cliniques qui pouvaient en découler telles que les effets cognitifs de l'amélioration de différentes variables physiologiques auprès de patients diabétiques (type 2, voir Magnon et al., 2022c) et la validation des effets d'un exercice de respiration sur l'interaction entre variabilité du rythme cardiaque et gestion de l'anxiété (Magnon et al., 2021a). En ce qui concerne mes

travaux de thèse, j'ai d'abord proposé une perspective théorique du rôle des variables physiologiques dans la cognition sous l'angle des approches incarnées de la cognition (Magnon et al., 2021b). Mon intérêt pour la cognition incarnée s'est aussi étendu à la notion de mémoire (Mille et al., 2021b) et aux possibles applications cliniques qui peuvent en être dérivées (Mille et al., n.d.). Après avoir fait une revue systèmatique et une méta-analyse de l'état de la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et les fonctions exécutives (Magnon et al., 2022f), je me suis focalisé sur l'étude des liens entre variabilité et différentes fonctions cognitives telles que la prise de décision (Magnon et al., 2022d), la discrimination mnésique (Magnon et al., 2022e) et la perception visuelle (Magnon et al., 2022b), qui seront les trois articles présentés dans cette thèse de doctorat. Lors de l'investigation du lien entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition, la façon dont l'adaptation, au sens évolutionniste du terme, est définie m'a semblé particulièrement importante. En effet, cette définition conduirait à un cadre théorique bien spécifique, ce qui m'a amené à proposer un essai épistémologique sur la notion d'adaptation dans l'étude de la cognition et des variables culturelles (Magnon & Corbara, 2022). Au cours de ces quatre années de thèse, j'ai également eu l'opportunité de faire deux séjours *in-docs* à Montréal sous la supervision du professeur Benjamin Boller afin de collaborer sur différents projets de recherche, de développer un réseau professionnel, former des étudiants et découvrir de nouvelles techniques de recherche. Un premier *in-doc* de trois semaines m'a permis de collaborer sur un projet portant sur le potentiel rôle de la sédentarité dans les effets cognitifs de la retraite. J'ai pu faire un second *in-doc* de 3 mois afin de collaborer à un projet de recherche sur le rôle de la variabilité du rythme cardiaque dans la reconnaissance des expressions faciales émotionnelles. Ainsi, la présente thèse s'inscrit dans cette lignée de recherche sur le rôle de variables physiologiques dans la cognition que j'aspire à developper.

Fondements théoriques et appuis empiriques

Une perspective historique et philosophique

"*Le c*œur a ses raisons que la raison ne connaît point." (Pascal, 2000)

Cette célèbre citation reflète une croyance encore très influente aujourd'hui, à savoir que le cœur, et plus généralement le corps, serait considéré comme indépendant de la cognition. *A contrario*, il était autrefois considéré que le cœur était susceptible de participer à la cognition. La possibilité d'un rôle important du cœur dans la cognition remonte à des courants théologiques datant d'avant Jésus-Christ. Cette idée se fait encore ressentir à travers les nombreuses expressions langagières utilisées pour faire référence à différents construits psychologiques tels que la motivation (*avoir du c*œur à l'ouvrage) et l'empathie (*avoir le c*œur sur la main). Le *Livre des morts* de l'Égypte ancienne (Kolpaktchy, 2009) est l'une des premières traces écrites (environ 1250 avant J.-C.) à faire référence à une vision cardiocentrée de l'esprit. Selon cette vision, le cœur (et non le cerveau) est au centre des opérations mentales et des construits affectifs. Lors du processus de momification le cerveau était retiré du cadavre tandis que le cœur était laissé intact. Selon la mythologie égyptienne, la divinité symbolisant la mort pèse le cœur du défunt contre une plume appartenant à la déesse de l'ordre et de la vérité. Si le cœur est plus léger que la plume, l'âme du défunt est autorisée à poursuivre son chemin pour finalement rejoindre la compagnie des dieux.

La place du cœur dans *l'esprit* (terme autrefois utilisé pour désigner l'ensemble des opérations mentales, e.g. voir LeDoux et al., 2020) prit un tournant important durant l'antiquité grecque principalement dans le cadre du débat de la *localisation*

de l'esprit, qui divisait les philosophes entre eux. Certains prônaient la vue cardiocentrée tandis que d'autres défendaient la vue céphalocentrée, selon laquelle le cerveau est considéré comme le siège de la cognition (Brandt & Huppert, 2021). Pour Aristote (384-322 avant J.-C.), le cœur serait le siège des opérations mentales et serait relié à toutes les parties du corps par les vaisseaux sanguins, alors que le cerveau aurait pour rôle de refroidir le cœur dont la température serait souvent trop élevée (Crivellato & Ribatti, 2007). *A contrario*, Hippocrate (460-370 avant J.-C.) a écrit dans son ouvrage *De morbo sacro* que le cerveau est l'organe déterminant pour les opérations mentales (Dietz & Hippocrates, 2015). Ayant eu un rôle majeur dans ce débat, Claude Galien (130-200 après J.-C.) a pratiqué des autopsies humaines qui l'ont amené à conclure que la cognition siégerait bien dans le cerveau, lui-même relié au corps par un réseau de nerfs (Brandt & Huppert, 2021). Quelques siècles plus tard René Descartes (1556–1650) renforce cette position en considérant que *l'esprit* et le corps se rencontreraient au niveau d'une structure cérébrale relativement localisée au milieu du cerveau, la glande pinéale (épiphyse).

Descartes proposa une séparation radicale entre l'esprit et le corps (dualisme cartésien, voir Descartes & Pellegrin, 2009). Cette séparation radicale vient d'une expérience de pensée, appelée scepticisme radical (doute cartésien), au cours de laquelle Descartes postulat que tous les stimuli sensori-moteurs pourraient induire l'esprit en erreur (comme dans un rêve simulant des sensations corporelles irréelles). Cependant, l'acte de douter, c'est encore penser, exister ou être ; d'où la célèbre maxime qui sous-tend l'épistémologie dualiste : *"Je pense, donc je suis" (cogito ergo sum)*. Si l'esprit et le corps sont bien deux entités indépendantes, alors quelles sont les lois qui régissent leur interactions ? Cette question fut posée par Élisabeth de Bohême (Descartes et al., 2018) et a été au centre de la question philosophique du problème corps-esprit (connu sous le nom de *mind-body problem*, pour une revue, voir Nagel, 1998). L'esprit pensant existerait séparément du corps, ce qui suppose que l'influence du cœur sur la cognition ne devrait pas exister. Pourtant, des siècles plus tard, l'idée du rôle de l'activité cardiaque dans la cognition resurgit avec, notamment, les travaux de Charles Darwin.

Introduction

Dans son livre sur l'expression des émotions chez l'homme et les animaux (Darwin, 2009), une des premières descriptions anatomiques d'un lien intime entre le cœur et le cerveau est proposée. Commentant les travaux du physiologiste français Claude Bernard, Darwin considère que les actions du cœur et du cerveau étaient liées par des voix nerveuses, suggérant que le système nerveux autonome jouerait un rôle dans les comportements adaptatifs phylogénétiquement sélectionnés. Sur le plan philosophique, le dualisme cartésien est aussi remis en question par des arguments ciblant le rôle de l'expérience corporelle dans *l'esprit*. Par exemple, David Hume, comme d'autres empiristes, considérait que la seule source possible de connaissance pour l'être humain provenait des 5 systèmes sensoriels (Hume, 2008 ; Locke et al., 1961). Il proposa le principe de copie, l'hypothèse qu'une idée représente la copie d'une impression dérivée des informations sensorielles. Les êtres humains pourraient imaginer des contextes ou situations qu'ils n'ont jamais vécus en combinant les connaissances acquises par leurs sens. De même, Kant considérait que la connaissance ne pouvait provenir que de l'expérience sensorimotrice avec l'environnement (monde phénoménal, voir Kant, 1999). A l'opposé, si les sens ne permettent pas d'appréhender un objet de la réalité alors aucune connaissance ne pourrait être gagnée à propos de ce dernier (il ferait alors partie du monde noumènal).

L'empathie, est un exemple fréquemment utilisé pour illustrer l'importance de l'expérience corporelle dans la cognition notamment sociale. Le ressenti émotionnelle émergerait principalement d'une activation physiologique particulière (Damasio & Carvalho, 2013). L'être humain serait capable de simuler *a minima* l'expérience consciente d'un congénère en faisant l'expérience de l'activation physiologique amoindrie de son interlocuteur(pour une revue des théorie de la simulation de l'empathie, voir Williams, 2021), bien que des hypothèses alternatives proposent des mécanismes autres que la simulation pour expliquer l'empathie (voir Gallagher, 2012). Les neurones miroirs sont fréquemment invoqués pour appuyer l'hypothèse de la simulation de l'expérience émotionnelle d'autrui (Kilner & Lemon, 2013 ; pour une critique du rôle des neurones miroirs dans l'empathie, voir Lamm & Majdandi,

2015). Selon cette perspective philosophique, l'hypothèse du rôle du corps, et donc du cœur, dans la cognition est plausible. De plus, de nombreuses données empiriques se sont accumulées au cours du temps clarifiant aujourd'hui cette relation nerveuse entre le cœur et le cerveau, présupposée par Darwin environ 150 ans auparavant (Samuels, 2007 ; pour des revues, voir par exemple Silvani et al., 2016 ; Tahsili-Fahadan & Geocadin, 2017). Ainsi, l'hypothèse que le cœur puisse être l'un des déterminants de la cognition n'était autrefois qu'une croyance principalement mythologique et devient de plus en plus une hypothèse scientifique sérieuse.

Situation de la question de recherche

Cette thèse s'inscrit tout d'abord dans un cadre théorique psychophysiologique afin d'investiguer la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition. La psychophysiologie désigne l'étude des déterminants physiologiques des processus psychologiques (Furedy, 1983). Au fur et à mesure de l'argumentaire théorique présenté ici, un glissement paradigmatique se produit permettant d'inscrire les données observées dans le champ de la psychophysiologie dans l'approche incarnée de la cognition. Le terme "approche" a pour objectif de cibler les postulats centraux du paradigme incarné de la cognition sans faire référence à un modèle précis (ce choix est justifié à la section 4). Le rôle de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition sera étudié au regard de l'approche incarnée de la cognition pour trois raisons : (1) cette question de recherche s'accorde idoinement avec les postulats plaçant le corps au centre de la cognition ; (2) ce cadre théorique offre une fécondité épistémologique et donc des prédictions originales *ad hoc* susceptibles de fournir une meilleure compréhension de l'influence du fonctionnement cardiovasculaire sur la cognition et (3) ce cadre théorique permet de prédire *ad hoc* les résultats obtenus sur cette question de recherche. Cette thèse n'a pas pour objectif de montrer que l'approche incarnée est plus "valide" que d'autres paradigmes épistémologiques, en accord avec la vision philosophique de la probabilité subjective (Bayes & Price, 1763 ; une application des théorèmes de Bayes à la philosophie des sciences, voir

Finetti, 1989). Le paradigme choisi est celui qui semble le plus approprié et garantissant la plus grande probabilité d'approximer des éléments de réponse à la question de recherche posée ici :

Dans quelle mesure et selon quelles conditions l'adaptation cardiovasculaire est susceptible de contraindre la cognition ?

Les approches théoriques de la cognition incarnée permettent d'offrir une approche holistique de la relation cœur-cerveau, en plaçant l'interaction entre corps la situation au centre de la cognition (Versace et al., 2018). Faisant suite à l'empirisme, un courant philosophique qui soutient l'idée que l'ensemble des connaissances dérive inévitablement de l'expérience interne (physiologique) ou externe (sensorielle, voir Hume, 2008). La perspective que la connaissance est ancrée dans les propriétés corporelles suppose que l'être humain ne pourrait acquérir des connaissances dans la limite de ses propriétés sensori-motrices et nerveuses. Thomas Nagel propose, par exemple, dans une expérience de pensée de simuler l'expérience consciente d'une chauve-souris (Nagel, 1974). Le choix de la chauve souris vient de leur système perceptif particulier appelé écholocalisation, un système de géolocalisation dont l'étude du fonctionnement est bien avancée (pour une revue, voir Jones & Holderied, 2007). L'argument de Nagel est qu'il est impossible pour l'être humain de connaître, d'imaginer ou simuler l'expérience consciente de l'utilisation de l'écholocalisation malgré une connaissance scientifique avancée du fonctionnement de l'écholocalisation (Nagel, 1974). La principale raison serait que le système nerveux des chauve-souris (spécialisé dans l'écholocalisation) diffère de façon trop importante de celui des êtres humains empêchant la simulation de l'expérience de l'écholocalisation.

Similairement, Frank Jackson précise l'argument de nature inter-espèces fait par Nagel (l'impossibilité pour un être humain de simuler l'expérience d'une chauve-souris) au rôle de l'idiosyncrasie de l'expérience corporelle humaine dans la connaissance par l'expérience de pensée de la chambre de Mary (Jackson, 1986). Dans cette expérience de pensée, Jackson met en scène Mary, une scientifique qui a un savoir

très avancé sur la neurophysiologie de la vision des couleurs. En revanche, Mary n'a jamais fait l'expérience de la couleur (e.g. percevoir elle-même la couleur rouge). Lorsqu'elle fera l'expérience de la couleur pour la première fois, apprendra-t-elle quelque chose de nouveau ? Jackson affirme que oui. La représentation cognitive du monde environnant (par exemple d'une pomme) serait différente pour quelqu'un d'achromatopsique (qui ne peut voir l'environnement qu'en noir et blanc) que pour un individu aveugle ou un individu n'ayant pas de trouble de vision. De la même façon, la représentation cognitive du monde environnant devrait différer chez un individu de petite taille comparativement à un individu de grande taille, ou chez un individu présentant un système cardiovasculaire efficient comparativement à un individu souffrant d'un trouble cardiovasculaire. Cet argument renvoie à un des postulats centraux des approches incarnées de la cognition : la cognition émergerait dynamiquement de l'interaction sensori-motrice d'un organisme avec son environnement présent (Varela et al., 1991). Les propriétés idiosyncrasiques d'un organisme contraignant l'interaction avec son environnement, telles que celles du système visuel mais aussi celles du système cardiaque, devraient alors influencer la dynamique cognitive (Magnon et al., 2021b).

En accord avec cette position épistémologique, ces travaux de thèse proposent une nouvelle perspective intégrative du rôle de la relation cœur-cerveau dans la cognition et des contingences de ce rôle. Pour ce faire, le chapitre 1 de l'introduction proposera une présentation de la relation anatomique et fonctionnelle entretenue entre le cœur et le cerveau, qui est à l'origine de la notion d'adaptation cardiovasculaire. Ensuite, la relation entre adaptation cardiovasculaire sera explorée dans le chapitre 2, pour ensuite présenter les différents modèles théoriques sur rôle de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition, sous une perspective psychophysiologique, dont l'intégration neuroviscréale (modèle prédominant) dans le chapitre 3. Le chapitre 4, dernier de l'introduction, sera centré sur l'étude de cette relation au regard de l'approche incarnée de la cognition. La défense de cette position théorique conduira à des prédictions *ad hoc* originales qui serviront d'hypothèses principales aux trois études présentées dans les chapitres 5, 6 et 7. L'objectif de ces travaux

de recherche est de défendre la proposition d'un cadre intégratif du rôle la relation cœur-cerveau dans la cognition, réunissant les données psychophysiologiques dans un cadre incarné de la cognition (voir, Magnon et al., 2021b).

1

Description anatomique et neuro-fonctionnelle de la relation cœur-cerveau

1.1 Anatomie fonctionnelle du cœur

De la taille d'un point fermé (250 et 350 g), le cœur est un organe essentiel à la vie (voir la Figure 1.1 pour un schéma de l'anatomie du cœur). Sa fonction principale correspond à celle d'une pompe cruciale (Gavaghan, 1998) permettant l'acheminement du sang dans l'ensemble de l'organisme d'un métazoaire (i.e. animal dont l'organisme est constitué de plusieurs cellules organisées en tissus et organes). Le cœur bat environ 100 000 fois par jour et 2,5 milliards de fois en moyenne au cours de la vie d'un individu. Chaque battement nécessaire à la circulation sanguine permet de véhiculer des nutriments (l'oxygène et du glucose), qui sont essentiels à la production d'adénosine triphosphate (Cacioppo et al., 2016). Ces molécules d'énergie élémentaires synthétisées dans les mitochondries (organites cellulaires) sont *sine qua non* à la vie et à la la fonctionnalité de chaque cellule de l'organisme, y compris les cellules post-myotiques que sont les neurones (e.g. Watt et al., 2010).

Le cœur a la particularité d'être à la fois un muscle strié (mobilisé volontairement) et lisse (dont l'activation est automatique tel que le péristaltisme intestinal).

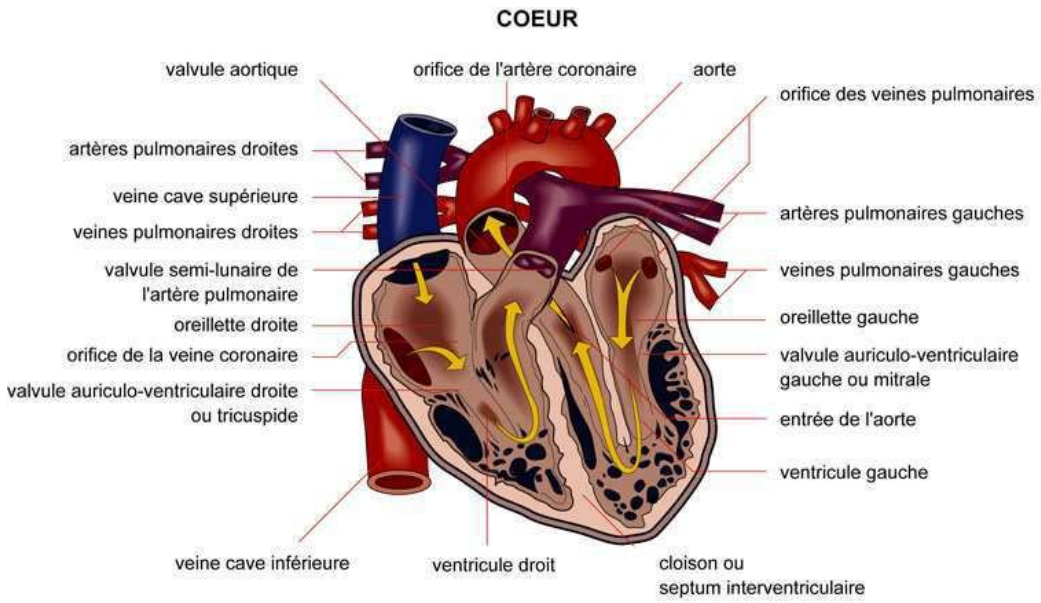

Figure 1.1 – Schéma de l'anatomie cardiaque (tiré de Laleg-Kirati et al., 2005).

En effet, l'occurrence des battements cardiaques est automatique et autonome (fonctionnalité lisse). Or, le rythme de ces battements est modulé par de nombreux mécanismes régulateurs (fonctionalité striée, pour une revue, voir Shaffer et al., 2014). Le caractère automatique des battements cardiaques est dû aux cellules autorythmiques qui initient de façon autonome les potentiels d'action permettant les contractions cardiaques. Les battements cardiaques se produisent même dans le cas où les chirurgiens ont sectionné tous les nerfs cardiaques et retiré un cœur de la cavité thoracique en vue d'une transplantation (e.g. Sekar et al., 2013). Les cellules autorythmiques sont regroupées en deux lieux, le nœud sinusal et le nœud atrioventriculaire. Le premier est localisé au niveau de la partie supérieure de l'oreillette droite et le second est logé au carrefour séparant les deux oreillettes des deux ventricules. Lors d'un cycle cardiaque, le sang désoxygéné arrive d'abord au niveau de l'oreillette droite. Suite à une dépolarisation des oreillettes, le sang désoxygéné passe dans la ventricule droite. Suite à la systole (contraction) ventriculaire le sang est véhiculé au niveau des poumons afin que l'oxygène se fixe à l'hémoglobine. Le sang nouvellement oxygéné circule au niveau de l'oreillette gauche et est envoyé dans la ventricule gauche suite à une systole auriculaire, pour

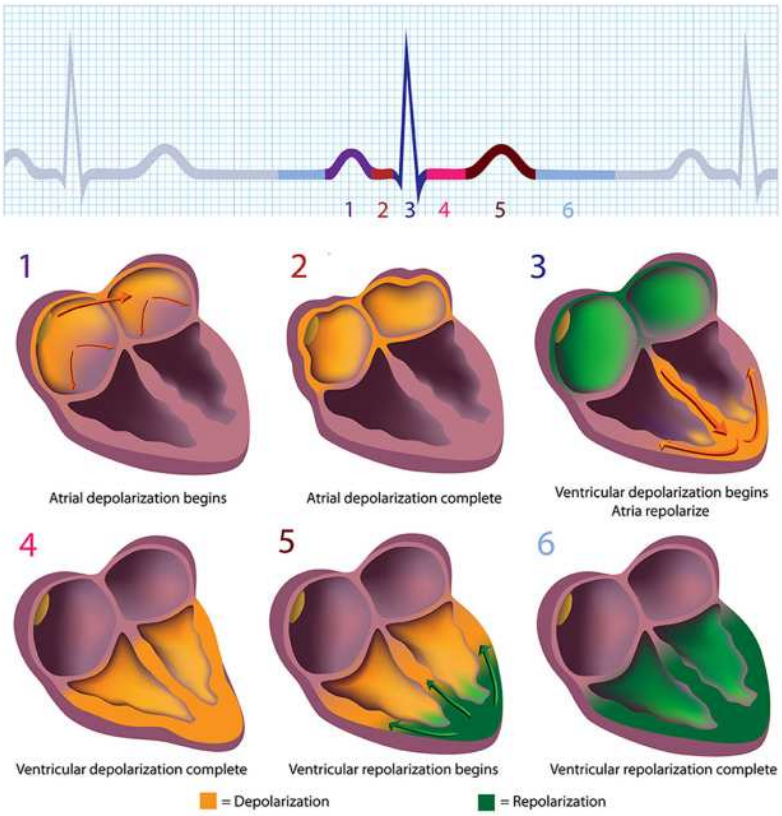

Figure 1.2 – Déroulement chronologique des étapes d'un cycle cardiaque avec le tracé electrocardiogramme correspondant (tiré de Shaffer et al., 2014).

finalement être propulsé suite à une nouvelle systole ventriculaire par la aorte dans l'ensemble du corps.

À la fin du XIXe siècle et au début du XXe siècle, Willem Einthoven (1860-1927) a réalisé les premiers enregistrements continus de l'activité électrique du cœur (Einthoven, 1895) ce qui a donné lieu au complexe PQRST (voir la Figure1.2) mesuré en électrocardiogramme (ECG). Le complexe PQRST représente la signature électrique de l'activité cardiaque (Badilini & Sarapa, 2006). Le P vient de l'appellation mathématique utilisée par Descartes pour désigner le pique culminant d'une courbe et correspond ici à la systole auriculaire. La suite des lettres succédant le P par ordre alphabétique représente les autres phases de polarisation et dépolarisation auriculaires et ventriculaires, dont le R (qui aura une importance pour indexer l'adaptation cardiovasculaire définie dans le section 1.2) représente la systole ventriculaire.

1.2 La variabilité du rythme cardiaque comme indice d'adaptation cardiovasculaire

La fréquence cardiaque est assez stable dans le temps. Si le nombre de battements par minute (mesure traditionnelle du rythme cardiaque, e.g. Kranjec et al., 2014) est mesuré au repos chez un même individu à un instant t et t_{+1} (par exemple deux jours différents d'une même semaine dans des conditions similaires), le résultat devrait être équivalent. En moyenne, pour un adulte, le rythme cardiaque se situe en 60 et 80 battements par minute (e.g. Gillum, 1992 ; Mason et al., 2007). Des variations importantes observées dans la mesure de la fréquence cardiaque au repos pour un même individu seraient indicatrices d'une possible arythmie cardiaque qui est fréquemment associée à une mauvaise santé cardiovasculaire et un risque de mortalité accrue (Grace & Roden, 2012 ; John et al., 2012 ; Scrocco et al., 2021). Bien que le rythme cardiaque soit relativement stable au cours du temps, son examen battement par battement révèle une irrégularité de l'activité cardiaque qui est négligée lorsque une moyenne de battements cardiaques sur un intervalle temporel est calculée. Cette irrégularité intrinsèque au fonctionnement cardiaque est appelée la variabilité du rythme cardiaque (Shaffer et al., 2014), et elle est principalement due à l'influence du système nerveux autonome (McCraty & Shaffer, 2015). Les fluctuations temporelles entre les battements cardiaques adjacents naturellement causées par l'activité du système nerveux autonome reflètent les capacités d'un organisme à efficacement s'adapter aux contraintes imposées par l'environnement immédiat (voir Holzman & Bridgett, 2017).

1.2.1 Le système nerveux autonome et ses fonctions

La présentation du système nerveux autonome, dans le cadre de cette thèse, a pour objectif de mettre en exergue le rôle indispensable et exhaustif du système nerveux autonome dans la régulation de l'ensemble des fonctions vitales. En effet, le système nerveux autonome est crucial pour le maintien et la régulation de la pression sanguine, la thermorégulation, la digestion, le métabolisme glycémique, les

fonctions sexuelles, le diamètre pupillaire, les processus inflammatoires, le système immunitaire, parmi d'autres, et bien sûr le rythme cardiaque (Wehrwein et al., 2016). Le système nerveux autonome est composé des branches : (1) sympathique (du latin *sympathia* signifiant "accord" et "affinité naturelle", du grec *sumpatheia* signifiant "participation à la souffrance d'autrui") impliquée dans l'activation physiologique ; (2) parasympathique (avec préfixe du grec ancien *parà* signifiant "à côté de", ou du latin *paro* signifiant "parer", "contrer") impliquée dans l'inhibition physiologique (voir la Figure 1.3). Un troisième système nerveux autonome peut être considéré, le système entérique, fonctionnant avec la branche sympathique et la branche parasympathique pour moduler la digestion (Furness, 2006).

Plus précisément, la branche sympathique est souvent décrite comme le système des réponses *fuir ou combattre* (souvent qualifiée en anglais de *fight, flight or freeze response*, voir Adolphs, 2013 ; Karemaker, 2017). Cette catégorisation peut paraître simpliste laissant penser que la branche sympathique n'intervient que lors de contextes menaçants, en tant que réponse de stress face au danger. Or, le sympathique intervient également dans des situations n'impliquant pas une "menace". Il y a par exemple, une activité des axones associés au sympathique lors d'un état de repos chez l'être humain (Hagbarth & Vallbo, 1968 ; Jänig & McLachlan, 1992). La vascularisation au niveau des artérioles, la relaxation musculaire du détrusor (muscle de la vessie) lorsqu'il se remplit d'urine et l'éjaculation sont assurées par le système sympathique (Wehrwein et al., 2016). La branche parasympathique quant à elle est souvent décrite comme le système de *repos et digestion* (*rest and digest response*) en raison de ses fonctions d'économie d'énergie favorisant la digestion et l'évacuation des déchets (Karemaker, 2017 ; Wehrwein et al., 2016). Toutefois, s'arrêter à ces fonctions d'inhibition physiologique reviendrait également à mal comprendre l'étendue de l'action de la branche parasympathique. Par exemple, l'accommodation du cristallin (pour une vision de près), la contraction pupillaire et l'érection sont des fonctions associées au système parasympathique qui ne peuvent être classées dans "le repos et la digestion" (Wehrwein et al., 2016).

La branche sympathique et celle parasympathique peuvent fonctionner antagoniquement (mutuellement inhibitrices), synergiquement (simultanément activées) ou indépendamment pour assurer les différentes fonctions du système nerveux autonome sur les organes effecteurs (pour une revue, voir Wehrwein et al., 2016). Dans le cas du cœur, des bronches, de l'estomac et de la vessie, les branches sympathique et parasympathique fonctionnent principalement en tant qu'antagonistes pour assurer les fonctions de régulation (Jänig, 2006). Pour d'autres organes, le fonctionnement des deux branches peut s'effectuer différemment. Par exemple le fonctionnement des deux branches du système nerveux autonome est synergique pour les muscles de l'iris, et les organes sexuels alors que d'autres ne sont innervés que par le sympathique tels que les vaisseaux sanguins ou encore les tissus adipeux (Wehrwein et al., 2016). L'influence des deux branches du système nerveux autonome sur l'ensemble des organes assure une fonction de régulation des variables vitales est appelée *l'homéostasie* (Cannon, 1929).

En 1996, Schutz a décrit l'homéostasie par l'interrogation suivante : *"How can we eat what we want, drink what we want, live where we want, do what we want, vary our metabolic rates over a fivefold range, and stay the same within very narrow limits ? And if we stray much beyond these limits, we die !"*[1] (Schultz, 1996). Cette notion, pour la première fois abordée par Claude Bernard en 1870 et reprise par Walter Cannon (Cannon, 1927), vient de l'ancien grec *Homoios* signifiant "similaire" et *statis* signifiant "stable". Ce principe d'homéostasie postule que toutes cellules, tissus et organes fonctionnent dans le but de maintenir un état d'équilibre physiologique. De façon intéressante, pour maintenir cet état physiologique d'équilibre, il semble qu'une variation intrinsèque des variables vitales (dont le rythme cardiaque) soit nécessaire. Les nouvelles technologies d'investigation pouvant acquérir des séries de données temporelles continues de variables physiologiques telles que le rythme cardiaque, la pression sanguine et l'activité nerveuse, révèlent que ces

1. "Comment pouvons-nous manger ce que nous voulons, boire ce que nous voulons, vivre où nous voulons, faire ce que nous voulons, faire varier nos taux métaboliques d'un facteur cinq et rester les mêmes dans des limites très étroites ? Et si nous nous éloignons beaucoup de ces limites, nous mourons !"

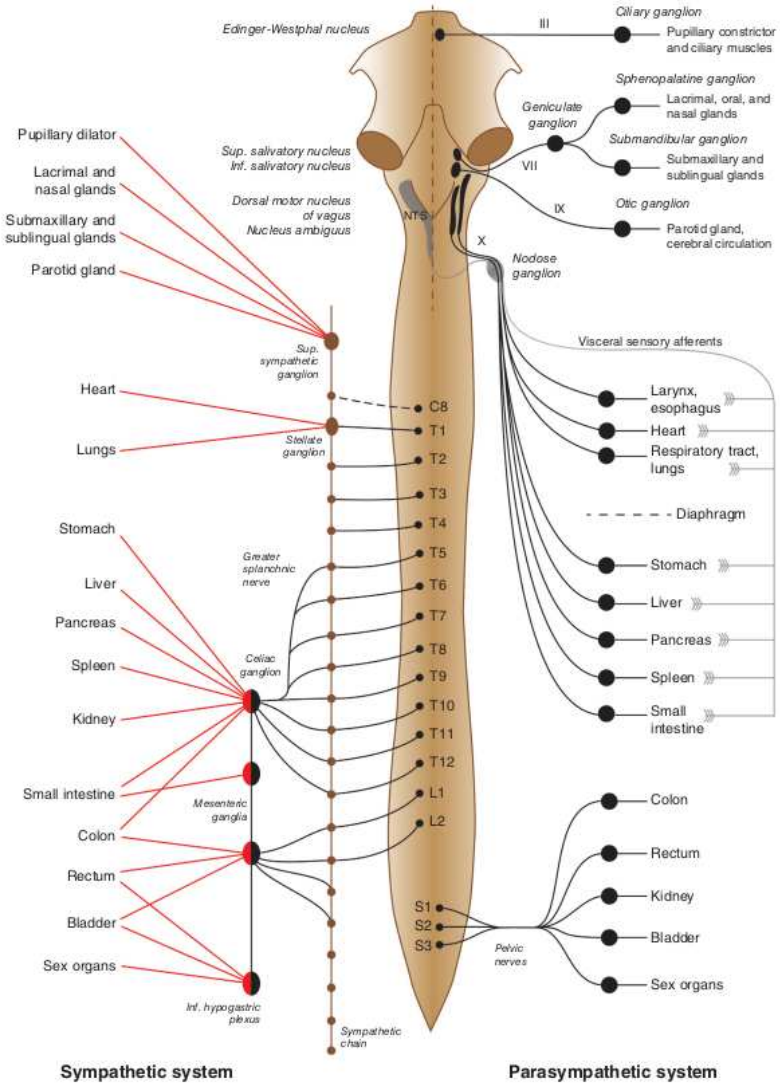

Figure 1.3 – Présentation de l'étendue de l'action et des différentes fonctions des deux principales branches du système nerveux autonome (tiré de Wehrwein et al., 2016).

paramètres physiologiques peuvent varier de façon complexe et non-linéaire (Shaffer et al., 2014). Ces variations seraient associées à une adaptation continue nécessaire au maintien cet état homéostatique (Fossion et al., 2018).

1.2.2 Interaction du système nerveux autonome et du système nerveux central dans l'activité cardiaque

Comme de nombreux organes du corps, le cœur est doublement innervé. Bien qu'un large éventail de facteurs physiologiques détermine les fonctions cardiaques,

le système nerveux autonome en est le principal déterminant (McCraty & Shaffer, 2015). Le système nerveux autonome serait lui-même sous l'influence d'un large réseau neuronal incluant des aires cérébrales impliquées dans le réseau de l'attention contrôlée, du fonctionnement exécutif et de la mémoire (cortex préfrontal), dans la perception émotionnelle (cortex insulaire antérieur) et dans la régulation émotionnelle (cortex cingulaire antérieur et amygdales, voir Thayer et al., 2012 ; Chang et al., 2016). Ce réseau neuronal est appelé le "réseau autonomique central" (*central autonomic network* ou CAN, voir Benarroch, 1993). Les voies neuronales efférentes (descendantes) du CAN passent par le bulbe rachidien, au niveau tronc cérébral dont le tractus du noyau solitaire et projettent sur les autres centres régulateurs de la moelle épinière conduisant à la modulation de l'influence du système nerveux autonome sur le cœur et les vaisseaux sanguins (voir Figure 1.4).

L'activité du système nerveux parasympathique se caractérise par une projection nerveuse sur le nœud sinusal et atrio-ventriculaire permettant la libération de l'acétylcholine au niveau de récepteurs muscariniques conduisant à un ralentissement du rythme cardiaque (Moss et al., 2018). La fréquence de décharge de ce neurotransmetteur est élevée (hautes fréquences) due à son élimination rapide dans la fente synaptique (pour une revue, voir Picciotto et al., 2012). *A contrario,* suite à une activation sympathique, une augmentation du rythme cardiaque est observée après un temps de latence (5 secondes, voir Kleiger et al., 2005 ; Nunan et al., 2010). L'effet du sympathique sur le rythme cardiaque dure plus longtemps que l'effet du parasympathique (Shaffer et al., 2014). L'activité des nerfs sympathiques efférents sur le nœud sinusal s'opère *via* des moto neurones déchargeant de la noradrénaline et de l'adrénaline (dont l'élimination dans la fente synaptique est lente) au niveau de récepteur bêta-adrenergique (Ogletree-Hughes et al., 2001a). Bien que, au repos, le sympathique et le parasympathique soient tous deux toniquement actifs, la branche parasympathique est le principal médiateur de l'irrégularité naturelle de l'activité sinusale (Hainsworth, 1995 ; Goldberger et al., 2001).

L'influence parasympathique entraîne une réponse immédiate dans le cycle cardiaque n'affectant qu'un ou deux battements cardiaques après son apparition

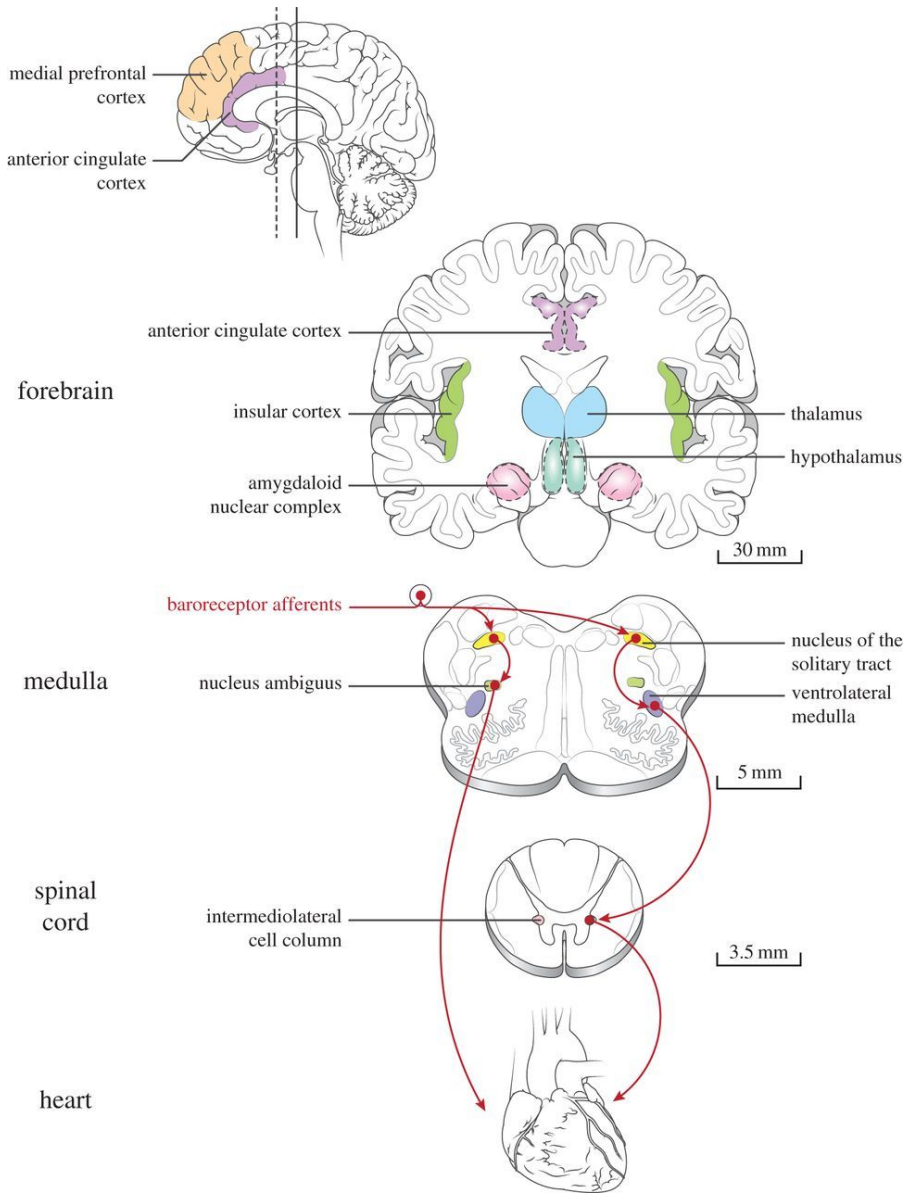

Figure 1.4 – Description des zones cérébrales impliquées dans la relation cerveau-ceour (tiré de Chang et al., 2016).

(Draghici & Taylor, 2016 ; Shaffer et al., 2014). Après l'arrêt de la stimulation parasympathique, le rythme cardiaque revient rapidement à son niveau précédent. Une augmentation du rythme cardiaque peut également être attribuée à une réduction de l'activité parasympathique (appelée retrait vagal ou *vagal withdraw*, voir Bernardi et al., 1996 ; De Ferrari, 2014). Les changements soudains du rythme cardiaque (accélération ou décélération) entre un battement et le suivant sont donc médiés par le parasympathique (Hainsworth, 1995 ; Goldberger et al., 2001). Tandis

qu'une augmentation du rythme cardiaque au dessus de la fréquence de décharge naturelle du nœud sinusal est principalement due à une activité sympathique accrue (Hainsworth, 1995).

1.2.3 Le rôle crucial du nerf vague dans la variabilité du rythme cardiaque

Le contrôle inhibiteur parasympathique constant sur l'activité cardiaque est assuré par le nerf vague (Porges, 2007 ; Brodal, 2003). Le nerf vague est le 10^{me} nerf crânien. Particulièrement long, il passe par le tronc cérébral, par le cou et le thorax, jusqu'à l'abdomen, ce qui lui a octroyé le nom de "nerf voyageur" ou *wanderer nerve* en anglais (*vagus* en latin signifiant voyageur, voir Rosas-Ballina et al., 2011). L'importance du nerf vague dans la régulation cardiaque a été étudiée entre autres par l'utilisation du double blocage pharmacologique, i.e. l'administration de l'atropine et du propranolol pour supprimer l'influence du système nerveux autonome sur le cœur (e.g., Paparella et al., 1986). Lorsque les entrées vagales (le nerf parasympathique primaire) et les projections sympathiques sur le cœur sont bloquées pharmacologiquement, le rythme intrinsèque du cœur s'avère bien plus élevé que le rythme cardiaque mesuré chez un individu au repos sans double blocage (Saul, 1990). Plus précisément, après le double blocage, le rythme cardiaque au repos augmente de 40 % dépassant les 100 battements par minute (Jose & Taylor, 1969). Cette observation a été corroborée notamment par le rythme naturel du nœud sinusal rapporté d'un cœur dénervé au cours du processus de transplantation cardiaque (e.g. Sekar et al., 2013).

Prises ensemble, ces données soutiennent l'hypothèse que l'activité du nerf vague exerce un contrôle inhibiteur cardiaque permanent induisant un rythme cardiaque au repos inférieur à la fréquence de décharge naturelle du nœud sinusal. Cette observation prend sens sous un angle évolutionniste, car la prédominance de l'activité parasympathique sur l'activité sympathique au repos favorise la conservation de l'énergie. Comme évoqué précédemment, la dominance de l'activité du nerf vague sur l'activité cardiaque au repos se reflète sur la variabilité d'une systole

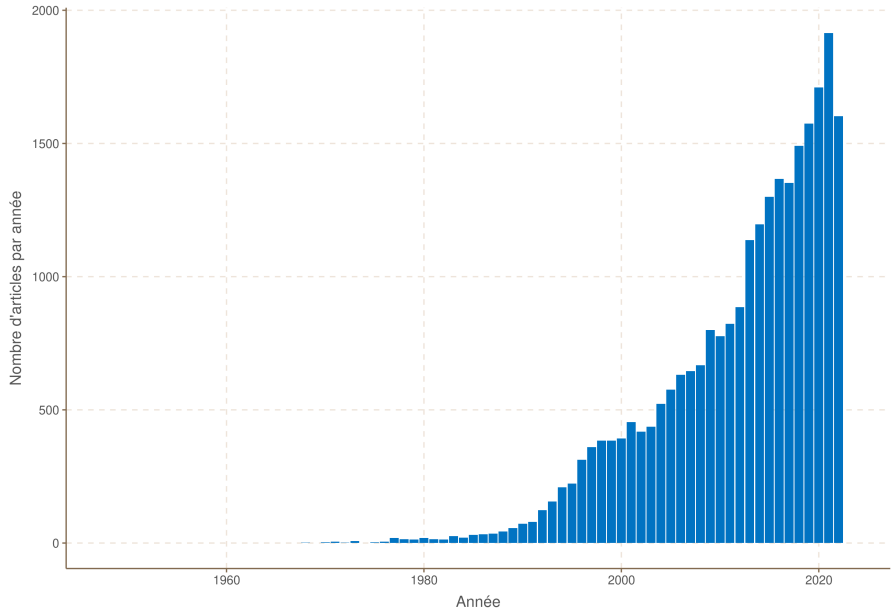

Figure 1.5 – Nombre d'articles scientifiques par année contenant la terminologie heart rate variability selon la base de donnée PubMed (sondage réalisé le 31 octobre 2022).

ventriculaire (pique R) à l'autre, l'influence sympathique étant trop lente pour produire ces changements temporels entre deux battements adjacents (Jose & Collison, 1970). Les fluctuations naturelles des intervalles temporels séparant les battements cardiaques adjacents permettent donc d'indexer l'efficacité du réseau neuronal impliqué dans la régulation autonomique de l'organisme, ainsi que l'efficacité du système nerveux lui-même, et, plus particulièrement, du nerf vague (Thayer et al., 2012). En d'autres termes, la variabilité du rythme cardiaque est un indice d'adaptation cardiovasculaire, i.e. capacité du cœur à ajuster son rythme pour répondre aux contraintes environnementales qui s'exercent sur l'organisme (McCraty & Zayas, 2014 ; Thayer et al., 2009 ; Thayer et al., 2012).

L'étude de la variabilité du rythme cardiaque a débuté avec l'émergence du traitement moderne de signaux physiologiques dans les années 60 - 70 et ne cesse de gagner en popularité (Billman, 2011 ; McCraty & Shaffer, 2015). Le nombre d'articles publiés sur la variabilité du rythme cardiaque a connu une augmentation exponentielle à partir des années 90 (voir Figure 1.5). Au cours de ces années de nombreux indices approximant les modulations vagales du rythme cardiaque ont été proposés (pour une revue, voir Shaffer & Ginsberg, 2017). Deux principaux

types d'indices peuvent être obtenus, ceux du domaine temporel et ceux du domaine fréquentiel. Les indices temporels quantifient la variabilité des intervalles temporels entre chaque battement cardiaque adjacent (systoles ventriculaires) tandis que les indices fréquentiels proviennent de l'estimation la distribution de la puissance absolue ou relative dans quatre bandes de fréquence suite à une transformation de fourrier (Shaffer & Ginsberg, 2017). Pour plus de détails sur ces différents indices, voir la boîte 1.

1. Principaux indices de la variabilité du rythme cardiaque

1. Domaine temporel
   - **SDNN** (écart type des intervalle NN). NN sont les intervalles temporels entre chaque systole ventriculaire (pique R) appelés en anglais *inter beat intervals* dits normaux. L'annotation "N" vient de normal, signifiant que les battements ectopiques ne sont pas pris en compte. Ainsi, il s'agit de l'écart-type des différences dans les intervalles NN successifs. Cet indice est corrélé avec les ultra basses fréquences, les très basses fréquences et les basses fréquences du domaine fréquentiel Umetani et al., 1998. Le SDNN est notamment souvent utilisé comme un prédicteur du risque de mortalité Fang et al., 2020 ; Task Force Report, 1996.
     Porges, 2007
   - **RMSSD** (*root mean square of successive differences*) est obtenu en calculant la différence de temps entre chaque battement en millisecondes (ms). Puis, ces valeurs sont mises au carré et sont moyennées avant d'appliquer la racine carré du total. Il s'agit de l'une des mesures les plus utilisées pour refléter les modulations sur le rythme cardiaque Shaer & Ginsberg, 2017. Cependant, certaines données indiquent que cet indice pourrait également être influencé par l'activité sympathique Berntson et al., 2005.
   - **pNN50** est le pourcentage d'intervalles NN adjacents qui présentent un écart temporel d'au moins 50 ms. Cet indice est fortement corrélé au RMSSD et aux hautes fréquences [reconnues comme proxy du parasympathique, voir Umetani et al., 1998.
2. Domaine fréquentiel
   - **ULF** (Ultra basses fréquences ou *Ultra low frequency*, < 0.003 Hz) supposent un enregistrement de l'activité cardiaque pendant au moins 24 h. Il semble que cette bande de fréquences soit possiblement associée à l'intensité de l'effort physique produit Hunt & Saengsuwan, 2018 ou à la récupération suite à un effort

cognitif Usui & Nishida, 2017. Cependant, aucun consensus n'a été proposé jusqu'à maintenant sur les mécanismes physiologiques impliqués dans cette bande fréquentielle Shaer & Ginsberg, 2017.

— **VLF** (Très basses fréquences ou *Very low frequency*, 0.0033 - 0.04 Hz) requièrent un enregistrement de l'activité cardiaque pendant au moins 5 minutes. Bien que cet indice soit associé à la mortalité toutes causes confondues Tsuji et al., 1996, à une augmentation du risque de développer un stress post-traumatique Shah et al., 2013 et à un niveau d'inflammation élevé Lampert et al., 2008, les mécanismes physiologiques qui sous-tendant cette bande de fréquence demeurent aussi peu compris (certains travaux semblent indiquer un rôle prédominant du parasympathique pour les VLF, voir Taylor et al., 1998).

— **LF** (*Low Frequency*, 0.04 - 0.15 Hz) requièrent un enregistrement de l'activité cardiaque pendant au moins 2 minutes. Cette bande fréquentielle a longtemps était considérée comme un indice de l'activité sympathique. Cependant, le blocage pharmacologique de cette branche du système nerveux autonome ne supprime que la moitié des LF Randall et al., 1991. De plus, une intervention stimulant l'activité sympathique ne conduit pas à l'augmentation des LF Houle & Billman, 1999. L'utilisation des LF comme indice de l'activité sympathique a donc largement été remise en question (pour une revue, voir Reyes del Paso et al., 2013). Cette bande de fréquence est souvent appelée *the baroreceptors range* car elle reflète principalement l'activité des barorécepteurs durant un état de repos (e.g., Goldstein et al., 2011). LF dépendent donc du parasympathique et du sympathique ainsi que de la régulation de la pression sanguine McCraty & Shaer, 2015. Par exemple, pendant des période de respiration lente, l'activité vagale peut générer des oscillations traversant cette bande de fréquences Pm et al., 2003.

— **HF** (*High frequency*, 0.15 - 0.40 Hz) requièrent au minimum un enregistrement de l'activité cardiaque d'une minute. Cette bande de fréquence reflète l'activité parasympathique car elle correspond aux fluctuations vagales générant la variation du rythme cardiaque causées par le rythme respiratoire, d'où le nom de *respiratory band* Shaer & Ginsberg, 2017. Ces modulations vagales de l'activité cardiaque suite à la respiration sont appelés arythmie sinusale respiratoire (*Respiratory sinusal arythmia* en anglais ou RSA). Les HF sont corrélées avec le pNN50 et RMSSD McCraty & Shaer, 2015. Un niveau faible de HF est également corrélé avec le stress Kim et al., 2018. Cependant, l'activité sympathique ne pouvant pas être directement approximée par un indice de la variabilité du rythme cardiaque, il est impossible de mesurer directement la réponse physiologique de stress par la variabilité du

rythme cardiaque (Hayano & Yuda, 2019 ; Laborde et al., 2017).

— **LF / HF RATIO** est un ratio obtenu souvent après un enregistrement de l'activité cardiaque d'au moins 24 h, supposant que les LF sont principalement dues à l'activité sympathique tandis que les HF reflètent l'activité du parasympathique. Ainsi, cet indice a longtemps servi à approximer la cohérence et l'équilibre entre les deux branches du système nerveux autonome, i.e. la balance sympato-vagale. Toutefois comme évoqué précédemment, les LF ne mesurant pas uniquement l'activité sympathique, le ratio de LF / HF et la notion de balance sympato-vagale associée ont été également remis en question (pour des revues, voir Billman, 2013 ; Hayano & Yuda, 2019).

Une troisième catégorie d'indices de la variabilité du rythme cardiaque peut être considérée : les indices non-linéaires (les signaux vitaux sont naturellement apériodiques et fonctionnent entre le hasard et la périodicité, voir Schrödinger, 1967). Dans le cas de l'ECG, un enregistrement de vingt-quatre heures produit une série non-linéaire chronologique d'intervalles temporels entre les piques R. Cette non-linéarité peut être due à la complexité des mécanismes impliqués et rendant cette série imprévisible (Shaffer & Ginsberg, 2017). Selon cette perspective, un des indices les plus intéressants pour rendre compte de la complexité de la variabilité du rythme cardiaque est l'entropie cardiaque qui indique la prévisibilité des fluctuations dans les intervalles RR successifs (Beckers et al., 2001 ; Tarvainen et al., 2014). Les indices non-linéaires ne sont pas des variables utilisées dans les travaux présentés ici, car la présente thèse ne porte pas sur la prévisibilité de la variabilité du rythme cardiaque mais se focalise plutôt sur l'adaptation cardiovasculaire, i.e. modulation vagale du rythme cardiaque comme marqueur des capacités d'auto-régulation d'un organisme (Thayer & Lane, 2000 ; Thayer & Sternberg, 2006 ; Holzman & Bridgett, 2017 ; Thayer et al., 2009) qui est mieux indexée par le RMSSD ou les HF (McCraty & Shaffer, 2015 ; Shaffer & Ginsberg, 2017).

2

La relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition : Une vue psychophysiologique

Dans le chapitre précédent, la variabilité du rythme cardiaque est présentée comme un indice de l'adaptation cardiovasculaire et plus largement des capacités d'auto-régulation d'un organisme pour maintenir un état homéostatique (Holzman & Bridgett, 2017 ; Reynard et al., 2011). La variabilité du rythme cardiaque a naturellement d'abord été reconnue comme un outil clinique fiable (Billman, 2011) et un indice de santé globale (pour une revue, voir Thayer et al., 2012). Notamment, une variabilité du rythme cardiaque élevée est associée à une réduction du risque de mortalité toutes causes confondues (pour une méta-analyse, voir Fang et al., 2020), à une espérance de vie en bonne santé accrue (pour une revue, voir Hernández-Vicente et al., 2020) et à un vieillissement réussi (pour des revues voir Manser et al., 2021 ; Tan et al., 2019). Au delà de la santé physiologique, la variabilité du rythme cardiaque est également associée à la santé psychologique. Par exemple, les troubles anxieux (pour une méta-analyse, voir Cheng et al., 2022) et les épisodes dépressifs majeurs (pour une méta-analyse, voir Koch et al., 2019) sont associés à une réduction de la variabilité du rythme cardiaque. En plus de ces variables de santé physique et mentale, la variabilité du rythme cardiaque semble également

être un prédicateur fiable de variables cognitives (pour une revue, voir Forte et al., 2019 ; pour une méta-analyse, voir Magnon et al., 2022f). Cependant cette relation n'est pas toujours retrouvée selon le domaine cognitif étudié. Ce chapitre a pour objectif de succinctement recenser l'état de la littérature scientifique sur la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et des variables émotionnelles et cognitives.

2.1 Adaptation cardiovasculaire et traitement émotionnel

Depuis plus d'un siècle, les réactions physiologiques aux stimulations externes ou internes sont considérées comme un potentiel déterminant des émotions (Cannon, 1915). Cette hypothèse est au cœur du débat sur la nature des émotions qui a commencé avec la publication du livre de William James *"What is an emotion ?"* (James, 1884). Plus précisément ce débat questionne le rôle du système nerveux autonome dans les émotions et peut être résumé en deux perspectives opposées : la réponse physiologique est la résultante du traitement cognitif associé à l'émotion, ou la réponse physiologique précède le traitement cognitif qui conduit ensuite à l'émotion (pour une revue, voir Pace-Schott et al., 2019). La première vision correspond à un des postulats de la théorie de l'évaluation cognitive (ou *cognitive appraisal theory*), à savoir les émotions seraient la résultante d'une séquence d'évènements impliquant d'abord un stimulus qui est évalué cognitivement, et ensuite conduisant à une réponse physiologique spécifique (voir Lazarus, 1982). *A contrario*, la théorie de James-Lange propose qu'une activation physiologique spécifique serait déclenchée en réponse à l'environnement et serait suivie d'une interprétation cognitive qui aboutirait à l'état émotionnel perçu (Wassmann, 2010). De la même façon, le modèle à deux facteurs considère que la réponse physiologique se produit avant l'identification consciente de la stimulation externe à l'origine de l'activation physiologique (Dror, 2017 ; voir Schachter & Singer, 1962). De récentes données indiquent qu'une réponse cardiovasculaire précéderait l'activation neuronale associée à l'émotion, appuyant l'hypothèse d'un possible rôle causal du système nerveux autonome dans les émotions (Candia-Rivera et al., 2022).

2.1.1 Variabilité du rythme cardiaque et émotions perçues

Le débat sur l'implication du système nerveux autonome dans l'émergence d'un état émotionnel a logiquement conduit à investiguer le potentiel rôle de la variabilité du rythme cardiaque, comme index d'adaptation cardiovasculaire reflétant l'efficacité du système nerveux autonome, dans différentes fonctions émotionnelles (Appelhans & Luecken, 2006 ; Mather & Thayer, 2018 ; e.g., régulation émotionnelle, perception de stimuli émotionnels, mesure de la spécificité de l'émotion ressentie, pour des revues, voir Smith et al., 2020). Dans le cas des réponses émotionnelles (ressenti d'une émotion à un instant précis), la variabilité du rythme cardiaque semble étroitement associée à la nature (valence et *arousal*[1]) de l'émotion ressentie (Zhu et al., 2019). L'étude de la variabilité du rythme cardiaque en lien avec la réponse émotionnelle est souvent réalisée en dissociant les émotions selon leur valence émotionnelle. Beaucoup de travaux portent sur les émotions négatives et notamment sur l'anxiété et la dépression (Carney et al., 2001 ; Dell'Acqua et al., 2020 ; Hartmann et al., 2019 ; pour une méta-analyse, voir Koch et al., 2019). Par exemple, des adultes souffrant d'un épisode dépressif majeur présentent une variabilité du rythme cardiaque (RMSSD et HF) significativement plus faible que des adultes contrôles appariés (sur l'indice de masse corporelle, l'âge, le sexe et la consommation d'alcool, voir Kemp et al., 2012).

Au delà des symptômes d'anxiété et de dépression, des chercheurs se sont intéressés à l'association entre la variabilité du rythme cardiaque et les émotions perçues chez des sujets en santé. Par exemple, dans une étude, l'activité cardiaque a été mesurée, par le biais d'un electrocardiogramme, chez 43 adultes en santé pendant le rappel et la reviviscence phénoménologique d'épisodes autobiographiques fortement émotionnels et d'un épisode neutre (Rainville et al., 2006). Les données indiquent une réponse cardiovasculaire, caractérisée par certains indices de la variabilité du rythme cardiaque tels que le RSA (à bande fréquentielle de la variabilité du

1. *Arousal* peut se traduire par l'expérience subjective d'activation physiologique, d'éveil, d'exitation, par opposition à une expérience subjective de calme, tranquillité ou d'endormissement (voir Barrett et al., 2007).

rythme cardiaque correspondant aux modulations vagales de la respiration au repos) et les HF différente selon l'émotion ressentie (peur, colère, tristesse ou joie, voir Rainville et al., 2006). Une autre étude indique que le RSA est positivement associé au ressenti d'émotions positives mesurées comme un trait (i.e. niveau d'émotion en général sur le long terme, voir Oveis et al., 2009). Cependant, des résultats contradictoires indiquent une relation quadratique entre le ressenti autorapporté d'émotions positives et les indices parasympathiques de la variabilité du rythme cardiaque tels que les HF (Duarte & Pinto-Gouveia, 2017). D'autres travaux suggèrent que la variabilité du rythme cardiaque serait associée à la tendance d'action liée à l'émotion plutôt qu'à la valence émotionnelle (voir Wu et al., 2019) . Ainsi, pris ensemble, ces résultats montrent une absence de consensus concernant l'association entre variabilité du rythme cardiaque et les émotions ressenties. Une interprétation possible qui rendrait cohérents ces résultats serait que la réponse parasympathique dépende de la valence émotionnelle (une émotion positive serait plus associée à l'activité parasympathique que sympathique alors que l'inverse serait observé pour une émotion négative). De même, un *arousal* élevé impliquerait davantage le système sympathique que parasympathique tandis que la tendance inverse serait observée pour un niveau faible d'*arousal*. L'*arousal* étant fortement lié à la tendance d'action serait possiblement la variable confondue qui donnerait du sens à ces résultats.

2.1.2 Variabilité du rythme cardiaque et perception de stimuli émotionnels

En plus de l'étude de la spécificité entre la variabilité du rythme cardiaque et les émotions ressenties, d'autres travaux portent sur le possible rôle des modulations autonomiques du rythme cardiaque dans la perception des stimuli émotionnels (pour une revue, voir Park & Thayer, 2014). Plus particulièrement, les stimuli émotionnels les plus étudiés sont les expressions faciales émotionnelles en raison de leur valeur adaptative (pour une revue voir e.g. Tay, 2015). Les expressions faciales émotionnelles sont fréquemment étudiées en fonction de leur fréquence spatiale

(filtrage d'une image pour rendre saillantes des fréquences spatiales élevées ou basses, voir e.g. Vuilleumier et al., 2003). Il a été suggéré que la discrimination des émotions à partir d'informations visuelles à hautes fréquences spatiales est difficile, alors que la discrimination des émotions à partir d'informations à basses fréquences spatiales serait plus automatique (Mermillod et al., 2009). Bien que la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et la perception et reconnaissance de visages émotionnels est souvent invoquée dans la littérature (Park & Thayer, 2014), le nombre d'études ayant investigué cette relation est relativement faible. De plus, beaucoup de ces études portaient sur des visages exprimant la peur sans prendre en compte d'autres émotions primaires telles que la colère, la tristesse, le dégoût, la surprise ou la joie (Park et al., 2012a ; Park et al., 2012c, 2013a). Par exemple, les participants dont la variabilité de la fréquence cardiaque au repos était faible présentaient un engagement attentionnel plus rapide face à des visages effrayants à basses fréquences spatiales et présentaient un désengagement attentionnel plus tardif face à des visages effrayants à hautes fréquences spatiales lors d'asynchronies temporelles longues de déclenchement du stimulus, contrairement aux participants dont la variabilité de la fréquence cardiaque au repos était plus élevée (Park et al., 2013a).

Afin de tester le possible rôle de la variabilité du rythme cardiaque dans la reconnaissance des expressions faciales émotionnelles pour différentes émotions, des chercheurs ont utilisé le *Reading the Mind in the Eyes Test* (Quintana et al., 2012). Ce test est couramment utilisé pour évaluer les capacités de théorie de l'esprit et de reconnaissance des émotions d'autrui (Baron-Cohen et al., 2001) et est corrélé à l'intelligence émotionnelle (Megías-Robles et al., 2020). La variabilité du rythme cardiaque au repos a été recueillie ainsi que la performance au test *Reading the Mind in the Eyes* chez 65 jeunes adultes. La variabilité du rythme cardiaque était positivement associée à la performance dans cette tâche de reconnaissance des émotions (en contrôlant pour le sexe, l'indice de masse corporelle, les habitudes tabagiques, le niveau d'activité physique pratiquée, la dépression, et le niveau d'anxiété, voir Quintana et al., 2012). Une autre étude a investigué l'association entre la variabilité

de la fréquence cardiaque au repos et l'activation neuronale lors de l'observation et de l'imitation de visages émotionnels (colère, joie, tristesse *vs.* neutre, voir Miller et al., 2019). Auprès de 41 jeunes adultes, la variabilité de la fréquence cardiaque au repos a été mesurée par un ECG et l'activité hémodynamique des réseaux neuronaux impliqués dans le traitement des réponses émotionnelles d'autrui (insula et amygdale) a été mesurée par l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle. La variabilité du rythme cardiaque était négativement corrélée avec l'activation d'une partie du gyrus frontal inférieur présentant des propriétés de neurones miroirs, de l'insula et de l'amygdale en réponse à l'observation de visages émotionnels. Les auteurs proposent que la variabilité du rythme cardiaque peut refléter, en partie, un seuil accru du traitement cérébral des signaux émotionnels d'autrui et prévenir une réponse émotionnelle inadaptée. Pris ensemble, ces résultats indiquent un possible lien entre variabilité du rythme cardiaque et reconnaissance des expressions émotionnelles facilales, toutefois, peu d'études ont été réalisées sur le sujet et n'ont pas été répliquées.

2.1.3 Variabilité du rythme cardiaque et régulation émotionnelle

Bien que les résultats sur l'association entre variabilité du rythme cardiaque et émotions perçues ou reconnaissance émotionnelle demeurent obscurs (associations différentes, spécificité en fonction de la valence ou de la tendance d'action associée, faible quantité d'études...), le champs de recherche se focalisant sur la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et la régulation émotionnelle semble davantage consensuel (Mather & Thayer, 2018 ; Zahn et al., 2016). La régulation émotionnelle peut être définie comme la capacité d'influencer (automatiquement ou volontairement) nos émotions (y compris le stress) afin de maintenir l'équilibre émotionnel et d'atteindre certains objectifs (Aldao et al., 2015 ; Flores-Kanter et al., 2021 ; pour des revues, voir Gross, 1998). La variabilité du rythme cardiaque, indexant l'efficacité du système nerveux autonome essentiel à l'auto-régulation (Holzman & Bridgett, 2017 ; Shaffer et al., 2014), a logiquement été considérée

comme une variable positivement associée aux capacités de régulation émotionnelle (voir Zahn et al., 2016). En effet, une association négative entre le RMSSD et les indices de difficultés de régulation émotionnelle auto-rapportés chez 183 adultes en santé a été rapportée (Williams et al., 2015). De plus, des résultats consistants ont été observés sur les mesures davantage comportementales telles les comportements alimentaires. Notamment, un niveau de variabilité du rythme cardiaque (SDNN) élevé au repos est associé à un meilleur contrôle des prises alimentaires lors d'une situation de stress chez 28 adultes en sur-poids (Godfrey et al., 2019).

La régulation émotionnelle est aussi souvent indexée par les stratégies de *coping* entreprises pour faire face à un facteur de stress (Bonanno & Burton, 2013). Les stratégies de *coping* sont souvent définies comme les efforts cognitifs et comportementaux produits par un individu pour gérer les contraintes internes et externes imposées par une situation perçue comme menaçante (Lazarus, 1993, 1966). L'importance des stratégies de *coping* pour une régulation émotionnelle efficiente a conduit à l'étude de la relation entre variabilité du rythme cardiaque et le type de stratégies de *coping* utilisées (Dell'Acqua et al., 2022 ; Denson et al., 2011 ; Shahane et al., 2020). Parmi 60 femmes adultes qui ont complété une tâche induisant un stress psychologique aigu, le RMSSD et les HF sont significativement réduits chez les femmes qui ont utilisé des stratégies peu efficaces pour faire face à la tâche stressante (Machado et al., 2021). De même, des adultes ayant visionné un film stressant et utilisant des stratégies de régulation émotionnelle efficaces présentaient une variabilité du rythme cardiaque (indexée par le RSA) plus élevée que les participants contrôles qui n'ont pas eu pour consignes d'utiliser ces stratégies de *coping* (Butler et al., 2006). Plus particulièrement, la stratégie de réévaluation positive [*cognitive reappraisal* ; consiste à adopter un point de vue neutre sur une situation avant l'évènement afin d'en atténuer l'impact émotionnel, voir Gross (1998)] semble conduire à une augmentation des indices parasympathiques tels que le RMSSD comparativement à d'autres stratégies (Denson et al., 2011).

2.2 Adaptation cardiovasculaire et les autres fonctions cognitives

Bien que l'étude de variables physiologiques telles que l'adaptation cardiovasculaire ait été traditionnellement réalisée en relation avec des variables émotionnelles et affectives, de plus en plus de travaux portent sur leur association avec des fonctions cognitives dites "froides", sans composante affective (pour une revue voir e.g. Tallon-Baudry et al., 2018). Les fonctions cognitives les plus souvent étudiées en relation avec la variabilité du rythme cardiaque sont les fonctions exécutives (voir Forte et al., 2019). Bien que leurs définitions puissent varier (voir Salehinejad et al., 2021), les fonctions exécutives désignent les fonctions cognitives des processus de contrôle qui interviennent lorsque les lignes de conduite habituelles ne sont plus pertinentes dans un contexte donné (c'est-à-dire des situations nouvelles, non familières, dangereuses ou conflictuelles), permettant ainsi l'adaptation de l'individu à de nouvelles situations (Diamond, 2013). Trois fonctions exécutives fondamentales sont traditionnellement considérées : l'inhibition de la réponse (par exemple, le contrôle inhibiteur), la mise à jour en mémoire de travail, et la flexibilité cognitive (Miyake et al., 2000 ; Miyake & Friedman, 2012).

2.2.1 Variabilité du rythme cardiaque et fonctions exécutives

Selon une revue systématique récente portant sur la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et la cognition, les fonctions exécutives sont les fonctions cognitives les plus souvent étudiées en association avec la variabilité du rythme cardiaque (Forte et al., 2019). Les auteurs ont conclu à une possible relation positive entre variabilité du rythme cardiaque et le fonctionnement exécutif. Toutefois, ils rapportent également des problèmes méthodologiques dans les études incluses (un risque de sous puissance statistique dû à l'absence d'analyse de puissance *a priori*, l'hétérogénéité des tâches mesurant les fonctions exécutives les rendant peu comparables, la précision des outils et le temps de mesure de la variabilité du

rythme cardiaque différents d'une étude à l'autre...) limitant la généralisation possible de cette conclusion. Par exemple, une forte hétérogénéité méthodologique entre les études portant sur la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et l'inhibition cognitive existe et conduit à des résultats mixtes. Une étude rapporte une association positive entre les HF mesurées *via* un ECG pendant 5 minutes et les performances d'inhibition cognitive (flanker task) chez 104 jeunes adultes (Williams et al., 2019). Une autre étude montre une relation négative entre le RMSSD mesuré *via* un capteur cardiofréquencemètre et le temps de réaction à la tâche d'inhibition, test de *Hayling* chez 50 jeunes adultes (Ottaviani et al., 2019). Une autre étude rapporte une absence d'association entre le RSA et les performance à la tâche d'inhibition Go/No-Go chez 132 jeunes adultes (Xing et al., 2020). Bien que beaucoup d'études réalisées sur le relation entre la variabilité du rythme cardiaque et les fonctions exécutives rapportent des résultats significatifs, l'hétérogénéité de la méthodologie de ces études et le fait que cette relation ne soit pas toujours observée rend cette relation encore obscure.

Pour répondre aux failles méthodologiques identifiées précédemment, une méta-analyse, sur la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et les fonctions exécutives, a été réalisée pour vérifier l'existence de cette relation (voir Magnon et al., 2022f). Un second objectif était d'explorer davantage cette relation en considérant plusieurs modérateurs possibles. Des critères d'inclusion rigoureux ont été fixés pour réduire au mieux l'hétérogénéité entre les études (source d'erreurs statistiques établie influente lors de la réalisation de méta-analyses, voir Veroniki et al., 2016). Après une recherche systématique, 13 études ont été retenues (avec 46 tailles d'effets après exclusion des données extrêmes). Les résultats révèlent que les indices associés à l'activité vagale prédisent positivement les trois fonctions exécutives étudiées (l'inhibition cognitive, la flexibilité cognitive et la mise à jour en mémoire de travail). De plus, la variabilité du rythme cardiaque prédit davantage la flexibilité cognitive et l'inhibition cognitive que la mise à jour en mémoire de travail. Ce résultat est cohérent avec les modèles du fonctionnement exécutif qui indiquent que l'inhibition cognitive (fortement corrélée avec la flexibilité cognitive) sous-tendrait

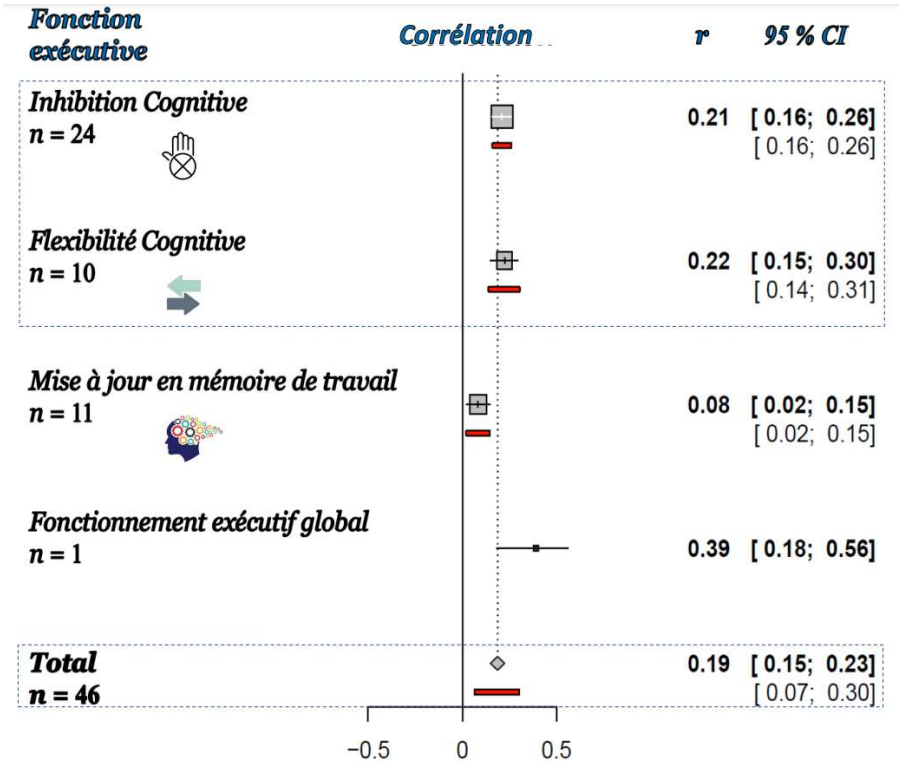

Figure 2.1 – La relation entre le variabilité du rythme cardiaque à médiation vagale et le fonctionnement exécutif par paramètre variabilité du rythme cardiaque et par fonction exécutive (adaptée de Magnon et al., 2022).

les performances de toutes tâches évaluant les fonctions exécutives (Miyake & Friedman, 2012). Au vu de ces récentes données (Forte et al., 2019 ; Magnon et al., 2022f ; Zahn et al., 2016), la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et les fonctions exécutives semble robuste.

2.2.2 Variabilité du rythme cardiaque et prise de décision

Les fonctions exécutives sont fortement impliquées dans la prise de décision (pour une revue, voir Colautti et al., 2022 ; pour des résultats opposés voir Toplak et al., 2010). De part la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et les fonctions exécutives de plus en plus établie (Forte et al., 2019 ; Magnon et al., 2022f), le possible rôle de l'activité vagale dans la prise de décision a logiquement été investigué. Ce rôle est également prédit par la théorie des marqueurs somatiques (Damasio, 1996 ; Damasio & Carvalho, 2013) postulant que la prise de décision dépend de l'état physiologique provoqué par les conséquences des décisions

précédentes. Les décisions aboutissant à des résultats favorables devraient être associées à une activation physiologique spécifique (à l'origine d'émotions positives) et augmenter ainsi la probabilité de prendre à nouveau une décision similaire dans un contexte décisionnel similaire, alors que l'inverse devrait se produire pour les décisions conduisant à des conséquences perçues comme négatives (Damasio, 1996 ; Damasio & Carvalho, 2013). La variabilité du rythme cardiaque (indexant l'efficacité du système nerveux autonome) devrait alors être un bon prédicteur de la performance à des tâches de prise de décision (Forte et al., 2021).

Une récente revue systématique avait justement pour objectif de vérifier l'association entre la variabilité du rythme cardiaque et la prise de décision (voir Forte et al., 2022). Dans cette revue, 15 études ont été incluses avec un total de 1 051 participants. Les résultats indiquent qu'une variabilité du rythme cardiaque élevée est associée à une meilleure performance aux tâches de prise de décision, en particulier lorsque la tâche réalisée implique un risque ou un niveau d'incertitude. De même, une variabilité du rythme cardiaque plus faible est associée à une moindre performance dans l'élaboration de bonnes décisions. Cette revue systématique souligne l'influence du système nerveux autonome dans les processus de prise de décision. Cependant, selon les auteurs, la nature de cette relation est encore difficile à clarifier à cause d'une forte hétérogénéité entre les études incluses, tant au niveau de la mesure de la variabilité du rythme cardiaque (les différents indices choisis, le temps de mesure et le moment de la mesure) que de l'évaluation des tâches de prise de décision (différence d'opérationnalisation d'une "bonne" décision, le matériel de la tâche, la présence de risque ou d'incertitude...).

2.2.3 Variabilité du rythme cardiaque et mémoire épisodique

En plus des fonctions exécutives et de la prise de décision, la variabilité du rythme cardiaque a aussi été étudiée en relation avec les capacités mnésiques (Feeling et al., 2021 ; Gillie et al., 2014 ; Whitehurst et al., 2016). Cependant, comme cette relation n'est pas directement prédite par les modèles théoriques de

la relation cœur-cerveau (voir chapitre 3 pour une présentation des principaux modèles théoriques), elle est moins étudiée. Certaines études ont porté sur la relation entre variabilité du rythme cardiaque et la consolidation en mémoire. Par exemple, suite à une phase d'apprentissage implicite (résoudre des problèmes logiques), des chercheurs ont investigué la relation entre les changements de la variabilité du rythme cardiaque pendant une sieste diurne et la performance dans deux conditions de test de mémoire, en plus d'une condition contrôle (Whitehurst et al., 2016). Ces deux conditions de test en mémoire consistaient à soit présenter un problème dont la réponse est similaire à l'un des problèmes de la phase d'apprentissage (condition d'amorçage), soit présenter un problème exactement similaire à l'un des problèmes de la phase d'apprentissage (condition de répétition, voir le *Remote Associates Test*, e.g. Marko et al., 2019 pour une revue). Pour ces deux conditions, les changements de la variabilité du rythme cardiaque pendant la sieste prédisaient positivement les performances mnésiques. Ainsi, bien que peu d'études aient été réalisées, le possible rôle de la variabilité du rythme cardiaque dans la mémoire est de plus en plus supporté par les données empiriques. Bien que quelques études rapportent une association entre la variabilité du rythme cardiaque et la mémoire, la majorité rapporte l'absence de cette relation (pour une revue systématique, voir Forte et al., 2019). La potentielle raison pour laquelle cette relation n'est pas toujours observée est possible que la variabilité du rythme cardiaque bénéficie la mémoire que dans certaines conditions (voir 6).

Une potentielle variable qui permettrait l'étude du caractère conditionnel de la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et la mémoire serait la discrimination mnésique. De plus en plus de données indiquent que la capacité de discriminer des évènements similaires est au cœur de la mémoire (Stevenson et al., 2020 ; Yassa & Stark, 2011), autrement l'apprentissage de nouvelles informations écraserait les informations similaires apprises précédemment, ce qui entraînerait des interférences catastrophiques (Norman & O'Reilly, 2003 ; Yassa & Stark, 2011). Lors de l'étude de la discrimination mnésique, la proximité entre un stimulus leurre (faux souvenir) et un stimulus cible (vrai souvenir) est souvent manipulée. Une étude s'est intéressée

à la relation entre variabilité du rythme cardiaque et la discrimination en mémoire sur du matériel verbal (Feeling et al., 2021). Une variabilité du rythme cardiaque au repos plus faible était associée à une moins bonne reconnaissance des vrais souvenirs (des mots, e.g. *anger*) par rapport aux leurres (des mots très proches sémantiquement, e.g. *mad*) chez 71 jeunes adultes qui ont complété le paradigme de Deese-Roediger-McDermott (Roediger & McDermott, 1995). L'interprétation proposée est que l'activité vagale indexerait le fonctionnement exécutif qui pourrait être le facteur médiateur nécessaire à la discrimination de la mémoire (Feeling et al., 2021). Une interprétation alternative serait que la variabilité du rythme cardiaque ne bénéficie la discrimination mnésique uniquement lorsqu'elle implique des processus cognitifs adaptatifs (e.g. discriminer une cible d'un leurre très similaire) et non lorsqu'elle implique des processus par défaut (e.g. discriminer une cible d'un leurre très différent). Pour tester cette hypothèse, la distinctivité entre les stimuli cibles et les leurres devrait être manipulée (voir 6).

2.2.4 Variabilité du rythme cardiaque et langage

De façon similaire au lien entre la variabilité du rythme cardiaque et les capacités mnésiques (voir section 2.2.3), la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et le langage ne faisant pas l'objet d'une prédiction directe à priori des principaux modèles de la relation cœur-cerveau n'a été que très peu étudiée (voir Forte et al., 2019). Beaucoup des études qui rapportent des données sur cette relation portent sur le vieillissement cognitif et n'ont pas directement pour question de recherche l'étude du possible rôle de l'activité vagale dans le langage (Britton et al., 2008 ; Frewen et al., 2013). Par exemple, une étude de grande envergure (Frewen et al., 2013) a été réalisée auprès de la population irlandaise âgée de plus de 50 ans (4 763 participants) investiguant la relation entre variabilité du rythme cardiaque et la performance obtenue au score du *Montreal cognitive assessment* (MOCA, un test de cognition globale utilisé pour diagnostiquer des pathologies neurodégénératives, voir Nasreddine et al., 2005 ; Nasreddine & Patel, 2016) qui a été ensuite décomposé en différents sous-scores dont un sur les capacités linguistiques. Un niveau faible de

certains indices de la variabilité du rythme cardiaque tels que le SDNN est associé à une faible performance sur le sous-score indexant les capacités linguistiques (Frewen et al., 2013). A l'inverse, une autre étude réalisée auprès de personnes âgées au Royaume Uni (5 375 participants) ne rapporte aucune relation entre la variabilité du rythme cardiaque et l'accès lexical (évalué par les fluences verbales, voir Britton et al., 2008).

Bien que la grande majorité des études testant la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et le langage porte sur la cognition globale, une étude a pour question de recherche spécifique le rôle de la variabilité du rythme cardiaque dans les fonctions langagières (de Góes et al., 2019). Plus précisément, les auteurs cherchaient à vérifier la possible association entre la régulation cardiaque parasympathique et le traitement auditif cortical dans les tâches linguistiques (de Góes et al., 2019). Cette étude a été réalisée auprès de 49 femmes qui ont été séparées en deux groupes. Le premier devait réaliser une tâche de langage phonologique et le second devait compléter une tâche de langage sémantique. La variabilité de la fréquence cardiaque et les potentiels évoqués auditifs corticaux ont été évalués avant et après les tests de langage. La variabilité de la fréquence cardiaque a diminué après la tâche phonologique. Les variables d'intérêt étaient significativement corrélées après la tâche phonologique, et une interaction significative a été révélée entre le pNN50 (indice de l'activité parasympathique) et les potentiels évoqués auditifs corticaux. La relation entre la variabilité du rythme cardiaque et l'activité cérébrale associée au traitement auditif devrait être impliquée dans les performances à ce test de langage (de Góes et al., 2019). Ainsi, la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et les performances langagières demeure obscure et reste à être explorée. Etant donné que certaines zones cérébrales faisant partie du CAN sont impliquées dans les fonctions langagières (i.e. l'insula et le préfrontal, voir Hertrich et al., 2021 ; Oh et al., 2014 ; Wong et al., 2004), la prédiction d'un rôle de la variabilité du rythme cardiaque dans le langage est plausible.

2.2.5 Synthèse de la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et la cognition

Beaucoup de domaines cognitifs demeurent peu explorés en lien avec la variabilité du rythme cardiaque tels que la mémoire, la reconnaissance des expressions émotionnelles faciales et le langage. Par exemple, certains domaines cognitifs, tels que la méta-cognition ou la perception visuelle, n'ont pas été rapportés dans ce chapitre car trop peu de données sont disponibles. Par exemple, seule une récente étude exploratoire suggère une possible association positive entre la variabilité du rythme cardiaque et les performances méta-cognitives (Meessen et al., 2018). A l'inverse, la variabilité du rythme cardiaque semble être un prédicteur robuste de la performance obtenue à une grande variété de tâches cognitives (pour une revue voir Forte et al., 2019). Plus particulièrement, la variabilité du rythme cardiaque prédit positivement la performance obtenue à des tâches mesurant les fonctions exécutives (pour une revue, voir Forte et al., 2019 ; pour une méta-analyse, voir Magnon et al., 2022f), à savoir la mise à jour en mémoire de travail (Hansen et al., 2003 ; Laborde et al., 2015), la flexibilité cognitive (Alba et al., 2019 ; Spangler & McGinley, 2020) et l'inhibition cognitive (Ottaviani et al., 2019 ; Spangler et al., 2018a). De plus, la variabilité du rythme cardiaque prédit davantage les performances d'inhibition cognitive et de flexibilité cognitive que les performance de mémoire de travail (Magnon et al., 2022f). En plus des fonctions exécutives, la variabilité du rythme cardiaque est fréquemment positivement associée à la prise de décision (pour une revue, voir Forte et al., 2022), et la régulation émotionnelle (pour une méta-analyse, voir Zahn et al., 2016), suggérant un lien robuste entre l'adaptation cardiovasculaire et ces fonctions cognitives. Ces observations robustes sont de nature corrélationnelle, ce qui empêche de vérifier l'existence d'un lien causal et d'identifier la cause ou la conséquence de ces corrélations. La variabilité du rythme cardiaque pourrait être une conséquence, un reflet de l'activité des circuits neuronaux associés aux capacités exécutives, attentionnelles et de régulation émotionnelle (voir la définition du CAN dans la section 1.2.2), ou/et un déterminant de ce fonctionnement neuronal et, par extension, des fonctions cognitives associées (Magnon et al., 2022f ; Smith et al.,

2017 ; Thayer et al., 2012 ; Thayer et al., 2009). Dans le second cas, l'influence de l'adaptation cardiovasculaire sur la cognition offre des perspectives interventionnelles novatrices et intéressantes (voir par exemple, Carreno & Frazer, 2017 ; Iseger et al., 2020 ; Magnon et al., 2022c, 2021a). Par ailleurs, la plupart des axones (85 à 90 %) qui composent le nerf vague sont afférants (Cameron, 2001) supportant l'hypothèse d'une action de l'adaptation cardiovasculaire sur l'activité du CAN (Park & Thayer, 2014). Sur la base de ces données psychophysiologiques, plusieurs modèles théoriques proposent une interprétation de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition (voir chapitre 3).

3

Les modèles théoriques psychophysiologiques de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition

Dans le chapitre 2, la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et la cognition a été explorée selon le domaine cognitif étudié. Bien que certaines fonctions cognitives soient peu étudiées en relation avec la variabilité du rythme cardiaque limitant les possibles conclusions, il semble que la variabilité du rythme cardiaque soit un prédicteur robuste des fonctions exécutives et des fonctions qui requièrent des mécanismes exécutifs (e.g. la régulation émotionnelle, la prise de décision). Ces résultats sont compatibles avec plusieurs modèles théoriques qui ont été proposés pour rendre compte de l'influence de la variabilité du rythme cardiaque sur la cognition dans un cadre psychophysiologique (voir, Shaffer et al., 2014). Les quatre modèles les plus importants dans ce domaine de recherche sont : le modèle de cohérence psychophysiologique (McCraty & Zayas, 2014), la théorie polyvagale (Porges, 2007), le modèle de l'intégration neuroviscérale (Thayer et al., 2009) et la théorie du tank vagal (Laborde et al., 2018). Ce chapitre vise à présenter ces différents modèles du moins cognitif au plus cognitif. En effet, le

modèle de la cohérence physiologique porte surtout sur le traitement émotionnel et propose des prédictions limitées sur d'autres fonctions cognitives (McCraty & Zayas, 2014). Similairement, la théorie polyvagale cible le rôle de l'activité vagale dans la production de comportements prosociaux (Porges, 2007). L'intégration neuroviscérale est un modèle offrant davantage de prédictions compatibles avec l'ensemble des observations robustes rapportées dans le chapitre 2, à savoir une association positive entre la variabilité du rythme cardiaque et les performances obtenues à des tâches mesurant les fonctions exécutives (Magnon et al., 2022f), la régulation émotionnelle (Zahn et al., 2016) et la prise de décision (Forte et al., 2022). Sur la base de l'intégration neurovisérale et de la théorie polyvagale, la théorie du tank intègre davantage les caractéristiques situationnelles que l'intégration neuroviscérale, en considérant une vision plus dynamique de l'adaptation cardiovasculaire (Laborde et al., 2017). Chacun de ces modèles sera présenté avant de proposer une vision holistique et intégrative de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition sous l'angle des approches incarnées de la cognition (voir chapitre 4).

3.1 Le modèle de la cohérence psychophysiologique

Basé sur les recherches de l'Institut HeartMath, le modèle de la cohérence psychophysiologique considère que la capacité d'auto-régulation d'un être humain se reflète dans son rythme cardiaque (Holzman & Bridgett, 2017 ; Shaffer et al., 2014). L'activité rythmique des systèmes vivants refléterait la régulation de différents réseaux biologiques, sociaux et environnementaux interconnectés entre eux. En vue de cet objectif de régulation, des informations seraient encodées dans l'activité de certaines variables physiologiques telles que l'activité cardiaque (pour une revue, voir McCraty & Zayas, 2014). En effet, les intervalles de temps entre les battements cardiaques coderaient également des informations (potentiels d'action, libération pulsative d'hormones, etc.) qui seraient communiquées à travers de multiples sous-systèmes contribuant à la synchronisation du système dans son ensemble. Ainsi par ce biais, les voies cardiaques afférentes du système cardiovasculaire vers le

système nerveux central participent activement à la régulation de l'organisme et l'émergence d'un état de "cohérence physiologique".

Cet état de cohérence et d'harmonie est appelé cohérence physiologique pour décrire les rythmes ordonnés et stables générés par les systèmes vivants. La cohérence physiologique peut être quantifiée avec différentes approches telles que la cohérence croisée (entre la fréquence respiratoire, celle de la tension artérielle et celle du rythme cardiaque), ou la synchronisation entre les systèmes (e.g. entre l'activité cérébrale mesurée en électroencéphalographie et la mesure du cycle cardiaque) et l'auto-cohérence (stabilité d'une forme d'ondes unique telle que la respiration ou la variabilité du rythme cardiaque associée, voir Shaffer et al., 2014). Concernant le rythme cardiaque spécifiquement, il est qualifié de cohérent lorsque sa mesure graphique devient proche d'une forme sinusoïdale avec un pic très étroit et de forte amplitude dans la bande fréquentielle des LF de la variabilité du rythme cardiaque, sans pic majeur dans les bandes fréquentielles VLF ou HF (Bedell & Kaszkin-Bettag, 2010).

Ces schémas d'activités afférentes des barorécepteurs (i.e. mécanorécepteurs ajustant la tension de la paroi artérielle) modulent l'activité du système nerveux central (pour une revue, voir Ogoh & Tarumi, 2019). En effet, les neurones mécanosensibles barorécepteurs augmentent leur niveau d'activation lors d'une augmentation du taux de variation de la fonction à laquelle ils sont associés. La cohérence du rythme cardiaque, qui se caractérise par une augmentation de la variabilité d'un battement à l'autre, conduit à une augmentation des influx de l'activité vagale afférente du système cardiovasculaire vers le système nerveux central (MacKinnon et al., 2013). L'hypothèse de la cohérence du rythme cardiaque propose alors que la stabilité de l'activité du rythme cardiaque, battement par battement, code des informations sur des "échelles de temps macroscopiques" qui peuvent avoir un impact sur les performances cognitives et l'expérience émotionnelle (McCraty & Childre, 2010 ; McCraty & Zayas, 2014).

Un des principaux postulats de cette théorie est que les émotions positives conduisent à un état de cohérence et d'harmonie du système dans son ensemble,

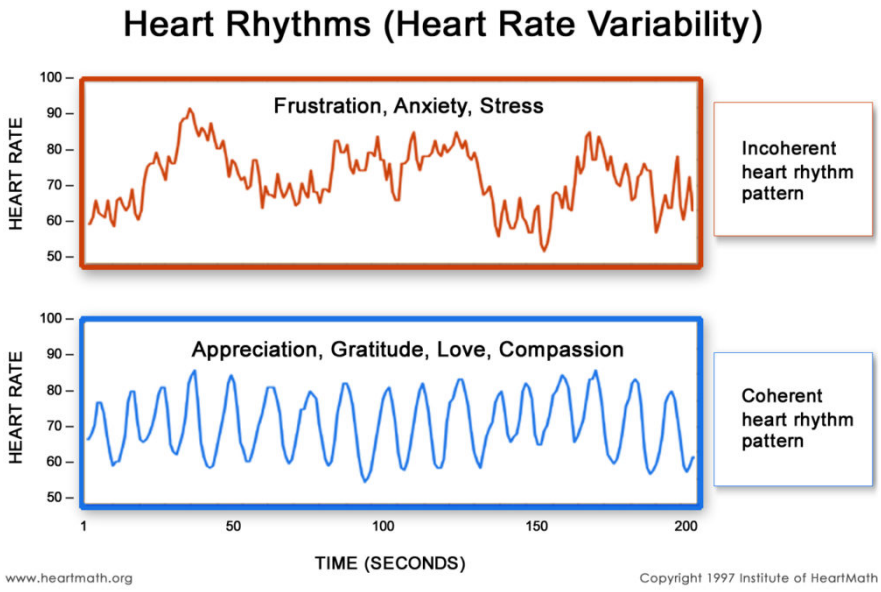

Figure 3.1 – Tracès cardiaque sinusoïdale de cohérence et de non-cohérence cardiaque, crédit : institut HeartMath.

qui est associé à une amélioration des performances du système, de la capacité d'auto-régulation et du bien-être général (McCraty & Zayas, 2014). Par conséquent, le modèle de cohérence psychophysiologique prédit que différents états émotionnels se reflètent dans le tracé spécifique de l'activité du rythme cardiaque (McCraty & Zayas, 2014). Par exemple, des données indiquent que les émotions primaires peuvent être identifiées avec une précision au-delà du hasard à partir du signal de variabilité du rythme cardiaque (Leon et al., 2010). De plus, l'enregistrement de la variabilité du rythme cardiaque chez des adultes en santé lors de l'expérience d'émotions positives semble produire une onde de nature sinusoïdale (voir Figure 3.1) sans un changement conscient apparent respiratoire (McCraty et al., 1995 ; Tiller et al., 1996). Cependant, des données récentes suggèrent que la tendance d'action associée à une émotion (i.e. approche ou évitement), plutôt que la valence émotionnelle, serait corrélée à la variabilité du rythme cardiaque (Wu et al., 2019). La variabilité du rythme cardiaque aurait possiblement un rôle non seulement dans le traitement émotionnel mais aussi dans les comportements associés.

Le modèle de cohérence psychophysiologique propose que la variabilité du rythme cardiaque est un reflet de la capacité de régulation de l'organisme. La cohérence,

traduisant une régulation optimale, se caractérise par un équilibre entre la branche sympathique et la branche parasympathique du système nerveux autonome (indexée par un tracé sinusoïdal de la variation du rythme cardiaque) qui influence en rétroaction l'activité de certains réseaux neuronaux du système nerveux central (McCraty & Zayas, 2014 ; Shaffer et al., 2014). Ce postulat a donné lieu à des applications cliniques telles que le biofeedback cardiaque et la proposition d'un exercice de respiration symétrique (durée de l'inspiration et celle de l'expiration sont similaires) appelée "cohérence cardiaque" (McCraty, 2022). Lors de l'inspiration, le système cardiovasculaire inhibe l'activité vagale, ce qui entraîne une prédominance sympathique accélérant le rythme cardiaque (Ogletree-Hughes et al., 2001b). À l'inverse, pendant l'expiration, le débit de l'activité vagale est rétabli entraînant un ralentissement du rythme cardiaque (Eckberg & Eckberg, 1982 ; Hainsworth, 1995). Ainsi, un ratio inspiration et expiration symétrique devrait promouvoir la balance sympatho-vagale et permettre l'émergence de l'état de cohérence physiologique (McCraty & Zayas, 2014). Cependant, la notion de "balance sympatho-vagale" a été remise en question pour plusieurs raisons : 1) la terminologie "balance" suppose une inhibition mutuelle entre la branche sympathique et celle parasympathique du système nerveux autonome (quand l'une s'active, l'activation de l'autre branche devrait se réduire), or il possible d'observer une activation simultanée de ces deux branches (Berntson & Cacioppo, 1999 ; Shaffer et al., 2014), 2) l'activité du nerf vague étant prédominante au repos et étant à l'origine des changements rapides du rythme cardiaque reflétant l'adaptation cardiovasculaire, elle devrait être un meilleur indicateur des capacités de régulation d'un organisme (Saul, 1990 ; Thayer & Sternberg, 2006), 3) comme mentionné précédemment, les indices de la variabilité du rythme cardiaque ne permettent pas d'indexer l'activité du système sympathique (Hayano & Yuda, 2019 ; Laborde et al., 2017), faisant de l'indice privilégié pour évaluer la balance sympatho-vagale (ratio LF/HF) une mesure peu fiable (Billman, 2013).

3.2 La théorie polyvagale

La théorie polyvagale (Porges, 2007) propose une interprétation évolutionniste des interactions entre le système nerveux autonome et les processus cognitifs sous-tendants les comportements humains. La théorie polyvagale fait suite à l'observation du paradoxe vagal (Porges, 2009). Ce paradoxe venant de trois constats : (1) une activité élevée du nerf vague conduit à une brachycardie (rythme cardiaque lent), (2) une faible activité du nerf vague réduit la variabilité du rythme cardiaque et (3) la brachycardie est souvent associée à une faible variabilité du rythme cardiaque. De ces observations paradoxales, la théorie polyvagale suggère que le nerf vague ne serait pas unitaire et que plusieurs structures vagales existent exerçant des réponses différentes (*poly* "plusieurs", et *vagal* pour "plusieurs systèmes vagaux"). La théorie polyvagale définit trois niveaux de réseaux neuronaux distincts en réponse à la perception de caractéristiques situationelles indiquant la sécurité, un possible danger, ou une menace pour l'intégrité vitale. Ces niveaux de réseaux neuronaux fonctionnent selon une hiérarchie phylogénétiquement déterminée, en accord avec le principe jacksonien de dissolution (Jackson, 1968 ; Porges, 2003, 2001). Ce principe postule que le système nerveux central est composé de circuits neuronaux supérieurs (c'est-à-dire phylogénétiquement plus récents) qui ont une fonction inhibitrice sur les les circuits neuronaux inférieurs (c'est-à-dire phylogénétiquement plus anciens) et que lorsque les circuits neuronaux supérieurs deviennent inopérants, l'activité des circuits inférieurs augmente (Franz & Gillett, 2011 ; Jackson, 1968). Bien que Jackson ait initialement proposé le principe de dissolution pour expliquer les changements cérébraux fonctionnels dus aux lésions et à certaines pathologies (pour une revue, voir Franz & Gillett, 2011), la théorie polyvagale propose un modèle hiérarchique évolutionniste similaire pour décrire les stratégies de réponses initiées par le système nerveux autonome en fonction du niveau de dangerosité de la situation.

La détection et l'évaluation pré-consciente du niveau de dangerosité de l'environnement présent impliqueraient des processus ascendants tels que les voix

afférentes vagales et des mécanismes endocriniens, avant un traitement conscient par les réseaux neuronaux supérieurs (Porges, 2007, 2003). Les trois niveaux de réseaux neuronaux polyvagaux, décrits ci-dessous (voir également la Figure 3.2 pour un schéma récapitulatif), sont liés aux comportements de communication sociale, de stratégie défensive de mobilisation et d'immobilisation défensive (Porges, 2007, 2003, 2001 ; Porges et al., 1994) :

1. Le complexe vagal ventral (CVV) est composé des structures neurales qui serviraient de médiateur au *système d'engagement social*. Lorsque l'environnement interne et externe est considéré comme sécure, le niveau de réseaux neuronaux associés au CVV favoriserait la production de comportements prosociaux et la création de lien social. Cet engagement social serait initié par une correspondance entre l'activité neuronale des viscères et l'activité de réseaux neuronaux associés à des fonctions d'intersubjectivité et d'empathie favorisant une meilleure communication (e.g. production de vocalisations prosodiques et amélioration de la détection de la prosodie d'autrui, voir Porges, 2007). Une composante motrice du CVV, qui prend naissance dans le noyau ambigu, serait associée à la coordination des muscles faciaux et posturaux avec les bronches et le cœur (García Santos et al., 2018). Ces différentes connexions favoriseraient la production de comportements prosociaux et des réponses plus flexibles et adaptatives aux contextes sociaux (Porges, 2001 ; Porges, 2003 ; Porges, 2007).

2. Les comportements de combat et de fuite nécessitent l'activation de la branche sympathique du système nerveux autonome et constituent l'héritage évolutionniste que sont les stratégies de défense des mammifères (Adolphs, 2013). Cette stratégie de défense nécessite une augmentation de la production métabolique pour soutenir les comportements de mobilisation. Dans le cadre de la théorie polyvagale, le recrutement de la branche sympathique s'opère hiérarchiquement, lorsque que le CVV ne permet pas une réponse adaptée, selon le principe Jacksonien de dissolution (Jackson, 1968). La réponse sympathique

initie alors des changements physiologiques, tels qu'une augmentation du tonus musculaire, une accélération de la circulation sanguine, une inhibition de la fonction gastro-intestinale, une dilatation des bronches, une augmentation de la fréquence cardiaque et de la fréquence respiratoire, et une libération de catécholamines (Bracha, 2004). Lorsque la branche sympathique devient le niveau de réseaux neuronaux dominant, l'influence du CVV peut être inhibée en faveur de la mobilisation des ressources physiologiques pour une action rapide. Alors que les comportements prosociaux et les interactions sociales sont associés au CVV, la branche sympathique favoriserait des tendances comportementales d'approche et d'évitement ainsi que des émotions telles que la peur ou la colère afin de faire face à l'adversité pour augmenter les chances de survie (Porges, 2007).

3. Le complexe vagal dorsal (CVD) naissant du noyau dorsal du nerf vague est composé des fibres motrices vagales primaires projetant sur les organes situés sous le diaphragme. Ce circuit serait conçu pour initier une réponse adaptative à un danger imminent et intense et constituerait la réponse évolutive la plus ancienne au stress (Chigr et al., 2009). L'activation du CVD en cas de défense peut entraîner une réponse passive caractérisée par, entre autres, une diminution du tonus musculaire, une décélération de la circulation sanguine pour préserver les ressources métaboliques, une altération des fonctions intestinales et vésicales (Corrigan et al., 2011). Cette inhibition viscérale répond à une réduction des demandes métaboliques notamment en oxygène au minimum nécessaire pour favoriser les chances de survie. Sur le plan comportemental, cette réponse d'immobilisation ou d'arrêt associé à un risque de mort imminent, d'effondrement ou de réaction de "gel", peut s'apparenter chez l'être humain comme un état dissociatif (pouvant inclure une perte de conscience) parfois décrit lors de l'expérience d'évènements potentiellement traumatiques (Wagner-Skacel et al., 2022).

La théorie polyvagale postule donc qu'à travers ces niveaux de réseaux neuronaux, selon les caractéristiques situationnelles (indiquant le niveau de dangerosité),

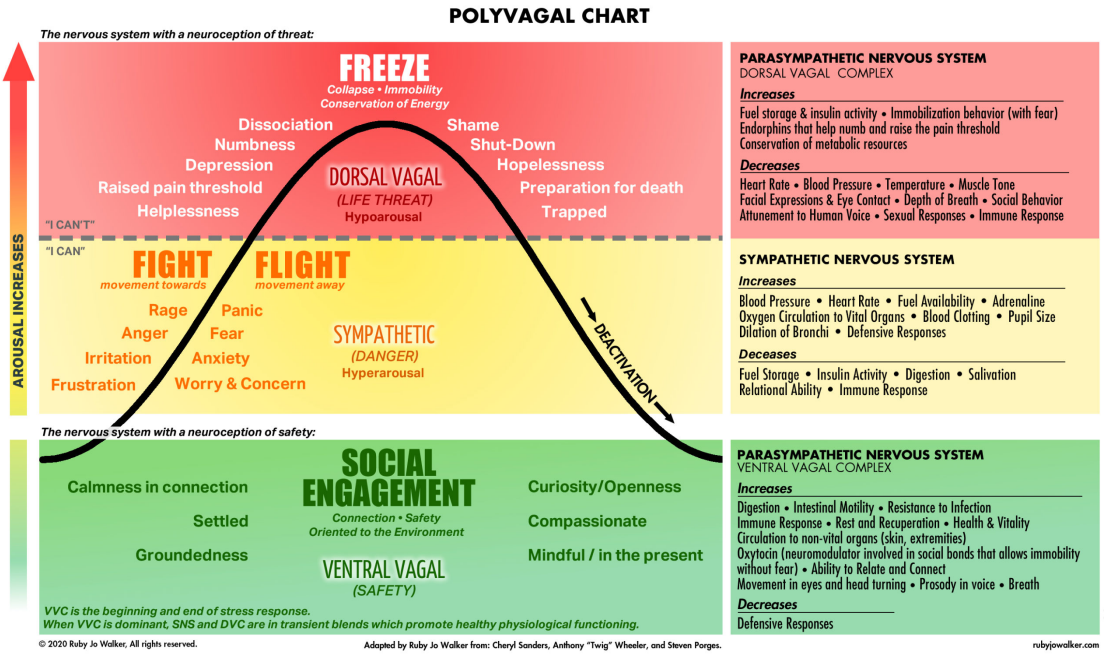

Figure 3.2 – Description des trois niveaux de résaux neuronaux et les fonctions associées selon le niveau dangerosité associée prédits par la théorie polyvagal, crédit : Rudy Jo Walker.

des réponses physiologiques, cognitives et comportementales spécifiques seront initiées (Porges, 2001 ; Porges, 2003 ; Porges, 2007). Ainsi, lorsqu'un individu se sent en sécurité, le système parasympathique (*vagal break*) favorise des interactions sociales optimales, la reconnaissance émotionnelle, l'empathie, l'intersubjectivité dans un but de coopération augmentant les chances de survie. A l'inverse, dans une situation menaçante, une inhibition du tonus vagal avec une prédominance sympathique permet l'activation d'une réponse de stress pour faire face à l'adversité (quelque soit la nature de l'adversité).

Cette théorie a fait face à certaines critiques. Par exemple, la perspective évolutionniste de la théorie polyvagale, selon laquelle un contrôle vagal précis du cœur serait l'un des premiers mécanismes a être apparu dans la phylogénie des mammifères a été remise en question (voir Grossman & Taylor, 2007). Sur le plan comportemental, l'activité du nerf vague indexée par les HF, ne prédit pas toujours les comportements prosociaux, surtout lors du contrôle de possibles effets d'attentes de l'expérimentateur tout comme ceux des participants (voir Beffara, 2016).

3.3 Le modèle de l'intégration neuroviscèrale

Alors que la théorie polyvagale (Porges, 2007) se focalise principalement sur la question de l'influence du système nerveux parasympathique sur la production de comportements prosociaux et que le modèle de cohérence psychophysiologique (McCraty & Zayas, 2014) considère la balance sympatovagale comme indicateur de régulation physiologique à des fins cliniques (exercice de respiration par cohérence cardiaque) ; l'intégration neuroviscérale (Thayer & Lane, 2000 ; Thayer et al., 2009) cible plus directement l'influence de l'adaptation cardiovasculaire sur la cognition. C'est pourquoi, parmi tous les modèles présentés, l'intégration neuroviscérale est le modèle privilégié lors de l'étude du rôle de la relation cœur-cerveau dans la cognition (e.g., Forte et al., 2019). La perspective de l'intégration neuroviscérale a pour objectif de proposer une vue intégrative de l'importance de l'auto-régulation dans la santé en plaçant la relation entre le système nerveux autonome et les fonctions exécutives au centre des capacités d'auto-régulation d'un organisme (Thayer et al., 2009 ; Thayer & Lane, 2000). L'auto-régulation fait référence à la capacité d'un individu à réguler ses pensées, ses émotions et ses comportements, lui permettant ainsi de s'adapter aux différentes contraintes situationnelles (Gross, 1998 ; Park & Thayer, 2014 ; Thayer & Lane, 2000). Les aires cérébrales et réseaux neuronaux associés à l'auto-régulation sont partie intégrante du CAN (Benarroch, 1993 ; Thayer et al., 2009 ; Thayer & Lane, 2000). En effet, l'activité des régions cérébrales du CAN serait impliquée dans les réponses viscéromotrices, neuroendocriniennes et comportementales adaptatives pour faire face à différentes demandes environnementales (Thayer & Lane, 2000 ; Thayer et al., 2009 ; Park et al., 2013b). Comme mentionné précédemment (section 1.2.2) le CAN comprend un large réseau de zones neuronales telles que le cingulaire antérieur, l'insula, les cortex préfrontaux ventromédiaux, le noyau central de l'amygdale, les noyaux paraventriculaires et apparentés de l'hypothalamus, la substance grise périaquaductuelle, le noyau parabrachial, le noyau du tractus solitaire (NTS), le noyau ambigu, la médulla ventrolatérale, la médulla ventromédiale et le champ

tegmental médullaire (pour une revue, voir Smith et al., 2017). Les connexions entre ces aires cérébrales sont bidirectionnelles, permettant une communication descendante et ascendante (Thayer & Lane, 2000).

Le modèle de l'intégration neuroviscéral souligne l'importance de ces aires cérébrales (voir Figure 3.3), et en particulier les circuits inhibiteurs préfrontaux-sous-corticaux au sein du CAN (pour une revue, voir Heatherton & Wagner, 2011), dans les capacités d'auto-régulation et dans le maintien d'une bonne santé mentale (Thayer & Lane, 2000 ; Thayer et al., 2009). De façon similaire au principe de dissolution de la théorie polyvagale (Jackson, 1968 ; Porges, 2001 ; Porges, 2003), la perspective de l'intégration neuroviscérale postule que l'activité du cortex préfrontal est associée à l'identification des signaux de sécurité dans l'environnement et exerce un contrôle inhibiteur sur les circuits sous-corticaux sympatho-excitateurs, incluant le noyau central de l'amygdale (Thayer et al., 2009 ; Heatherton & Wagner, 2011). Ce contrôle inhibiteur préfrontal permettrait à un organisme d'apporter des réponses optimales aux différentes exigences situationnelles (Thayer et al., 2009). En effet, dans le cas d'une menace perçue, l'inhibition préfrontale se réduirait et les circuits sous-corticaux sympatho-excitateurs activés seraient associés à la production de tendances d'actions automatiques pour faire face à la potentielle menace (Park et al., 2013b ; Kelley et al., 2019). Par ailleurs, lors d'une régulation préfrontale altérée, l'activité sous-corticale peut devenir hyperactive entraînant une activation prolongée des mécanismes comportementaux et cognitifs défensifs, notamment l'hyper-vigilance, l'inquiétude ou la rumination (voir Thayer et al., 2009). L'altération des circuits préfrontaux-sous-corticaux a été logiquement associée à un large éventail de psychopathologies incluant la dépression (Davidson et al., 2002 ; Johnstone et al., 2007 ; Pizzagalli & Roberts, 2022), l'anxiété (Forster et al., 2015 ; Kenwood et al., 2022), la schizophrénie (Selemon & Zecevic, 2015 ; Smucny et al., 2022 ; Zhou et al., 2015) et les comportements de dépendance (George & Koob, 2013 ; Goldstein & Volkow, 2011).

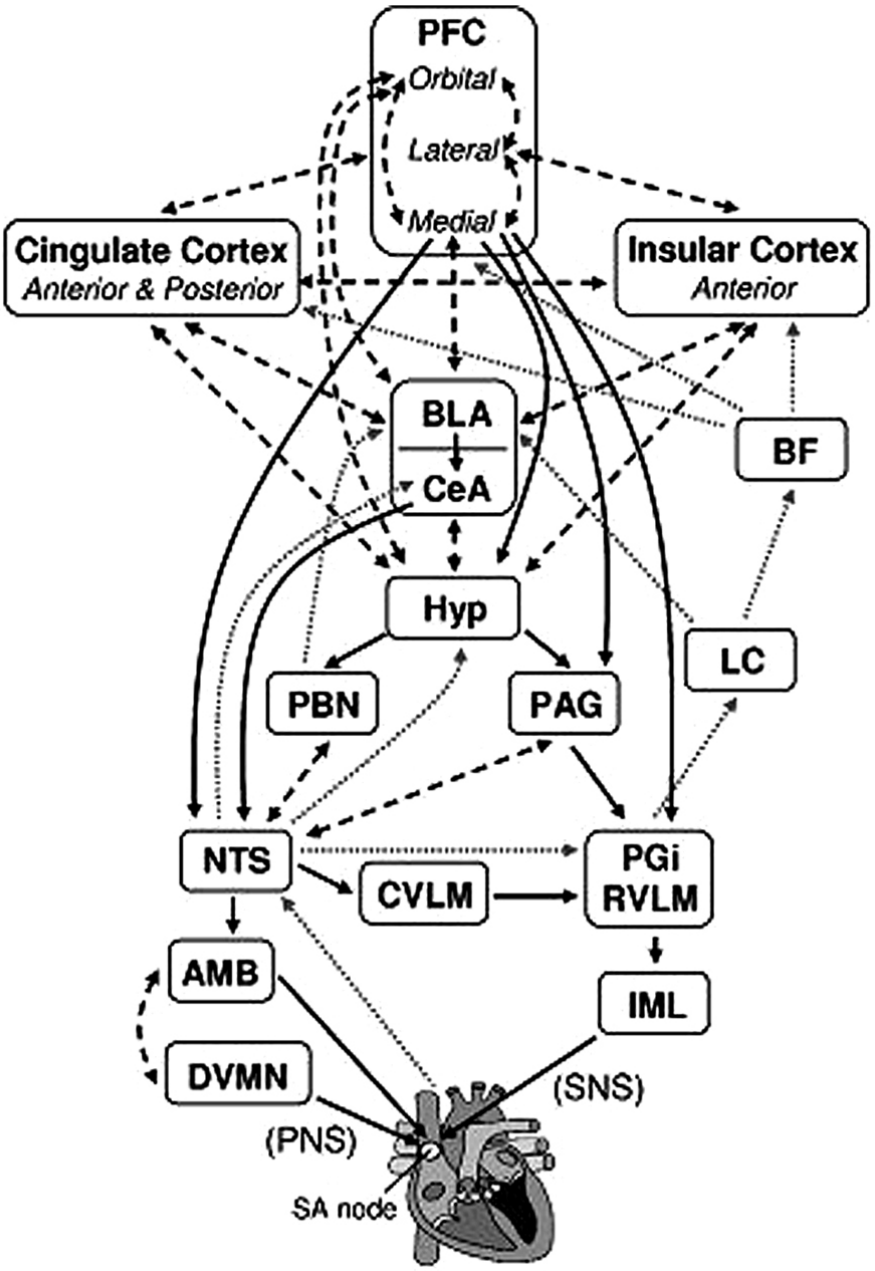

Figure 3.3 – Réseaux neuronaux identifiés dans le modèle de l'intégration et associés au contrôle de l'activité cardiaque (flèches solides symbolisant les voix efférentes) et recevant des informations nerveuses provenant du centre cardiovasculaire (flèches en pointillés symbolisant les voix afférentes), tiré de Park et Thayer, 2014.

3. Les modèles théoriques psychophysiologiques de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition

Le modèle de l'intégration neuroviscérale renforce l'hypothèse d'une connexion entre le fonctionnement des circuits inhibiteurs préfrontaux-sous-corticaux essentiels à l'auto-régulation et l'activité cardiaque par l'intermédiaire du nerf vague (Thayer et al., 2012 ; Thayer & Lane, 2000 ; Thayer et al., 2009). Plus particulièrement, une méta-analyse indique qu'une variabilité du rythme cardiaque au repos élevée est associée à un fonctionnement efficace des circuits inhibiteurs préfrontaux-sous-corticaux impliqués dans les fonctions d'auto-régulation (Thayer et al., 2012). Sur le plan comportemental, plus la variabilité du rythme cardiaque au repos chez des adultes est élevée, plus ils présentent une bonne performance lors de tâches cognitives exécutives (Forte et al., 2019 ; Magnon et al., 2022f). À l'inverse, une variabilité du rythme cardiaque au repos plus faible est associée à une régulation préfrontale hypoactive, ce qui entraînerait une hyperactivité des structures sous-corticales, et donc une auto-régulation cognitive et émotionnelle inadaptée (Thayer et al., 2009). Par exemple, les adultes présentant une faible variabilité du rythme cardiaque au repos semblent avoir des difficultés dans la reconnaissance des indices de sécurité (visages neutres ou exprimant la peur) ou ne s'habituent pas aux nouveaux stimuli neutres (Park et al., 2012a ; Park & Thayer, 2014). Ainsi, selon la perspective de l'intégration neuroviscérale, la variabilité du rythme cardiaque au repos serait un bio-marqueur des capacités d'auto-régulation d'un individu reflétant 1) sur le plan neuronal, l'activité du CAN et plus particulièrement des circuits inhibiteurs préfrontaux-sous-corticaux, et 2) sur le plan cognitif, les capacités exécutives et de régulation émotionnelle (Thayer et al., 2012 ; Thayer & Lane, 2000 ; Thayer et al., 2009).

Le modèle de l'intégration neuroviscérale a pour avantage de fournir un index des capacités d'auto-régulation d'un organisme, à savoir la variabilité du rythme cardiaque au repos (Thayer et al., 2012 ; Thayer et al., 2009). La variabilité du rythme cardiaque a souvent été considérée comme une variable dépendante utilisée comme indicateur de santé dans le contexte de différentes pathologies impliquant un dysfonctionnement autonomique telles que par exemple la distyroïdie (Brusseau et al., 2022, 2022), les troubles du spectre autistique (Haigh et al., 2021) et le diabète

de type 2 (Benichou et al., 2018) ; ou de plus en plus comme un prédicteur de la santé sur le long terme (e.g. espérance de vie en bonne santé, voir Hernández-Vicente et al., 2020 ; Tan et al., 2019). Dans le domaine de la recherche comportementale en revanche, la variabilité du rythme cardiaque était principalement utilisée comme indicateur objectif du niveau de stress (Kim et al., 2018). La considération de la variabilité du rythme cardiaque au repos comme un potentiel prédicteur de variables cognitives, faite par l'intégration neuroviscérale (Thayer et al., 2012 ; Thayer et al., 2009), marque un changement paradigmatique de l'opérationnalisation de cette mesure physiologique dans la recherche comportementale, notamment en psychologie (Quintana & Heathers, 2014). Le choix d'utiliser la variabilité du rythme cardiaque au repos comme indicateur des capacités d'autorégulation est toutefois discutable. La mesure de la variabilité du rythme cardiaque au repos ne permet pas de prendre en compte l'adaptation de l'organisme aux caractéristiques situationnelles spécifiques auxquelles il est confronté. Un niveau d'adaptation cardiovasculaire général (variabilité du rythme cardiaque au repos) permet de prédire que l'organisme devrait être capable de s'adapter dans la majorité des situations mais nous empêche de prédire si son adaptation est efficiente pour une situation spécifique. La relation proposée par l'intégration neuroviscérale est statique dans le sens où le contexte n'est pas pris en compte, la variabilité du rythme au cardiaque au repos devrait prédire positivement les performances exécutives quelque soit les caractéristiques situationelles. A l'inverse, la théorie du tank vagal propose de mesurer également les modulations de l'activité vagale pour indexer la capacité d'un organisme à s'adapter à une situation précise.

3.4 La théorie du tank vagal

La théorie du tank vagal est une théorie émergente et récente qui propose une perceptive alternative de la mesure de l'implication du nerf vague dans l'autorégulation à celle de l'intégration neuroviscérale (Laborde et al., 2017). La théorie du tank vagal s'appuie sur le modèle de l'intégration neuroviscérale et plus particulièrement sur la description du rôle du contrôle vagal cardiaque dans les mécanismes

d'auto-régulation proposé par ce modèle (Thayer et al., 2009) et implémente le caractère contextuel présent dans la théorie polyvagale selon lequel le système nerveux autonome va promouvoir certains processus cognitifs et comportements selon les caractéristiques situationnelles (Porges, 2007). Un autre postulat majeur de la théorie polyvagale est l'existence de possibles ressources sous-jacentes à la performance d'auto-régulation décrite en psychologie cognitive et sociale (Baumeister et al., 2007). Pour définir et mesurer les capacités d'auto-régulation, cette théorie se centre sur le contrôle cardiaque vagal (Laborde et al., 2017), c'est à dire l'habilité du nerf vague à altérer le rythme cardiaque de façon immédiate, avec une sensibilité et une précision élevées (Chapleau & Sabharwal, 2011). Selon cette théorie, le contrôle vagal cardiaque serait plus précisément une ressource reflétant la force d'auto-régulation qui peut être épuisée et reconstituée, d'où la métaphore physiologique du réservoir (tank) vagal (Laborde et al., 2018).

L'existence postulée de cette ressource impliquée dans l'auto-régulation s'appuie sur des travaux réalisés en psychologie sociale et cognitive (Laborde et al., 2018). Par exemple, des études sur l'*ego depletion*, i.e. la réduction des capacités d'auto-contrôle suite à des expositions répétées à un stimulus désirable (Baumeister et al., 2007), ont conduit à l'hypothèse de l'existence d'une ressource favorisant l'auto-contrôle, une composante importante de l'auto-régulation (voir Zahn et al., 2016). Une première proposition postule que la ressource impliquée dans l'auto-contrôle serait le "glucose" (Gailliot et al., 2007). Or, cette hypothèse a par la suite été critiquée (Inzlicht et al., 2014), et plus largement, l'existence même de l'effet *ego depletion* a été questionné (Hagger et al., 2016). La question de la nature de cette ressource a également été explorée en psychologie cognitive. Par exemple, il a été proposé que la motivation serait un possible mécanisme soutendant l'auto-régulation (Kurzban et al., 2013 ; Inzlicht et al., 2014) retirant le besoin explicatif d'une "ressource". Une autre théorie intégrative de l'auto-régulation propose une interaction entre la motivation à l'auto-contrôle et la capacité à exercer l'auto-contrôle (Kotabe & Hofmann, 2015). Une explication basée uniquement sur des facteurs motivationnels et psychologiques dans l'auto-contrôle a été aussi débattue au profit

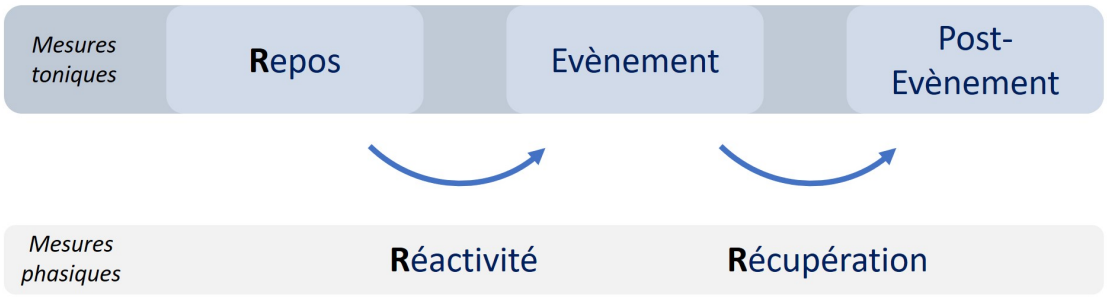

Figure 3.4 – Les trois Rs de la théorie du tank vagal : Le Repos, la Réactivité et la Récupération (adaptée de Laborde et al. 2017).

d'une hypothèse ciblant des mécanismes physiologiques, et plus particulièrement l'activité du nerf vague, dans ces processus d'auto-régulation (Evans et al., 2016).

Les capacités d'auto-régulation d'un organisme seraient donc mieux indexées par les modulations de l'activité du nerf vague pendant un évènement précis (Laborde et al., 2017), plutôt que par la mesure de la variabilité du rythme cardiaque au repos comme le prédit initialement la théorie de l'intégration neuroviscérale (Thayer et al., 2012 ; Thayer & Lane, 2000 ; Thayer et al., 2009). Pour mesurer le contrôle cardiaque vagal, en plus de l'activité du nerf vague au repos, la *réactivité* du nerf vague face à un évènement (e.g. une tâche cognitive) d'une part et la *récupération* de l'activité vagale suite à cet évènement d'autre part, doivent être considérées (voir Figure 3.4, Laborde et al., 2017). Contrairement à l'intégration neuroviscérale (Thayer & Lane, 2000 ; Thayer et al., 2009), un des postulats principaux du tank vagal est que certains mécanismes cognitifs ne pourraient être relevés que par la modulation de l'activité vagale (Laborde et al., 2017) et seraient alors non-observables lorsque seule l'activité vagale au repos est considérée. Par exemple, une étude réalisée auprès d'enfants indique que certaines de leurs difficultés d'auto-régulation seraient associées à la réactivité de la variabilité du rythme cardiaque et non la variabilité du rythme cardiaque au repos (Calkins et al., 2007). La variabilité

du rythme cardiaque au repos semble ne pas être l'indicateur le plus sensible et robuste pour étudier le rôle de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition.

3.5 Une perspective davantage "intégrée" de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition

Alors que la théorie polyvagale (Porges, 2007) se focalise principalement sur la question de l'influence du système nerveux parasympathique sur la production de comportements prosociaux et que le modèle de l'intégration neuroviscérale (Thayer & Lane, 2000 ; Thayer et al., 2009) propose d'indexer l'adaptation cardiovasculaire par la variabilité du rythme cardiaque au repos comme prédicteur des performances exécutives et des fonctions cognitives associées (e.g. régulation émotionnelle et prise de décision) indépendamment du contexte, la théorie du tank vagal intègre les modulations vagales dans la mesure de l'adaptation cardiovasculaire pour indexer les capacités de régulation d'un individu. L'apport de la théorie du tank vagal est de prédire que la variabilité du rythme cardiaque au repos n'est pas le meilleur indice pour mesurer les capacités d'auto-régulation d'un organisme (Laborde et al. (2018) ; voir chapitre 5 pour une discussion de cette prédiction). Cette prédiction vient de modèles théoriques qui ont été construits sur la base de données psychophysiologiques pour ensuite proposer des prédictions sur le rôle de variables physiologiques dans la cognition. De façon intéressante, cette prédiction est parfaitement compatible avec les approches incarnées de la cognition qui offrent une vision davantage intégrée de la relation entre adaptation cardiovasculaire et cognition.

Les approches incarnées de la cognition prédisent *ad hoc* l'importance des capacités d'auto-régulation *in situ* d'un organisme dans les performances cognitives (Magnon et al., 2021b ; Thompson & Varela, 2001 ; Varela et al., 1991 ; Versace et al., 2018), en accord avec la théorie du tank vagal (Laborde et al., 2018). Un autre postulat central des approches incarnées de la cognition est que les contraintes imposées par l'environnement lors du couplage entre l'organisme et

les caractéristiques situationnelles influence la dynamique cognitive (Magnon et al., 2021b ; Thompson & Varela, 2001 ; Varela et al., 1991 ; Versace et al., 2018). Le rôle de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition pourrait alors dépendre de certaines contraintes (conditions) qui mobiliseraient certains mécanismes cognitifs dans un objectif d'adaptation (voir chapitre 6 et 7 pour une exploration de cette hypothèse). Ce dernier point est particulièrement important car les approches incarnées postulent une cognition "dynamique", non modulaire, qui impliquerait l'émergence de mécanismes cognitifs permettant de remplir différentes fonctions plutôt que l'existence de fonctions cognitives en tant que telles (pour une application de cette hypothèse à la perception et la mémoire, voir Mille et al., 2021a ; Versace et al., 2014). Sur la base de ces postulats, la présente thèse de doctorat propose une vision intégrative de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition, selon laquelle l'adaptation cardiovasculaire mobilise des mécanismes cognitifs adaptatifs en réponse à des contraintes situationnelles spécifiques. Le chapitre 4 aura pour objectif d'introduire les approches incarnées de la cognition en vue de justifier cette vision intégrative.

4

Vers un rôle central contextuel et conditionnel de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition : Une perspective incarnée et située

Tous les modèles psychophysiologiques présentés dans le chapitre précédent s'appuient sur des données physiologiques associées à la relation cœur-cerveau pour prédire le fonctionnement cognitif (McCraty & Zayas, 2014 ; Porges, 2007 ; Thayer et al., 2009). A l'inverse, certaines modèles théoriques cognitifs, peuvent offrir des prédictions sur le rôle de variables physiologiques, telles que l'adaptation cardiovasculaire, dans la cognition. La présente thèse s'appuie sur le cadre cognitif des approches incarnées de la cognition pour proposer une perspective intégrative de l'interaction possible entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition et des contingences de cette interaction. Les approches incarnées de la cognition s'appuient fortement sur le paradigme de l'énaction (Thompson & Varela, 2001 ; Varela et al., 1991) qui seront d'abord présentés avant de définir les approches incarnées de la cognition.

4. Vers un rôle central contextuel et conditionnel de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition : Une perspective incarnée et située

4.1 Le paradigme énactiviste

"*Where does the mind stop and the rest of the world begin ?*" [1] (Clark & Chalmers, 1998).

De nombreux courants philosophiques proposent différente vues de la cognition (Beer, 2000 ; Clark, 2013 ; Núñez et al., 2019). Par exemple, le dualisme conduit au postulat selon lequel la cognition serait indépendante du corps et du monde (Descartes & Pellegrin, 2009 ; Uttal, 2004). L'indépendance entre la cognition et le monde extérieur dérivée du dualisme, a conduit à différentes hypothèses sur le fonctionnement cognitive dont l'existence de représentations cognitives abstraites d'un monde pré-donné (cognitivisme computo-symbolique, voir Fodor, 1983). Le monisme, à l'inverse de la séparation corps-esprit postulée par le dualisme, propose que la cognition vient de l'interaction avec un monde pré-donné et ses propriétés existantes (Buckner & Fridland, 2017 ; Gibson, 1979 ; Goswami, 1995). Le monisme est souvent illustré par l'approche écologique (Gibson, 1979). Cette approche propose que l'environnement physique présente des propriétés qui offrent des possibilités d'action (*affordances*) aux animaux. La perception visuelle consiste alors en un système de détection, dans la lumière ambiante, des invariances dans l'environnement qui spécifient ces possibilités d'action permettant de guider l'interaction entre l'organisme et son environnement (Gibson, 1979). L'énaction a été proposée comme une voie moyenne, intermédiaire, entre le dualisme et le monisme (Varela et al., 1991). L'énaction propose une vue relativement solipsiste (courant philosophique qui propose l'absence d'une réalité commune, voir Maloney, 1985) selon laquelle la représentation d'un monde pré-donné ne serait pas nécessaire(Thompson & Varela, 2001 ; Varela et al., 1991). Alors que l'environnement est vu comme indépendant de l'action perceptivement guidée de l'animal dans l'approche écologique (Gibson, 1979), l'énaction considère l'environnement comme émergeant (énacté) par le couplage sensori-moteur (Varela et al., 1991).

1. "Où s'arrête l'esprit et où commence le reste du monde ?"

4. Vers un rôle central contextuel et conditionnel de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition : Une perspective incarnée et située

Le courant épistémologique de l'énaction postule que la cognition peut être considérée comme une "action incarnée". La terminologie "incarnée" (*in* et *carne* signifiant à l'intérieur de la chair) fait référence au postulat selon lequel la cognition dépend des expériences corporelles (Glenberg, 2015, 2010 ; Glenberg et al., 2013 ; du fait d'avoir un corps doté de capacités sensori-motrices, e.g. voir Wilson, 2002). Ces expériences corporelles sont *situées* car elles s'inscrivent dans les caractéristiques situationnelles présentes, quelles soient de nature biologique, psychologique ou culturelle (pour un essai sur une interprétation incarnée des liens entre les facteurs biologiques et culturels, voir Magnon & Corbara, 2022). L'apport de la terminologie "action" permet de souligner le rôle fondamental de l'interaction avec l'environnement dans la cognition. L'*énaction*, anglicisme de *to enact* (faire émerger), postule que la cognition émerge du couplage structurel entre l'organisme et son environnement immédiat (Thompson & Varela, 2001 ; Varela et al., 1991).

Pour illustrer l'énaction, l'étude de la perception des couleurs est souvent invoquée (Varela et al., 1991). Le système visuel est l'un des systèmes sensoriels les mieux connus et qui semble avoir une importance particulière sur le plan évolutionniste car environ un tiers de la surface corticale des primates est impliquée dans les processus visuels (Baden et al., 2020 ; Espinosa & Stryker, 2012 ; Kupers et al., 2011). Les photorécepteurs de la rétine humaine semblent parfaitement capter les ondes lumineuses comprises entre 400 nm et 800 nm réfléchies par les objets physiques, ce qui conduirait à un traitement cérébral particulier (par codage rétinotopique) à l'origine des couleurs (Shapley & Hawken, 2011). Les ondes lumineuses de hautes fréquences correspondent à des couleurs froides telles que le violet (400 nm), le bleu (470 nm) et le vert (530 nm) ; tandis que les ondes lumineuses de basses fréquences correspondent à des couleurs chaudes telles que le jaune (580 nm) et le rouge (800 nm). Il devient alors physiquement possible de prédire la couleur perçue d'un objet à partir de la mesure physique des ondes lumineuses réfléchies par ce dernier. Ce postulat est vrai pour des objets isolés ; or, lorsqu'ils sont placés dans des scènes écologiques, les ondes lumineuses reflétées par l'objet ne prédisent pas sa couleur perçue (Land, 1977 ; Varela & Thompson, 1990). Il semble y avoir une

relative indépendance entre le monde prédit par les lois de la physique (objet réel) et le monde perçu par l'être humain (percept, voir Varela & Thompson, 1990 ; Varela et al., 1991). La couleur perçue viendrait d'un couplage entre les caractéristiques de l'objet physique et les caractéristiques propres aux individus, notamment de leurs expériences perceptives antérieures idiosyncrasiques (Lafer-Sousa et al., 2015). La perception émergerait alors d'un couplage sensori-moteur entre l'organisme et l'environnement et serait donc fondamentalement influencée par l'interaction avec le milieu environnant (Varela et al., 1991).

Ce postulat que la cognition émergerait de schèmes sensori-moteurs permettant à la percepetion d'être guidée par l'action, et à l'action d'être perceptuellement guidée, s'appuie sur la notion d'autopoïèse (Varela et al., 1974 ; Varela et al., 1991). L'autopoïèse désigne un système qui s'autorégule par des interactions mutuelles constantes ; le système serait ici composé de l'organisme, de l'environnement et de la cognition (Varela et al., 1991). Un exemple classique pour illustrer l'autopoïèse est celui de la bactérie unicellulaire. Une bactérie unicellulaire est bien un système autopoïétique dans le sens ou elle "génère et spécifie sa propre organisation par son fonctionnement en tant que système de production de ses propres composants" (Maturana & Varela, 1991). De cette façon, une unité biologique émerge d'un ensemble d'interactions avec des parties de son environnement. Considérons l'interaction entre la bactérie unicellulaire et du saccharose. Tout comme le cas de la couleur, vu précédemment, bien que le saccharose soit une condition réelle et présente de l'environnement physico-chimique (ondes lumineuses réfléchies), son statut de nourriture ne l'est pas (couleurs perçues). Le fait que le saccharose soit un nutriment n'est pas intrinsèque à son statut de molécule, il s'agirait plutôt d'une conséquence relationnelle, liée au métabolisme de la bactérie. Le saccharose a une signification ou une valeur en tant qu'aliment uniquement à travers l'action de la bactérie sur ce dernier (Maturana & Varela, 1991). L'autopoïse place le couplage entre l'organisme et l'environnement au centre de la cognition (Maturana & Varela, 1991). Ce couplage dépend intrinsèquement des contraintes situationnelles imposées sur l'organisme et de ses capacités d'adaptation face à ces contraintes (Varela et al.,

1991). Les capacités d'un organisme à répondre aux pressions environnementales peuvent être indexées par la variabilité du rythme cardiaque faisant du cadre énactiviste un socle épistémologique idoine pour étudier la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition (Magnon et al., 2021b). Toutefois, cette thèse de doctorat, s'inscrivant en psychologie cognitive, s'appuie sur les approches incarnées de la cognition plutôt que l'énaction, qui demeure un paradigme philosophique assez large. Les approches incarnées de la cognitions se basent sur les fondements de l'énaction pour proposer différents modèles théoriques tels que le système des symboles perceptuels (Barsalou, 1999) ou le modèle Activation-Intégration (Act-In, voir Versace et al., 2014). Les modèles des approches incarnées de la cognition proposent des axiomes de recherches offrant des hypothèses en termes de mécanismes cognitifs qui guideront ces travaux de thèse.

4.2 Les approches incarnées et situées de la cognition

Le terme "approches" incarnées de la cognition (par simplification, la notion de cognition située dérivant naturellement de l'incarnation ne sera plus précisée dans la présente thèse doctorale) fait référence au fait que la cognition incarnée s'appuie sur différents paradigmes tels que le connexionnisme (distribution des connaissances dans de larges réseaux neuronaux sur l'ensemble du cerveau, voir Hebb, 1949) et surtout l'énaction (Versace et al., 2018). Le paradigme énactiviste a servi de fondation principale pour les approches incarnées de la cognition, dont un des postulats centraux propose que le corps a un rôle essentiel dans la cognition car cette dernière serait le produit dynamique de l'interaction sensori-motrice avec l'environnement (cognition incarnée) conférant une importance particulière aux caractéristiques situationnelles (cognition située, voir Glenberg et al., 2013). Les processus perceptifs et sensoriels seraient fondamentalement inséparables de l'action et de la motricité (e.g. pour des revues sur la relation perception-action, voir par exemple Badcock et al., 2019 ; Magnon et al., 2021b ; Pezzulo & Cisek, 2016 ; Proffitt, 2006). Cependant, contrairement à l'énaction qui rejette la notion

de représentation cognitive, les approches incarnées de la cognition proposent l'existence de représentations cognitives dynamiques et modalité-dépendantes (i.e. qui dépendent des systèmes sensoriels, voir la théorie des symboles perceptifs Barsalou, 1999 ; Barsalou, 2003) pouvant être contraintes par différents mécanismes cognitifs (Versace et al., 2014). Dans le cadre de cette thèse de doctorat, la notion de représentations dynamiques est particulièrement intéressante car il est possible que l'adaptation cardiovasculaire, essentielle à l'adaptation de l'individu à son environnement immédiat, mobilise des mécanismes cognitifs spécifiques susceptibles d'influencer ces représentations dynamiques (Magnon et al., 2021b). En effet, ces représentations cognitives dynamiques permettraient de construire une perception adaptée de l'environnement immédiat en fonction des caractéristiques situationnelles telles que les propriétés de l'environnement et en fonction des caractéristiques de l'individu telles que son état physiologique actuel (Barsalou, 2008). Par exemple, la représentation d'une chaise serait différente en fonction du niveau de fatigue physique et de l'objectif poursuivi par un individu (Barsalou, 1999). Si un individu est fatigué après un effort physique, il percevra une chaise comme un moyen de se reposer. Cependant, dans le cas où une ampoule serait à changer au plafond, cette même chaise pourrait être davantage représentée comme un moyen pour atteindre l'ampoule (voir Figure 4.1). Ainsi, dans le cadre des approches incarnées de la cognition, les connaissances ne sont pas stockées sous la forme de représentations abstraites en mémoire (connaissances amodales), au contraire, elles émergeraient dynamiquement en fonction de la situation présente (selon l'activation de *simulators*, voir Barsalou, 1999 ; Barsalou, 2003).

Sur la base de la relation autopoïétique décrite par le paradigme énactiviste entre l'organisme, l'environnement avec lequel il interagit et la cognition qui serait le produit émergent et dynamique de cette interaction, les paramètres physiologiques qui définissent le degré d'interaction possible avec l'environnement devraient participer à la cognition. Cependant, dans le champ de recherche de la cognition incarnée, très peu d'études portent directement sur les variables physiologiques qui sous-tendent les capacités d'un individu à interagir avec son environnement

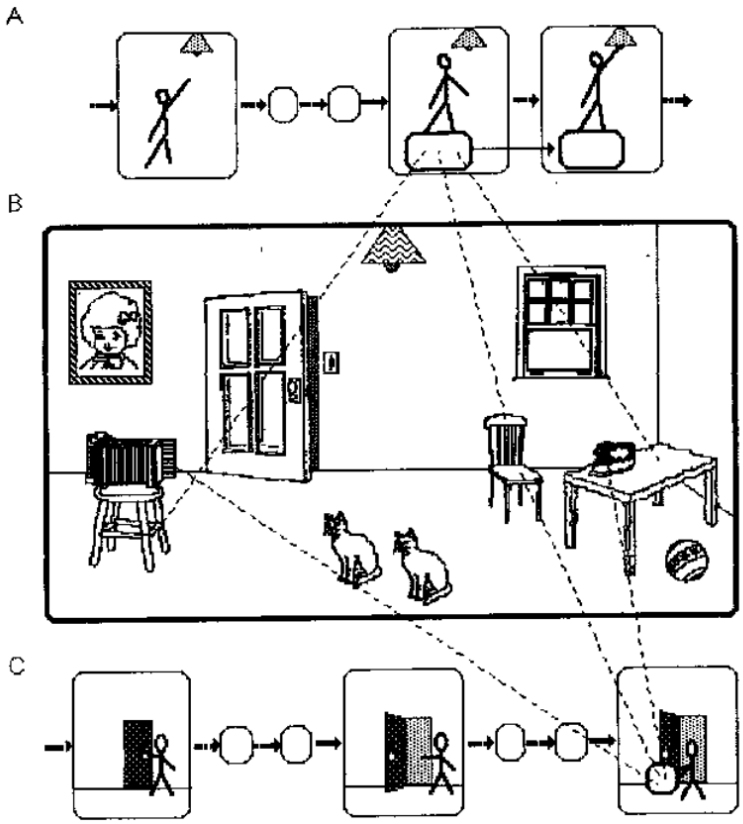

Figure 4.1 – La représentation dynamique d'une chaise en fonction des caractéristiques contextuelles (Barsalou, 2003).

(voir Magnon et al., 2021b). Certaines équipes se sont intéressées à la relation entre la bioénergie (i.e., les ressources énergétiques utilisées par un organisme pour réaliser différentes fonctions, notamment motrices, voir Wallace, 2013) et la perception de l'environnement (Proffitt, 2006 ; Schnall et al., 2010 ; Witt, 2011, 2017). Par exemple, des adultes fatigués (après la réalisation d'un effort physique tel qu'une course à pied) percevaient la pente d'une colline comme étant plus raide comparativement à des adultes non fatigués (Proffitt, 2006). Plus précisément, les participants estimaient l'angle d'une pente, verbalement, visuellement et haptiquement (à l'aide d'un niveau manuel). Suite à la réalisation d'une course, une pente était estimée comme étant davantage pentue lors des jugements explicites (verbaux et visuels) comparativement aux estimations réalisées avant la course (l'estimation haptique n'était pas affectée, voir Proffitt et al., 1995). En plus des ressources bioénergétiques à disposition, la quantité de bioénergie nécessaire pour

maintenir le *potentiel physiologique d'action* (i.e. capacité à produire une action anticipée) influencerait également la perception du monde environnant (Proffitt, 2006). Par exemple, le fait de porter un sac à dos lourd (contraignant le potentiel physiologique d'action) amenait des adultes à percevoir une pente de colline comme étant plus raide comparativement à des adultes ne portant pas une telle charge (Bhalla & Proffitt, 1999). L'interprétation des auteurs est que l'environnement est perçu comme plus ardu lorsque le coût bioénergétique de l'action anticipée (ici, gravir une colline) est trop élevé (par ex., suite au port d'une charge lourde) comparativement aux ressources bioénergétiques à disposition (Bhalla & Proffitt, 1999 ; pour une critique de ces résultats voir Durgin et al., 2009 ; Firestone, 2013). Bien que ces études portent sur des variables physiologiques (bioénergie), ces dernières sont approximées et non pas directement indexées (e.g., l'utilisation d'un sac à dos lourd permet de réduire le *potentiel physiologique d'action* qui n'est pas directement mesuré).

Pourtant, si la cognition dépend de l'interaction entre l'organisme et son milieu (Thompson, 2005 ; Varela et al., 1991), alors il est essentiel d'inclure les paramètres physiologiques qui définissent le degré d'interaction possible avec l'environnement dans l'étude de la cognition. En effet, les possibilités de l'organisme à interagir avec son environnement sont contraintes et définies par différents paramètres physiologiques qui peuvent être mesurés au niveau des muscles (déterminant le niveau de force et de précision), de la circulation sanguine (déterminant l'acheminement des nutriments essentiels pour la bioénergie) et de la capacité cardiorespiratoire (déterminant le niveau d'endurance, voir Magnon et al., 2021b). Comme vu précédemment, la variabilité du rythme cardiaque est un marqueur de l'efficacité du système nerveux autonome, et par extension, de la capacité d'auto-régulation d'un organisme permettant l'adaptation à son environnement (Holzman & Bridgett, 2017, voir également section 1.2.3) . Ainsi, la variabilité du rythme cardiaque comme indicateur des capacités d'auto-régulation d'un organisme peut servir d'opérationnalisation de ses capacités physiologiques d'action sur son environnement (Magnon et al., 2021b). Les approches incarnées de la cognition prédisent alors

que l'adaptation cardiovasculaire participerait à la cognition donnant un cadre théorique qui permet de prédire *a priori* les résultats obtenus dans le domaine de la psychophysiologie sur la relation entre variabilité du rythme cardiaque et cognition (voir le chapitre 2) et d'en offrir une grille d'interprétation cognitive complémentaire à la perspective psychophysiologique en apportant une lecture cognitive originale (voir 4.3).

4.3 Problématique et hypothèses théoriques

Si l'interaction entre l'organisme et son environnement participe à l'émergence de la cognition, la variabilité du rythme cardiaque, en tant qu'indice des capacités d'auto-régulation face aux contraintes de l'environnement, devrait alors prédire le fonctionnement cognitif (voir Magnon et al., 2021b). Plus précisément, les approches incarnées de la cognition prédisent que le couplage *in situ* de l'organisme et de l'environnement est à l'origine de la cognition (Glenberg, 2010 ; Varela et al., 1991 ; Versace et al., 2014 ; pour un ouvrage français voir Versace et al., 2018). Selon le postulat des approches incarnées de la cognition, qui met le couplage sensori-moteur au centre de la cognition (Coutte et al., 2017 ; e.g. Magnon et al., 2021b ; Wamain et al., 2019 ; Witt, 2017), l'hypothèse de l'importance de l'adaptation cardiovasculaire in situ dans les performances à une tâche cognitive est une prédiction *ad hoc* parfaitement en accord avec la théorie du tank vagal (Laborde et al., 2018). De récents travaux en neurosciences supportent cette hypothèse en indiquant que l'interaction entre système cardiaque et le système nerveux central change en fonction de la tâche réalisée (pour une revue, voir Criscuolo et al., 2022). Plus spécifiquement, le couplage entre les oscillations neuronales cardiaques et cérébrales participerait au fonctionnement cognitif lors d'une tâche précise, suggérant que le rôle de la relation cœur-cerveau dans la cognition est avant tout dynamique, *in situ* (Azzalini et al., 2019 ; Criscuolo et al., 2022). En d'autres termes, l'activité neuronale provenant du myocarde influencerait en continu et dynamiquement l'activité cérébrale mesurée en électroencéphalogramme et les performances cognitives associées (Criscuolo et al., 2022 ; Galvez-Pol et al., 2020 ; Grund et al., 2022).

Ces données renforcent l'hypothèse d'une relation dynamique entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition.

En prenant en compte le caractère dynamique de la relation cœur-cerveau, la variabilité du rythme cardiaque au repos ne serait possiblement pas le meilleur prédicteur du fonctionnement cognitif. Pourtant, le modèle de l'intégration neuroviscérale (Thayer et al., 2009), i.e. modèle dominant de la littérature sur la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et la cognition (voir section 3.3), propose que le meilleur indicateur des performances cognitives serait la mesure de la variabilité du rythme cardiaque au repos (Thayer et al., 2012 ; Thayer et al., 2009 ; Thayer & Lane, 2000). Ainsi, la grande majorité des travaux portant sur cette question de recherche utilise la variabilité du rythme cardiaque au repos comme un potentiel prédicteur de variables cognitives (Colzato & Steenbergen, 2017 ; Dell'Acqua et al., 2020 ; Miller et al., 2019 ; Oveis et al., 2009 ; Quintana et al., 2016 ; Spangler et al., 2018b ; e.g., Williams et al., 2019). *A contrario*, les approches incarnées postulent que la cognition émerge du couplage sensori-moteur (émergence dynamique) entre l'individu et les caractéristique situationnelles (Glenberg, 2010 ; et les contraintes qu'elles impliquent, voir Versace et al., 2018), conduisant à la perspective que la variabilité du rythme cardiaque devrait influencer la cognition particulièrement lorsque qu'elle est couplée avec les caractéristiques contextelles. La première étude de cette thèse a pour objectif de vérifier cette relation dynamique entre la variabilité du rythme cardiaque et la cognition avant d'investiguer l'importance des contraintes situationnelles dans cette relation. La prédiction d'un rôle essentiel des modulations de l'activité vagale durant une tâche cognitive dans la performance à cette tâche (voir *Hypothèse 1*) est cohérente avec la théorie du tank vagal (Laborde et al., 2018).

Hypothèse 1 : Les modulations de la variabilité du rythme cardiaque in situ prédiraient davantage les performances à une tâche cognitive que la variabilité du rythme cardiaque au repos.

Après avoir vérifié la nature dynamique de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition, il reste à déterminer les contingences de cette relation. L'apport de la cognition incarnée dans la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition est notamment de postuler l'existence de mécanismes cognitifs mobilisés lors du couplage entre l'organisme et certaines contraintes situationnelles dans un objectif d'adaptation de l'organisme à l'environnement (Brouillet et al., 2017 ; Versace et al., 2018). Ce postulat permet de donner une lecture cognitive aux données accumulées dans le domaine de la psychophysiologie et de proposer de nouvelles hypothèses sur les mécanismes cognitifs impliqués. En d'autres termes, la considération de l'adaptation cardiovasculaire *in situ* ne serait pas suffisante, il est nécessaire de prendre en compte les caractéristiques situationnelles pour une vision davantage intégrée de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition.

Plus précisément, en plus de son caractère "contextuel", le rôle de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition ne devrait s'opérer que dans des situations qui requièrent des processus d'auto-régulation dans un but d'adaptation aux contraintes exercées par une tâche. La variabilité du rythme cardiaque traduit une capacité optimale du cœur à s'adapter en fonction des besoins énergétiques déterminés par des contraintes, quelles soient internes ou externes (e.g., physiologiques, cognitives, environnementales, sociales, psychologiques) dans un but d'adaptation de l'organisme, i.e. d'auto-régulation (voir Holzman & Bridgett, 2017 ; Reynard et al., 2011 ; Shaffer et al., 2014). Selon les approches incarnées, la nature des contraintes situationnelles, et de l'objectif poursuivi dans une tâche, influence l'émergence des représentations cognitives (Barsalou, 1999 ; Glenberg, 2010). Par exemple, certaines tâches de mémoire mobiliseraient des processus de catégorisation alors que d'autres supposeraient des processus de discrimination influençant l'émergence des représentations cognitives (Versace et al., 2014). La variabilité du rythme cardiaque, comme indice d'auto-régulation (Holzman & Bridgett, 2017 ; Reynard et al., 2011), pourrait

moduler des mécanismes cognitifs qui contraindraient l'émergence des représentations cognitives dynamiques uniquement lorsque les contraintes situationnelles sont suffisamment importantes pour mobiliser des processus d'auto-régulation. En support à cette hypothèse, il a été proposé que la dynamique nerveuse entre le système cardiovasculaire et le système nerveux central changerait (synchronisation ou désynchronisation des ossicilations neuronales cardiaques et cérébrales) en fonction de la nature de la tâche, e.g. composée de stimulations prédictibles ou imprédictibles (voir, Criscuolo et al., 2022). Plus précisément, le modèle du système dynamique corps-cerveau (*body–brain dynamic system* en anglais), propose l'existence d'une relation fonctionnelle entre les systèmes viscéraux et le système nerveux central qui permet de préparer l'organisme à l'allocation dynamique des ressources métaboliques et cognitives en vue de l'adaptation de l'organisme à des évènements imprévus (Criscuolo et al., 2022). Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse d'un recrutement de l'activité vagale dans la dynamique neuronale cérébrale lorsque la situation impose des contraintes particulières (e.g. imprivisibilité des stimuli) nécessitant la mobilisation de mécanismes auto-régulateurs (e.g. contrôle inhibiteur).

De même, sur le plan comportemental, il a été proposé que la variabilité du rythme cardiaque serait davantage associée à des tâches qui demandent plus de processus d'auto-régulation (Park et al., 2014). Par exemple, la variabilité du rythme cardiaque prédirait particulièrement la performance à des tâches dirigées vers un but, i.e. impliquant une régulation psychologique adaptative et des processus cognitifs flexibles telles que des tâches d'inhibition cognitive et de flexibilité cognitive, tandis que les tâches induisant un stress mental (e.g. les tâches de mémoire de travail) pourraient être plus faiblement associées à la variabilité du rythme cardiaque (Magnon et al., 2022f), voire à une réduction de cette dernière (Park et al., 2014). Plus précisément, certaines tâches de mémoire de travail nécessiteraient un engagement cognitif plus important qui entraînerait une prédominance davantage sympathique que parasympathique pour gérer le stress mental (Duschek et al., 2009). *A contrario*, les tâches impliquant des mécanismes d'inhibition ou de

flexibilité cognitive nécessitent un effort d'auto-régulation plus important, associé à l'activité parasympathique, et par extension, à la variabilité du rythme cardiaque (Park et al., 2014 ; Segerstrom & Nes, 2007). Prises ensemble, ces données suggèrent que la relation positive entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition ne se révèle que dans certaines conditions, possiblement lorsque la situation implique des processus d'auto-régulation (voir *Hypothèse 2*).

Hypothèse 2 : La variabilité du rythme cardiaque prédirait la cognition uniquement lorsque la situation présente implique des processus d'auto-régulation.

Les contraintes de l'environnement imposées sur l'organisme doivent être intégrées par ses systèmes sensoriels en vue de l'émergence d'une cognition adaptée (Varela et al., 1991 ; Versace et al., 2018). Les approches incarnées de la cognition soulignent l'importance de l'intégration multi-modale comme un mécanisme essentiel pour la perception et l'émergence de processus cognitifs adaptés à la situation (voir le modèle Activation-Intégration Versace et al., 2014). Elle désigne la qualité ou la force des liens entre les différents composants des traces qui émergent d'une situation, ces composants pouvant être extéroceptifs ou intéroceptifs (pour une discussion de l'importance de l'intégration intéroceptive dans la cognition, voir Magnon et al., 2021b). L'intéroception correspond à l'intégration cérébrale des signaux provenant de l'intérieur du corps, qui fournit une cartographie du paysage interne du corps (Ceunen et al., 2016 ; Damasio & Carvalho, 2013 ; Garfinkel et al., 2015 ; Garfinkel et al., 2022). L'intéroception pourrait être le mécanisme clé permettant aux afférences physiologiques pertinentes, en fonction des caractéristiques situationnelles, d'être intégrées dans le système cognitif (Häfner, 2013 ; Herbert & Pollatos, 2012 ; Umeda et al., 2016). Une afférence physiologique pertinente serait la modification du potentiel physiologique d'action, i.e. la possibilité à interagir avec l'environnement immédiat définie par les ressources énergétiques disponibles

ou le coût énergétique de l'action anticipée (Proffitt, 2006). Par exemple, dans le cas du port d'un sac à dos lourd, le potentiel physiologique d'action devrait être contraint, ce qui aurait pour conséquence une modification de la perception visuelle liée à l'action (i.e. percevoir une montée de colline à gravir comme plus pentue, voir Bhalla & Proffitt, 1999). Les approches incarnées de la cognition prédisent que cette relation perception-action implique une intégration sensorielle (intéroceptive) des capacités d'action qui pourraient être indexées par l'adaptation cardiovasculaire *in situ*.

L'hypothèse que l'intégration intéroceptive de l'information cardiaque ne devrait être essentielle à la perception visuelle que lorsque les signaux physiologiques sont pertinents pour l'auto-régulation est cohérente avec les modèles d'inférence active (Pezzulo & Cisek, 2016). Ces modèles proposent que les signaux interoceptifs indiquent les déviations potentielles d'un état homéostatique et sont essentiels pour guider de manière perceptive l'interaction avec le monde (e.g. les comportements alimentaires tels que rechercher activement et manger des ressources alimentaires, repérer les prédateurs) afin de maintenir l'organisme dans un état souhaitable (e.g. satiété, sécurité) pour promouvoir l'auto-régulation et *in fine* augmenter les chances de survie (voir Pezzulo & Cisek, 2016). Le cycle action-perception dépendrait alors *a minima* des afférences intéroceptives qui pourraient conduire à l'émergence d'une perception visuelle des possibilités d'action sur l'environnement en accord avec le potentiel physiologique d'action immédiat.

Hypothèse 3 : L'intégration intéroceptive de l'information cardiaque permet l'influence de la variabilité du rythme cardiaque sur la perception visuelle liée à l'action lors de la déviation d'un état homéostatique (i.e. potentiel physiologique d'action limité).

Ces trois hypothèses seront investiguées dans trois études présentées dans les

chapitres 5, 6 et 7 respectivement. En réponse à la question de recherche principale de cette thèse dont l'objet d'étude est très large (la cognition), à savoir : *"Dans quelle mesure et selon quelles conditions l'adaptation cardiovasculaire est susceptible de contraindre la cognition ?"*, chacune de ces études portent sur des fonctions cognitives différentes. Au fur et à mesure des études présentées, la variabilité du rythme cardiaque est investiguée en relation avec des fonctions cognitives de moins en moins compatibles avec les prédictions des modèles psychophysiologiques. L'*Étude 1* (chapitre 5) porte sur la prise de décision. Les prédictions testées ici portent sur la prise de décision, une fonction cognitive dont l'association avec la variabilité du rythme cardiaque demeure compatible avec le modèle de l'intégration neuroviscérale (Thayer et al., 2009), ce qui sera moins le cas pour les prédictions testées dans le deuxième article (chapitre 6) et plus particulièrement celles du troisième article (chapitre 7). En effet, l'intégration neuroviscérale prédit une association positive entre la variabilité du rythme cardiaque et les fonctions exécutives qui seraient impliquées dans la prise de décision (Colautti et al., 2022 ; Del Missier et al., 2010 ; Schiebener et al., 2014 ; pour des résultats opposés voir Toplak et al., 2010). Le choix de la prise de décision comme fonction cognitive est idoine pour comparer la mesure l'activité vagale au repos *vs. in situ* comme marqueurs des capacités d'auto-régulation, car la prise de décision impliquerait des processus d'auto-régulation particulièrement lorsque les conséquences des choix sont imprévisibles (e.g. Bechara et al., 2000 ; Clark et al., 2008 ; Damasio, 1995). L'*Étude 2* (voir chapitre 6) teste l'hypothèse selon laquelle des mécanismes d'auto-régulation associés à l'activité vagale seraient mobilisés dans certains contextes et non dans d'autres. Pour tester l'*Hypothèse 2* la discrimination mnésique a été sélectionnée comme variable dépendante. L'association entre la variabilité du rythme cardiaque et la discrimination mnésique, qui mobiliserait des processus exécutifs (Gellersen et al., 2021 ; Lohnas et al., 2018 ; Rolls, 2013), est compatible avec l'intégration neurosvicérale et a déjà été testée sur la base de ces prédictions (Feeling et al., 2021). L'objectif de cette seconde étude est d'aller plus loin en manipulant la disctinctivité entre la cible (vrai souvenir) et un leurre (stimulus nouveau proche

de la cible) afin de vérifier si la relation entre activité vagale et discrimination mnésique décrite précédemment (Feeling et al., 2021) n'est observable que sous certaines conditions (lorsque des contraintes cognitives sont élevées et des processus d'auto-régulation seraient impliqués). L'*Étude 3* cherche à apporter des éléments de réponses à l'*Hypothèse 3* en testant le rôle de l'intégration intéroceptive dans la perception visuelle. Plus précisément, cette étude propose de reprendre le paradigme de l'estimation visuelle de l'angle de pentes de collines en mesurant les capacités d'intéroception et en indexant le potentiel physiologique d'action par la variabilité du rythme cardiaque *in situ*. L'intégration intéroceptive du potentiel physiologique d'action dans la perception liée à l'action serait important uniquement lors d'une déviation d'un état homéostatique (i.e. suite au port d'un sac à dos lourd).

5

L'adaptation cardiovasculaire in situ comme possible déterminant de la cognition ?

5. L'adaptation cardiovasculaire in situ comme possible déterminant de la cognition ?

The heart to make the right choice : Vagal (re)activity and recovery predict advantageous decision-making

Valentin MAGNON[1], Frederic DUTHEIL[2], Guillaume T. VALLET[1]

[1] *Université Clermont Auvergne, CNRS, LaPSCo, F-63000 Clermont–Ferrand, France*

[2] *University Clermont Auvergne, CNRS, LaPSCo, CHU Clermont-Ferrand, WittyFit, F-63000 Clermont-Ferrand, France*

Published in Physiology & Behavior

July 2022

Article type : Brief Report

DOI : 10.1016/j.physbeh.2022.113911

5.1 Abstract

From simple everyday choices to life-altering decisions, decision-making is a crucial cognitive process in our daily life. Psychophysiological theories of heart-brain interactions involvement in cognition predict that general self-regulation capacities underlie cognitive processes including decision-making. Yet, in the context of decision-making, the somatic marker hypothesis postulates that the adaptability of the current physiological state should be the best predictor of advantageous decision-making. The present study tests compare self-regulation in general (indexed by resting vagal activity) and in a specific decisional context (vagal reactivity and recovery) to explain advantageous decision-making. Young adults (n = 54) completed a decision-making task while wearing a heart rate monitor. Bayesian regressions show that vagal reactivity and recovery combined is the preferred statistical model to explain advantageous decision-making (BF10 = 163.85). Those findings 1) support the somatic marker hypothesis highlighting the key role of in situ self-regulation in decision-making processes and 2) show that the popular and often used index of general self-regulation, resting vagal activity, is not the best predictor of decision-making performance, and perhaps even for other cognitive functions. A next step could be interventional studies to test whether vagal modulation of heart rate underlies decision-making through interventions that influence vagal activity, which could provide relevant clinical leads.

Keywords : Heart rate variability, embodied brain, somatic marker, vagal tone, rationality

5.2 Introduction

Decision-making is essential in daily life, as such, many studies have explored its determinants (Fischhoff & Broomell, 2020 ; Gigerenzer & Gaissmaier, 2011 ; Starcke & Brand, 2012). Among them, bodily signals (e.g., interoceptive afferent, autonomic activity) are now recognized to play an important role (Bechara et al., 2005 ; Damasio, 1996). According to the somatic marker hypothesis (Damasio, 1996), the cognitive system relies on the physiological state provoked by the consequences of previous decisions. Decisions resulting in favorable outcomes should be associated with positive emotions and thus increase the likelihood to make the same decision in a similar situation, while the reverse should occur for negative outcomes. Physiological reactions are thought to be at the origin of emotion, and thus of associated cognition according to the historical James-Lange (Wassmann, 2010) and more recent two-factors (Dror, 2017 ; Schachter & Singer, 1962) models of emotion. The cerebral integration of physiological signals resulting from a decision is underpinned by the insular cortex and then processed by other cortical areas, especially the prefrontal regions (Damasio & Carvalho, 2013). According to the neurovisceral integration model (Thayer et al., 2009), both the insular cortex and the prefrontal regions are part of the central autonomic network. These regions are recognized to underpin the executive functions (Friedman & Robbins, 2021 ; Hiser & Koenigs, 2018) which are crucial to decision-making (Bechara et al., 1994 ; Del Missier et al., 2010).

The vagus nerve is considered as the primary factor mediating the relationship between physiological state and central autonomic network activity (Thayer et al., 2009) through the integration of vagal activity by the insular cortex (Thayer et al., 2012). Therefore, vagal modulation of the heart at rest (i.e. resting vagal activity) is a popular and frequently used index of general self-regulation closely related to executive functioning (Thayer et al., 2009). Accordingly, resting vagal activity (measured by heart rate variability) has been consistently and positively associated with performance in a range of tasks measuring executive functioning performance

(Forte et al., 2019) and decision-making (Ramírez et al., 2015). Yet, in the context of decision-making, the nature of the decision made is highly influenced by the context in which it takes place (Starcke & Brand, 2012). In the same way, recent models on vagal activity defend a dynamic approach in which vagal activity represents a better index of cognitive's related self-regulation index when it is measured in situ (vagal modulations) rather than in general (resting vagal activity) (Laborde et al., 2018). Consequently, decision-making should more rely on the dynamic vagal activity rather than the general level of vagal activity. The present study, therefore, seeks to investigate whether vagal modulations during a specific decision-making task (in situ self-regulation) better predict decision-making than resting vagal activity (general self-regulation), which has never been tested previously.

This hypothesis is predicted by the vagal tank theory which postulates that, rather than resting vagal activity, vagal activity changes during and after a task are essential to reflect in situ self-regulation at a given time and in a specific context (Laborde et al., 2018). Self-regulation at a given time would thus mainly rely on cardiac vagal control, i.e. the ability of the vagus nerve to alter heart rate with high responsiveness, precision, and sensitivity which can be assessed by considering vagal reactivity to and recovery from a specific task (Laborde et al., 2017). Those indexes represent different levels of adaptability : while reactivity is crucial to cope with the task's demands (Beauchaine et al., 2007), recovery reflects the return to the resting state before facing another event, such as another decisional context (Stanley et al., 2013). Accordingly, earlier research has suggested that vagal modulation during a task may better predict cognitive performance than vagal activity at rest (Spangler & McGinley, 2020). In the context of decision-making, it was recently reported that a higher vagal modulation during a decision-making task seems to occur in good decision-makers (Forte et al., 2021). Going a step further, the present study aims to compare self-regulation as a general ability (vagal activity at rest) or in a specific context (vagal reactivity and recovery) to explain advantageous decision-making using a Bayesian approach. The advantage of Bayesian statistics is to allow testing of any combination of the variables of

interest (resting vagal activity, reactivity, and recovery) in statistical submodels to verify which combination has the highest degree of fit with respect to the hypothesis being tested (in this case, explaining advantageous decision-making) (Bartlett & Keogh, 2018 ; Mulder & Olsson-Collentine, 2019). More precisely, this statistical approach tests how much one model is preferable to others instead of testing whether a model is significantly different from another (Wagenmakers et al., 2018). We expected that combined vagal reactivity and recovery should explain advantageous decision-making in a greater way than resting vagal activity alone. Higher reactivity and vagal recovery should predict a higher rate of decisions with a favorable outcome in a decision-making task.

5.3 Method

5.3.1 Participants

A pirori, the sample size was determined by using the "pwr" package in R (Champely et al., 2020) with the parameters found in a study testing vagal activity as a predictor of decision-making (Ramírez et al., 2015) from which an effect size of Cohen's $f^2 = .20$ was computed. With .80 power, the analysis revealed a sample size of 55 participants. Due to the possible exclusion of some participants (see below) and to ensure sufficient statistical power, sixty-six undergraduate psychology students were enrolled. Inclusion and exclusion criteria were controlled through an interview on their sociodemographic data (age, sex, etc.) and medical histories. Conditions that may affect cognition and cardiovascular functioning, such as neurological (head trauma, epilepsy, etc.), physiological (hypo- or hyperthyroidism, type 2 diabetes...), or neurodevelopmental (autism, dyslexia...) conditions were defined as exclusion criteria. Similarly, lifestyle habits likely to affect the autonomic nervous system and cognitive functioning were screened as well, such as binge drinking alcohol ($>$ 5 consecutive alcoholic drinks in the last week), high body mass index (BMI $\geq$ 30), and smoking. Depression and anxiety were also controlled by the Hospital and Anxiety Depression Scale (HADS, see Zigmond & Snaith, 1983).

Based on those criteria, 2 participants were excluded : 1 suffered from depression and 1 suffered from a heart condition. Another participant was excluded after starting the decision-making task without fully reading and understanding the instructions. After the removal of 9 outliers due to statistical constraints (see Statistical Analyses section), the final sample thus consisted of 54 participants (M_{Age} = 19.59, SD_{Age}= 2.04, 5 men). The research was approved by the Île-de-France Ethics Committee (2021-A01735-36).

5.3.2 Material

Vagal activity, reactivity, and recovery assessment

The heart rate variability measurements were carried out in accordance with the approved recommended guidelines in psychophysiological research (Laborde et al., 2017 ; McCraty & Shaffer, 2015 ; Quintana & Heathers, 2014 ; Task Force Report, 1996). The Polar H10 heart rate monitor provided electrocardiogram and inter-beat interval recordings. The accuracy and sensibility of this chest strap are validated for low and high-intensity activities, and this heart rate monitor is considered as the gold standard of wearable devices for heart rate assessment (Gilgen-Ammann et al., 2019). Heart rate was recorded during the whole 45 minutes experimental session. Triggers, applied via the Polar Sensor Logger smartphone app (version 3.0.0), were used to delineate the sections of the recording used to extract inter-beat intervals. More precisely, after 5 minutes of resting time, inter-beat intervals were extracted from the 5 minutes baseline right before the decision-making task, the 5 minutes during the task, and the 5 minutes following the task (as recommended, see Laborde et al., 2017 ; Li et al., 2019). A visual check ensured the quality of the recordings as the control of artifacts or occasional ectopic. Furthermore, the premium version of Kubios (v.3.5.0) automatically applies a low threshold filter in case noise is detected. High Frequency (HF, ranging from 0.15 to 0.4 Hz) power, a widely used and reliable index of vagal activity (Laborde et al., 2017 ; Shaffer & Ginsberg, 2017) that is the percentage of HF among the total power minus the very low frequency (normal units) was computed (Tarvainen et al., 2014). The vagal reactivity was

obtained by computing the difference between resting HF power and HF power during the task while vagal recovery was obtained from the difference between HF power during and following the task (Laborde et al., 2018).

Decision-making assessment

A computerized version of the Iowa Gambling Task (IGT, see Bechara et al., 1994) was adapted for the original version of this task (see also Alacreu-Crespo et al., 2018, for a HRV study). In this task, 4 decks of cards are displayed on the screen (see 5.1). All participants start with a virtual €2,000 credit. The participants must choose one card at a time and can change decks at any time. With each selection, virtual money is won and, sometimes, lost. The amount of money won or lost depends on the deck selected. Decks 1 and 2 always pay €100 and 3 and 4 always pay €50. Decks 1 and 2 pay more, but also lead to higher losses. There is a 1 in 10 chance of losing €1,250 in Deck 1, while for Deck 2 there is a 1 in 2 chance of losing a sum ranging from €150 to €350. On 10 trials the total loss for Decks 1 and 2 amounts to €1,250. In deck 3, there is a 1 in 10 chance of losing €50 while in deck 4, there is a 1 in 10 chance of losing €250. In order to select the cards, the participants used the mouse, which returns to the center of the screen after each selection. The test ended automatically after the individual made the 100th selection, a rule of which participants were unaware of. The participants were informed that some decks were more advantageous than others. A rationality score was computed based on the number of times a disadvantageous deck (Deck 1 and 2) was selected divided by the number of advantageous choices (Deck 3 and 4) as recommended in the literature (Bechara et al., 1994).

5.3.3 Procedure

This study was part of a larger project also testing the association between HRV and visual perception. Some administered tests were thus not considered in this study. Each participant was tested individually in a session that lasted approximately 45 minutes. After consent, the experimenter gave instructions so

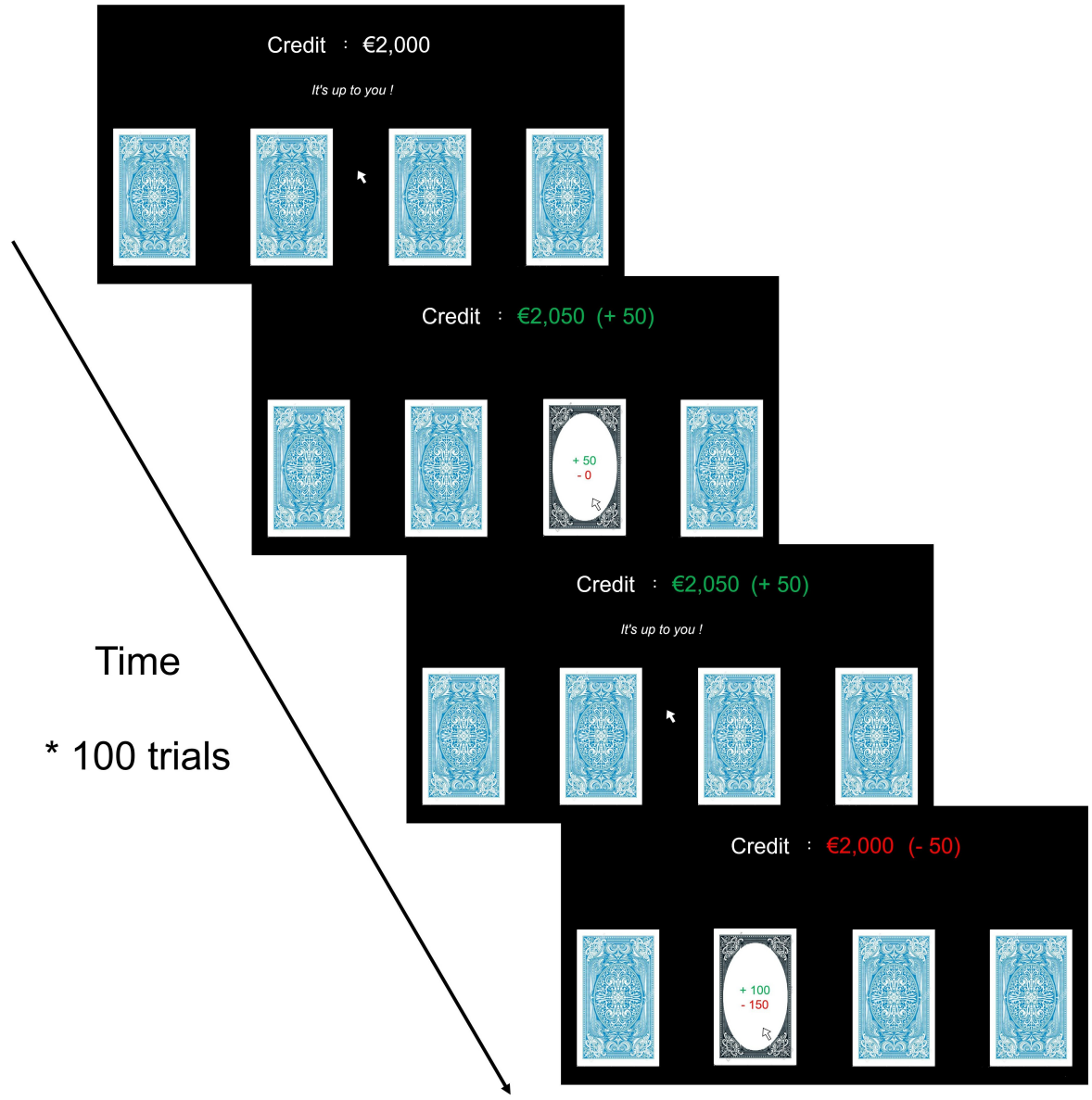

Figure 5.1 – Illustration of the computerized version of Iowa Gambling Task (IGT)

that participants could install the Polar H10 heart rate monitor by themselves. To ensure recording quality after the installation of the chest strap, a smartphone application (Polar Sensor Logger) displaying the ECG recording in real time was used. During a 10-minute rest period, health and sociodemographic data were collected. Then, participants completed the heartbeat counting task (i.e. asking participants to count their perceived heartbeats without taking their pulse to measure cardioception, see Garfinkel et al., 2015) followed by 5 minutes of resting

time before the IGT. After 5 minutes of rest to ensure HRV recovery (Laborde et al., 2018), a visual perception task was administrated (lasting 10 minutes). This computerized task assessed the angle estimation of displayed geographical slants. The session ended with three questionnaires, the interoceptive awareness questionnaire (Zamariola et al., 2018), the emotion regulation questionnaire (Preece et al., 2020), and HADS (Zigmond & Snaith, 1983). Finally, a debriefing was proposed to present the hypotheses of the study, answer any questions as well as collect participants' feedback on the task.

5.3.4 Statistical analyses

All the statistical analyses were performed in the R statistical environment, version 4.0.2 (RStudio Team, 2020). To test whether vagal reactivity and recovery predict greater beneficial decision-making than its resting state, frequentist regression analyses were performed. Then the same analyses were conducted in Bayesian to compare all the possible sub-models in relation to H_1. First, the assumptions (multi-collinearity, homoscedasticity, independence of errors...) were checked using the package "car" (Fox et al., 2021) for all variables of interest. Outliers detection using absolute deviation around the median (Leys et al., 2013) revealed 9 participants with extreme decision-making results which were excluded from further analyses as recommended (see Field et al., 2012). All the assumptions were met after the removal of outliers identified by the median absolute deviation diagnostic (Leys et al., 2013). Then frequentist multiple regression analysis was computed with resting HF, HF reactivity, and HF recovery as predictors and the rationality ratio as the dependent variable. To go further, the same model was conducted with a Bayesian approach using the BayesFactor R package (Morey et al., 2021) to test whether a submodel including HF reactivity and recovery is preferred over other possible models. Bayes factors were computed as the ratio of the likelihood of one particular hypothesis (H_1) to the likelihood of another (H_0). A Bayes factor BF_{10} of 1-3, 3-10, 10-30, 30-100, $>$ 100 can be respectively interpreted as anecdotal, moderate, strong, very strong, and extreme evidence for

the alternative H1 relative to the null hypothesis H0 (Kass & Raftery, 1995 ; Lavine & Schervish, 1999 ; Lee & Wagenmakers, 2013). We have tested sex ratio and age as potential covariables. As the results were highly similar to the model without covariables, we decided to report here a regression model with only the variables of interest to keep the message as clear as possible.

5.4 Results

A multiple linear regression model ($F(3, 50) = 6.84, p < .001, R^2 = .25$) show that HF reactivity ($\beta = .017, p = .002$) and HF recovery ($\beta = .012, p = .02$) positively predict the rationality score while HF rest is not a significant predictor ($\beta = -.002, p > .10$). Testing the different sub-models (see Figure 5.2), the Bayesian multiple regression analysis revealed anecdotal evidence for HF recovery (BF10 = .28), resting HF combined with HF reactivity (BF10 = 2.44), moderate evidence for HF reactivity ($BF_{10} = 5.75$) and resting HF ($BF_{10} = 6.68$), strong evidence for resting HF and HF reactivity combined ($BF_{10} = 16.75$), very strong evidence for resting HF, HF reactivity and recovery all three added ($BF_{10} = 54.36$) and extreme evidence for HF reactivity and recovery combined ($BF_{10} = 163.85$) in relation with the rationality ratio. As expected, the Bayesian model with HF recovery and HF reactivity combined is preferred than the Bayesian model with the three predictors, resting, reactivity and recovery of HF (models' comparison : $BF_{10} = 3.01$) and other possible models (see Figure 5.3).

5.5 Discussion

Heart-brain interactions mediated by the vagus nerve predict that self-regulation, classically indexed by vagal activity at rest, is associated with complex cognitive processes such as executive functioning and decision-making (Ramírez et al., 2015 ; Thayer et al., 2009 ; Williams et al., 2019). In contrast, according to the somatic marker hypothesis (Damasio, 1996), advantageous decision-making would be best explained by physiological adaptability during the decisional context (indexed by

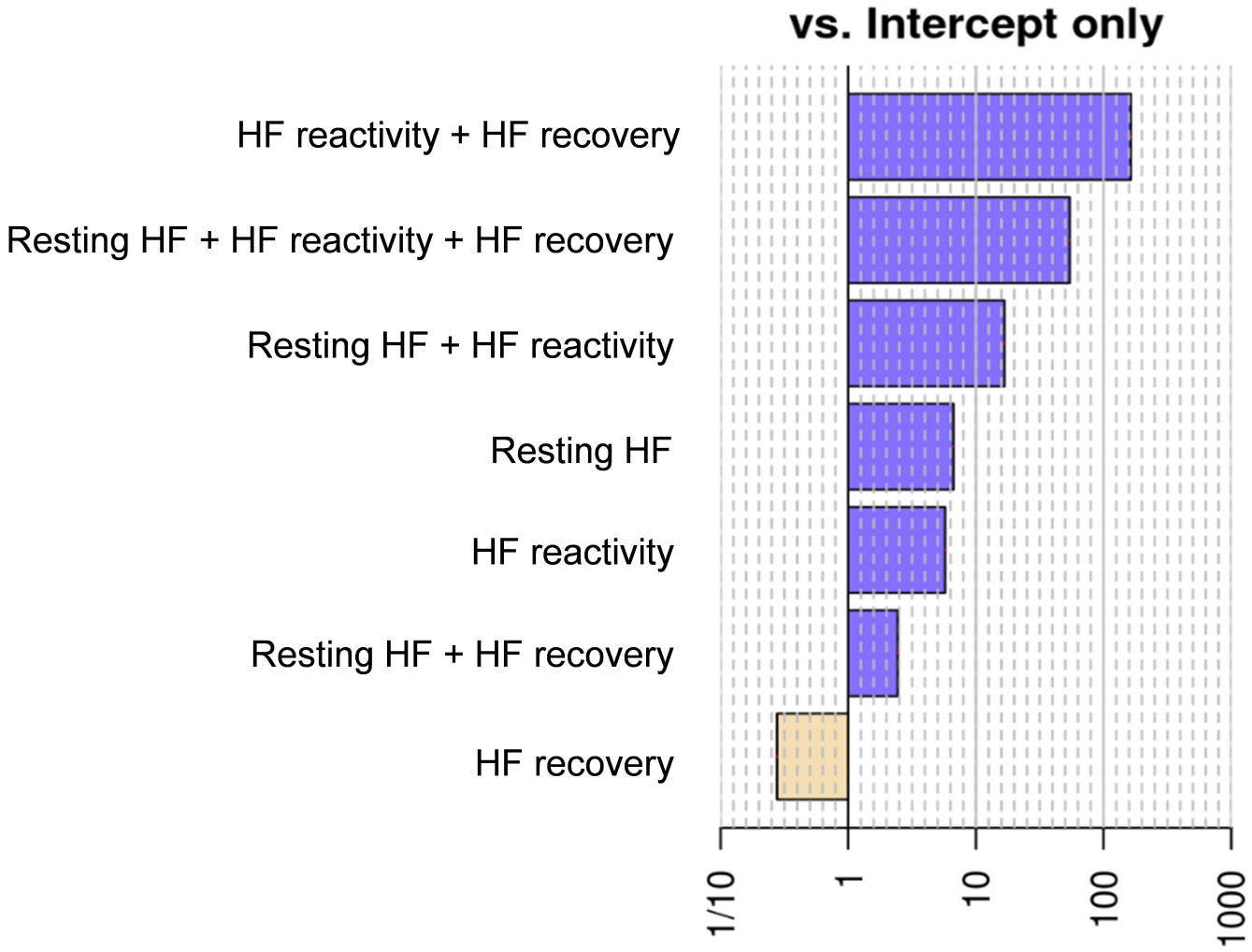

Figure 5.2 – Resting HF, reactivity, and recovery in relation to decision-making with Bayes factor in the horizontal axis and different Bayesian models tested in the vertical axis

vagal reactivity and recovery, see Laborde et al., 2018). Therefore, this study aims at comparing self-regulation in general (indexed by resting vagal activity) and self-regulation in situ (indexed by vagal reactivity and recovery) to explain advantageous decision-making. Using a Bayesian approach, in the present study, we show for the first time that vagal reactivity and recovery combined predict advantageous decision-making in a greater way than resting vagal activity alone or all other combinations.

These results are consistent with previous findings suggesting that only individuals performing well in a decision-making task exhibit acute vagal modulation

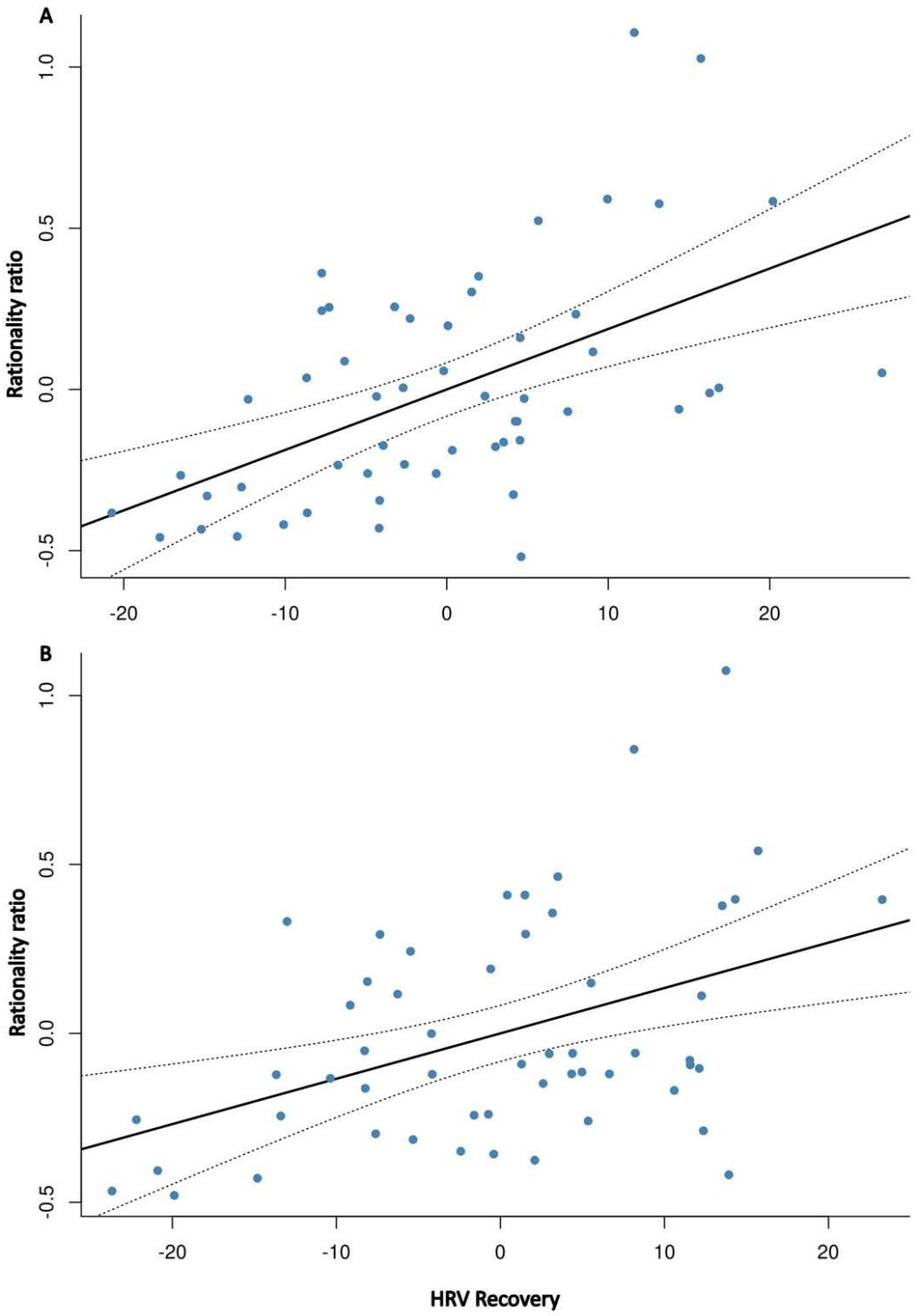

Figure 5.3 – Resting HF, reactivity, and recovery in relation to decision-making with Bayes factor in the horizontal axis and different Bayesian models tested in the vertical axis

during the task (Forte et al., 2021). By going a step further, our findings suggest that specifically higher vagal reactivity and recovery from a decision-making task predict more advantageous decisions taken during the task, which is compatible with the somatic marker hypothesis (Bechara et al., 2005 ; Damasio, 1996). While resting vagal activity is often the main index of self-regulation used in relation to cognitive performance (Colzato et al., 2018 ; Gillie et al., 2015 ; Williams et al., 2019), it is relevant to reflect solely general self-regulation abilities (Thayer et al., 2009) which might not be appropriate to index the involvement of the autonomic nervous system in cognitive performance in a specific context. Our findings confirm that the resting vagal activity positively predicts advantageous decision-making. Yet, a model with resting vagal activity in addition to reactivity and recovery is less predictive of advantageous decision-making than a model with only vagal reactivity and recovery. The best predictor of advantageous decision-making might thus be in situ physiological adaptability (vagal reactivity and recovery) rather than in general (resting). Supporting this hypothesis, it was suggested for other cognitive tasks (measuring cognitive inhibition) that vagal activity changes during the task were better predictors of cognitive performance than vagal activity at rest (Spangler & McGinley, 2020). The activity of the autonomic nervous system can be considered as one of the main sources of somatic markers that can generate influence mental operations through the vagus nerve and thus underpinning to some extent decision-making processes (Damasio & Carvalho, 2013).

Taken together, those results support recent advances in cognitive neuroscience on the role of heart-brain interactions in cognition (McCraty & Zayas, 2014 ; Porges, 2007 ; Thayer et al., 2009). Resting vagal activity represents a popular marker of self-regulation associated with performance on several cognitive tasks (Forte et al., 2019 ; Williams et al., 2019). Yet, the present study shows that the reactivity to, and recovery from, a decision-making task might be key to advantageous decision-making highlighting the relevance to consider real-time changes in vagal activity during a specific context to index self-regulation (Laborde et al., 2018). Nonetheless, the current study presents some limitations. Despite controlling for many possible

cofounders and the most likely to influence immediate HRV measurements (such as BMI, alcohol, medication, psychopathology, and medical condition, see Laborde et al., 2017), several variables that could influence cardiac activity or cognitive performance were not taken into account. Among them, physical activity level (May et al., 2017), meditation practice (Ditto et al., 2006), and sedentariness (Magnon et al., 2021c ; Same et al., 2015) were not controlled. In addition, even though smoking was collected and served as relevant information for potential exclusion, it was not statistically controlled and the sex ratio was unbalanced (although it was not associated with any of the variables of interest).

This study raises important possible clinical implications. Accumulating evidence shows that a simple short breathing exercise can enhance vagal activity (Magnon et al., 2021a ; Van Diest et al., 2014). If the vagal reactivity and recovery underpin advantageous decision-making rather than resting vagal activity, such exercises before a difficult decision may increase the probability of making a choice to lead to favorable consequences. Another application would be transcutaneous auricular vagus nerve stimulation that can modulate vagal activity in a non-invasive way (Machetanz et al., 2021 ; for opposing results, see Wolf et al., 2021). Future studies could investigate if both of these clinical applications stimulate the activity and enhance the adaptability of the vagus nerve resulting in more advantageous decision-making.

5.6 Authors' contributions

Conceived and designed the experiments : V.M., G.T.V. Performed the experiments : V.M. Analyzed the data : V.M., G.T.V. Providing feedback : F.D. Prepared first manuscript draft : V.M. All authors reviewed the manuscript.

5.7 Funding

The authors are supported by the European Union under the European Regional Development Fund (FEDER) in the context of a multidisciplinary project "Aging, Chronic Illness and Cognitive Stimulation".

5.8 Declaration of interest

None

5.9 Ethics approval

The research was approved by the Île-de-France Ethics Committee (2021-A01735-36).

5.10 Data availability statement

The data used in the present study can be found at : https://osf.io/kqgm9

Résumé

La première étude a pour objectif de tester si les modulations de la variabilité du rythme cardiaque *in situ* prédiraient davantage les performances à une tâche cognitive que la variabilité du rythme cardiaque au repos (*Hypothèse 1*). La variabilité du rythme cardiaque traduit une capacité optimale du cœur à s'adapter en fonction des besoins énergétiques déterminés par des contraintes, quelles soient internes ou externes (e.g., physiologiques, cognitives, environnementales, sociales, psychologiques) dans un but d'adaptation de l'organisme, i.e. d'auto-régulation (voir Holzman & Bridgett, 2017 ; Reynard et al., 2011 ; Shaffer et al., 2014). Les approches incarnées de la cognition postulent que la cognition dépend du couplage sensori-moteur entre l'organisme et les contraintes situationnelles (Brouillet, 2021 ; Varela et al., 1991 ; Versace et al., 2018). Ce postulat conduit à la perspective que la variabilité du rythme cardiaque devrait influencer la cognition particulièrement lorsque qu'elle est couplée avec les caractéristiques contextelles. En d'autres termes, le couplage sensori-moteur décrit par les approches incarnée devrait nécessairement dépendre des capacités *in situ* d'autorégulation de l'organisme (Magnon et al., 2021b), qui peuvent indexée par les modulations de les modulation de l'activité vagale pendant la tâche (Laborde et al., 2018). La présente étude teste la comparaison de l'autorégulation en général (indexée par la variabilité du rythme cardiaque au repos, un indice fréquemment utilisé dans la littérature) et dans un contexte décisionnel spécifique (réactivité et récupération de la variabilité du rythme cardiaque) pour expliquer la prise de décision avantageuse. De jeunes adultes (n = 54) ont effectué une tâche de prise de décision (l'Iowa Gambling Task, voir Bechara et al., 1994) tout en portant un cardiofréquencemètre validé (ceinture polar H10, Gilgen-Ammann et al., 2019). Les régressions bayésiennes montrent que la réactivité vagale et la

récupération combinées sont le modèle statistique préféré pour expliquer la prise de décision avantageuse ($BF_{10} = 163,85$) par rapport à l'ensemble des combinaisons possibles entre la mesure au repos, la réactivité et la récupération de la variabilité du rythme cardiaque (incluant la mesure au repos seule). Ces résultats suggèrent que l'indice de la variabilité du rythme cardiaque au repos, bien que souvent utilisé par les études dans le champ de recherche de la psychophysiologie (Dell'Acqua et al., 2020 ; Miller et al., 2019 ; Williams et al., 2019), ne serait pas le meilleur prédicteur des capacités d'autorégulation impliqué dans les performance cognitives. La relation entre la variabilité du rythme cardiaque et la cognition devrait être considérée dans son contexte par la mesure de la réactivité de l'activité vagale face aux contraintes de la tâche et de la récupuration vagale suite à la tâche. Considérer l'adaptation cardiovasculaire contextuelle (*in situ*) n'est probablement pas suffisant pour caractériser la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition. Les approches incarnées de la cognition propose l'existence de mécanismes cognitifs mobilisés lors du couplage entre l'organisme et certaines contraintes situationnelles, en fonction du but poursuivi, afin de promouvoir l'adaptation de l'organisme à l'environnement (Brouillet et al., 2017 ; Versace et al., 2018). La variabilité du rythme cardiaque, comme indice d'auto-régulation (Holzman & Bridgett, 2017 ; Reynard et al., 2011), pourrait moduler des mécanismes d'auto-régulation qui contraindraient l'émergence des représentations cognitives dynamiques uniquement lorsque les contraintes situationnelles sont suffisamment importantes pour que la réalisation de la tâche nécessite le recrutement de ces mécanismes d'auto-régulation. Le rôle des contraintes situationnelles est investigué dans l'*Étude 2.*

6

Une relation entre adaptation cardiovasculaire et performances cognitives observée dans des conditions demandant des processus adaptatifs

6. Une relation entre adaptation cardiovasculaire et performances cognitives observée dans des conditions demandant des processus adaptatifs

When does vagal activity benefit to the discrimination of highly overlapping memory traces ?

Valentin MAGNON[1], Jordan MILLE[1], Rudy PURKART[2], Marie IZAUTE[1], Pierre CHAUSSE[1], Frederic DUTHEIL[3], Guillaume T. VALLET[1]

[1] *Université Clermont Auvergne, CNRS, LaPSCo, F-63000 Clermont–Ferrand, France*

[2] *Université de Montréal, CRIUGM, Montréal, QC H3W 1W5, Canada*

[3] *University Clermont Auvergne, CNRS, LaPSCo, CHU Clermont-Ferrand, WittyFit, F-63000 Clermont-Ferrand, France*

Published in the International Journal of Psychophysiology

April 2022

Article type : Brief Report

DOI : 10.1016/j.ijpsycho.2022.04.009

6.1 Abstract

Distinguishing among similar events is indeed crucial to memory. In a dangerous context, this ability may be less essential, whereas in a secure context it may provide an adaptative advantage notably in social situations. Vagal activity as a marker of the individual's adaptation in social engagement contexts might predict the ability to discriminate highly similar memories in an unthreatening context. The present study aims to test the relation between vagal activity and memory discrimination by manipulating the visual distinctiveness of stimuli (high vs. low) in an ecological memory discrimination task with humanoid characters. It was expected that vagal activity support adaptive self-regulatory processes which may be needed only when the memory discrimination is challenging (low distinctiveness between true memory and lure). In a study phase, multiple realistic fictional humanoid characters performed the same action on different objects. The characters could be very similar or very distinct one to each other. Then, during a test phase, the participants had to discriminate whether a displayed character on the screen was exactly matched the one performing the given action on a specific object in the study phase (target). Vagal activity was assessed in undergraduate students (n = 40) before the study phase. Higher vagal activity predicted better memory discrimination performance specifically when the distinctiveness between the lure and target was low. These data extend previous work on vagal activity and memory suggesting that heart-brain interactions represent an adaptive psychophysiological mechanism underlying memory discrimination specifically when it is challenging in an unthreatening context.

Keywords : autonomic nervous system, heart rate variability, memory discrimination, memory retrieval, pattern separation

6.2 Introduction

Vagal activity is a marker of the individual's adaptation in social engagement contexts (Porges, 2007). Vagal activity is measured by recording the fluctuation in time intervals between succeeding heart beats over time, namely heart rate variability (Shaffer et al., 2014). According to the polyvagal theory (Porges, 2007), self-regulatory processes enabling social engagement are underpinned by outflow and functional organization of vagus nerve while sympathetic activity primes cognitive processes associated with "*fight or flight*" responses. Vagally-mediated heart rate variability (vmHRV) is logically associated with performance on goal directed tasks requiring adaptive regulation and inhibitory control (see Forte et al., 2019 for a review), whereas tasks inducing mental stress (e.g. certain working memory tasks) are associated with decreased vmHRV (Park et al., 2014 ; Thayer & Sternberg, 2006).

Memory also plays a crucial role both for survival (Scofield et al., 2018) and social interactions (Tzakis & Holahan, 2019). Therefore, only in the latter case should memory rely on vmHRV since a stress-free social context should promote vagal activity. To date, only one study has reported that vmHRV predicts memory performance (Feeling et al., 2021). The relationship was found in the sole case of memory discrimination between true (target) and semantically related lures, but not with memory performance per se. Distinguishing among similar events is indeed crucial to memory (Stevenson et al., 2020). Otherwise, new information would overwrite similar memories previously learned (catastrophic interference, Yassa & Stark, 2011). This ability is probably not essential in stressful situations since distinguishing a tiger from a leopard does not matter as far the *flight* response is activated. On the contrary, this ability might be crucial in stress-free situations, as for instance in a social context in which recognizing the face of a friend within a crowd would bring direct social benefits. Accordingly, rapid visual detection of threats rely on automatic processing of their coarse visual features (Lojowska et al., 2019) while vagal is associated with facial recognition (Park & Thayer, 2014). Regarding memory discrimination, distinguishing highly similar memory

traces should also only be relevant in an unthreatening context. Therefore, vagal activity should bring an adaptative advantage to memory discrimination in other types of stress-free situations and unthreatening contexts, as for instance when distinguishing memory traces of people performing certain actions. This advantage should logically (according to this evolutionist perspective) only be observed in a situation where discrimination is challenging – that is, when a strong overlap exists between the memory traces. The present study aims to test this specific hypothesis in an ecological visual memory task.

6.3 Method

6.3.1 Participants

Forty-seven undergraduate psychology students were enrolled in a larger study focusing on the impact of a breathing exercise on decision-making. They all completed an exhaustive screening (interview and questionnaires) to ensure that they had no condition which may interfere with cardiac and cognitive functioning (see Supplementary materials in Magnon et al., 2021a). Sociodemographic data (age, sex, etc.) and medical histories that may affect cognition and cardiovascular functioning, such as neurological (head trauma, epilepsy. . .), physiological (hypo- or hyperthyroidism, type 2 diabetes. . .) or neurodevelopmental factors (autism, dyslexia. . .). Lifestyle factors, such as binge drinking alcohol (more than five consecutive alcoholic drinks in the last week) and high body mass index (BMI $\geq$ 30), likely to influence HRV also served as exclusion criteria. Depression and anxiety were assessed by the Hospital and Anxiety Depression Scale (HADS, see Zigmond & Snaith, 1983). Two participants were excluded due to a high depression/anxiety score and 1 due to active medication. Four more participants were excluded due to flattened heart rate recordings (wristband too loose for comfort reasons). The final sample thus consisted of 40 participants (M_{Age}= 19.76, SD_{Age}= 1.50, 5 men). The research was approved by the Île-de-France Ethics Committee (2021-A01735-36).

6.3.2 Material

HRV assessment

The EMPATICA E4 Wristband (Empatica E4, Italy) was used to assessed HRV. This medical-grade wearable device was validated in comparison to electrocardiography (Schuurmans et al., 2020). Heart rate was recorded during the whole session and the inter-beat intervals were extracted (as recommended, see Li et al., 2019) during the test phase of the memory discrimination task (more specifically the last 5 minutes of the test phase) whether the task was administrated before or after the breathing exercise (see procedure). A visual check ensured the quality of the recordings as the control of artefacts or occasional ectopic beats. A very low threshold filter was applied when judged necessary. Kubios (v.3.3.1) was used to compute the High Frequency (HF, range from 0.15 to 0.4 Hz) power. This is most reliable vmHRV index (as others might be affected by sympathetic activity, see Berntson et al., 2005), which is the percentage of HF among the total power minus the very low frequency (normal units) (Laborde et al., 2017 ; Tarvainen et al., 2014).

Memory discrimination task

Fourteen blocks (2 practice blocks, 12 experimental blocks) of 4 characters each were created (for a total of 48 trials) using The Sims 4^{TM} video game. The distinctiveness of the characters was configured according to 11 dimensions : gender (man vs. woman), build (heavy vs. light), skin color (blue, red...), age (child vs. adult), hair color (blond, brown...), head covering (beanie, beret...), glasses (with vs. without), sleeve length (short vs. long), pant length (short vs. long), shoes (sneakers vs. flip-flops), and faces. In the "LOW DISTINCTIVENESS" blocks, the characters in each block were visually lowly distinct from each other (several dimensions were identical, see Figure 6.1). More precisely, within each block in the LOW DISTINCTIVENESS condition, 5 dimensions (gender, build, skin color, age, hair color) were identical for the 4 characters of a given block (the 6 remaining were pseudorandomized across the 4 characters within the block). In the "HIGH DISTINCTIVENESS" condition, the characters in each block were

visually highly distinct from each other (11 dimensions were pseudorandomized across the 4 characters within the block). Twelve types of action were selected (e.g., sitting on, playing, etc.) to be performed on the 4 chosen objects per block (e.g., a chair, a stool. . .). Within each block, the four characters performed the same action, but on a different object. A given action (e.g., sitting on) was provided in the LOW DISTINCTIVENESS condition for half of the participants, and in the HIGH DISTINCTIVENESS condition for the other half of the participants. The selected actions are realistic and socially relevant (a humanoid character sitting on a chair). Each action was presented in a video format lasting approximately 8 seconds (see Figure 6.2 2 for details on the task's administration). After a 400ms fixation cross, a voice stated the current action and an object on which the action was performed while a video showing a character preforming the action was played. The participants have to memorize the appearance of a character, the type of action and the object on which the action was performed on. The videos in the LOW and HIGH DISTINCTIVENESS blocks were counterbalanced across participants (using two lists, see Supplementary materials for more details on this task). After the study phase, a filler task (mental arithmetic) occurred before the test phase, one of the audio tracks from the study phase was replayed with a neutral grey background screen for 3,000ms. A photograph of one of a character of the corresponding action's block was then displayed with a black background for 1,000ms or until the participant's responded. Finally, an Inter-Trial Interval (ITI) of 2,000ms was used before the next trial started. The participants had to decide whether the character shown corresponded exactly to the character who performed the action on the specific object (learned in the study phase) by using the keyboard to answer "MATCH" or "MISMATCH" as accurately and quickly as possible. In the "MISMATCH" condition, the displayed character was from the same action's block and had performed the same action, but not on the targeted object stated by the voice. In the "MATCH" condition, the character was the same as the character who had performed the action on the object mentioned in the audio description. The characters were presented only once either in the "MISMATCH" or in the

Figure 6.1 – Photographs of characters in a block for each distinctiveness condition.

"MATCH" conditions. Accuracy and response times for each trial were collected. This task is considered as robust giving similar results in several studies of our lab (Purkart et al., 2021). As discrimination performance was the variable of interest, the main outcome of this task was accuracy.

6.3.3 Procedure

Each participant was tested individually in a session that last 1 hour. Firstly, the Empatica wristband was installed on the left wrist of the participant and turned on. During a 10-minute rest period, health and sociodemographic data were collected. Then, participants completed either a decision-making task or the memory discrimination task (Supplementary materials) lasting approximately 10 minutes. Afterward, the participants underwent a 5-minute breathing exercise followed by the completion of the other computerized task counterbalanced with the first one described above (either the memory discrimination task or the decision-making task). After the HADS and other questionnaires (Supplementary materials), the session ended by a debriefing. This design was chosen to maximize the variability of HF to serve as assessed during the memory discrimination test. In this way, the participants who completed the memory task after the deep and slow breathing should have higher HF than some participants who performed it before. These

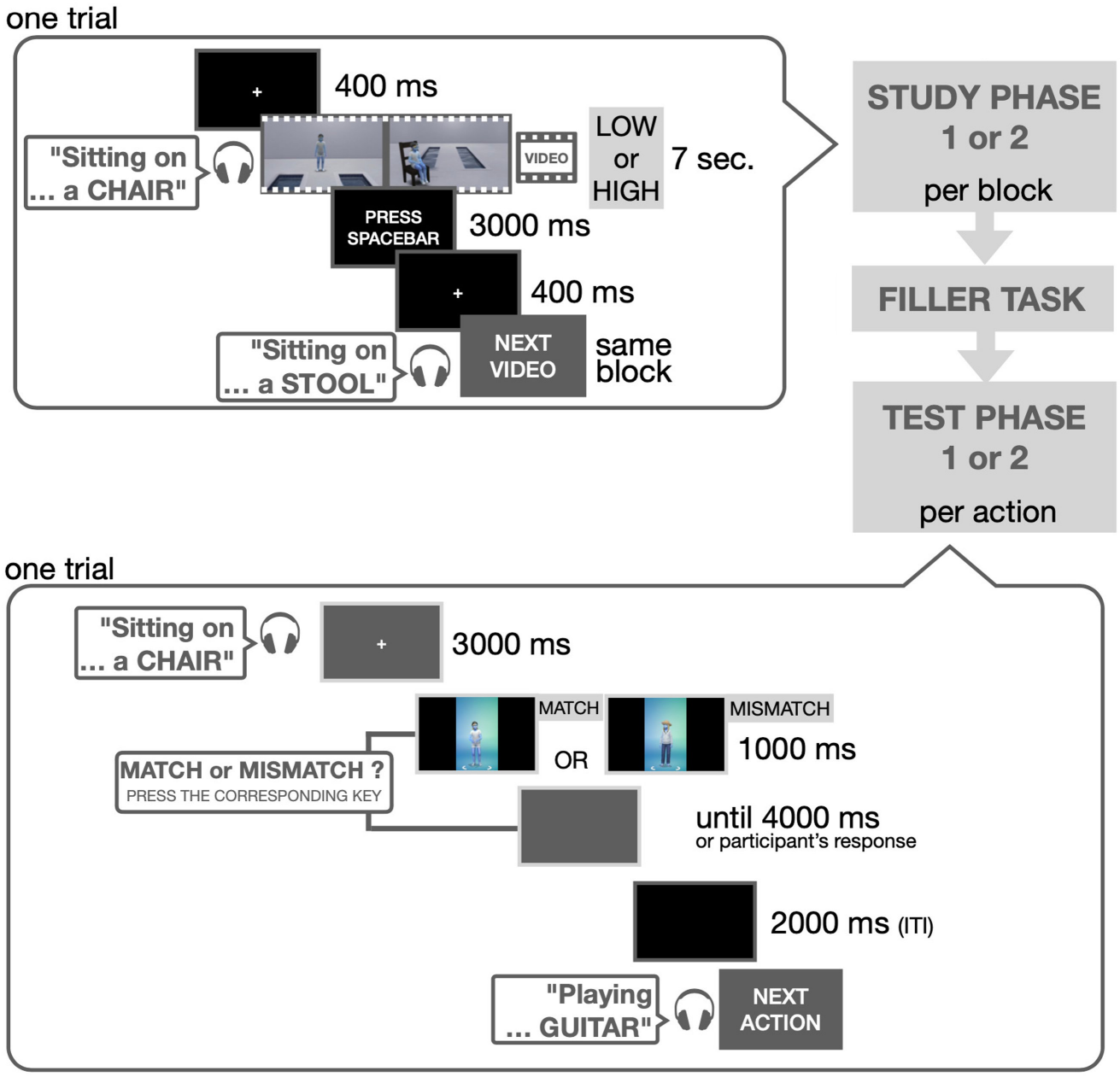

Figure 6.2 – Procedure and details of the memory discrimination task

choices allow to greatly diminish the sample size requirements (see Magnon et al., 2021a for a similar procedure in a previous study).

6.3.4 Statistical analyses

All the statistical analyses were performed with the R statistical software package (v4.0.2, RStudio Team, 2020). The significance threshold was set at $p < .05$.

6. Une relation entre adaptation cardiovasculaire et performances cognitives observée dans des conditions demandant des processus adaptatifs

An analysis of variance with Time (memory discrimination task completed before vs. after the breathing exercise) confirmed that participants who completed the memory task after the breathing exercise had higher HF power level. To test whether vmHRV is positively associated with memory discrimination specifically in the LOW DISTINCTIVENESS condition, an interaction was tested between HF power as a continuous predictor and DISTINCTIVENESS (LOW vs. HIGH) as a categorical predictor and the memory discrimination index A' (or area under the curve) as dependent variable. Then, to explore further the specificity of the effect, a linear regression with HF power as the predictor and the A' index as dependent variable in both LOW and HIGH DISTINCTIVENESS was performed. Assumptions for linear regression were checked with the R package "car" (Fox et al., 2021) and an outlier detection was performed as well revealing no outliers or influential data (the only value detected was not influential, p = .08). To ensure the validity of our findings, we conducted robust (to outliers) interaction analyses and linear regressions using the R package "MASS" (Ripley et al., 2022). Because traditional linear regressions are highly sensitive to outliers and influential data, robust regressions are specifically designed to overcome these limitations while maintaining the sample size (Yu & Yao, 2017). The A' index[1] is based on the signal detection theory (Macmillan & Creelman, 2005) :

$$A' = \frac{1 - (falsealarms/hits) + (ommisions/correctrejections)}{4}$$

The lower is the A', the poorer is the discrimination performance. A' is robust and widely used discrimination index (Pastore et al., 2003) especially for memory discrimination (see Reagh et al., 2014), recognized for its validity (Stanislaw & Todorov, 1999).

1. With hits = answering "match" when the character shown was the one performing the given action asked ; correct rejections = answering "mismatched" when the character shown is different ; false alarms = answering "match" when the character shown in the test phase does not exactly match the character performing the action in the study phase ; omissions = answering "mismatch" when the character shown during the test phase is exactly the same.

6.4 Results

As expected, the interaction term between HF power and DISTINCTIVNESS (LOW vs. HIGH, see Table 1 for descriptive statistics) accounted for a significant proportion of the variance in the memory discrimination score A' ($F(1, 38) = 4.17, p = .04, R^2 = .21$). Furthermore, a linear regression analysis revealed that HF level explained a significant amount of the variance in A' index in the LOW DISTINCTIVENESS condition ($F(1, 38) = 5.81, p = .02, R^2 = .11$). HF level positively predicted discrimination performance A' ($= .005, p = .02$, see Figure 6.3). In contrast, a linear regression analysis showed that HF level did not explain a significant amount of the variance in A' index in the HIGH DISTINCTIVENESS condition ($F(1, 38) = -.0005, p > .10, R^2 = .02$, see Figure 6.4).

Table 6.1 – Mean (SD) of the discrimination performance index A in the HIGH and LOW DISTINCTIVENESS conditions

Distinctiveness level	HIGH	LOW
A'	0.74 (0.15)	0.57 (0.23)

6.5 Discussion

The present study aimed to explore whether vmHRV provides a benefit to memory discrimination only when the stimuli are highly overlapping as predicted by the polyvagal theory (Porges, 2007). The vagus nerve has indeed been considered as a maker of one's ability to self-regulate and to adjust to new situations and environments in social context (Porges, 2007; Thayer et al., 2009). As highly overlapping lures are more challenging to discriminate, this process might require self-regulatory adaptative processes associated with vmHRV which would not be needed for lowly overlapping lures. Such discrimination appears crucial in social contexts compared to stressful/survival situations in which fast gist impressions should direct the individual's reactions (Scofield et al., 2018).

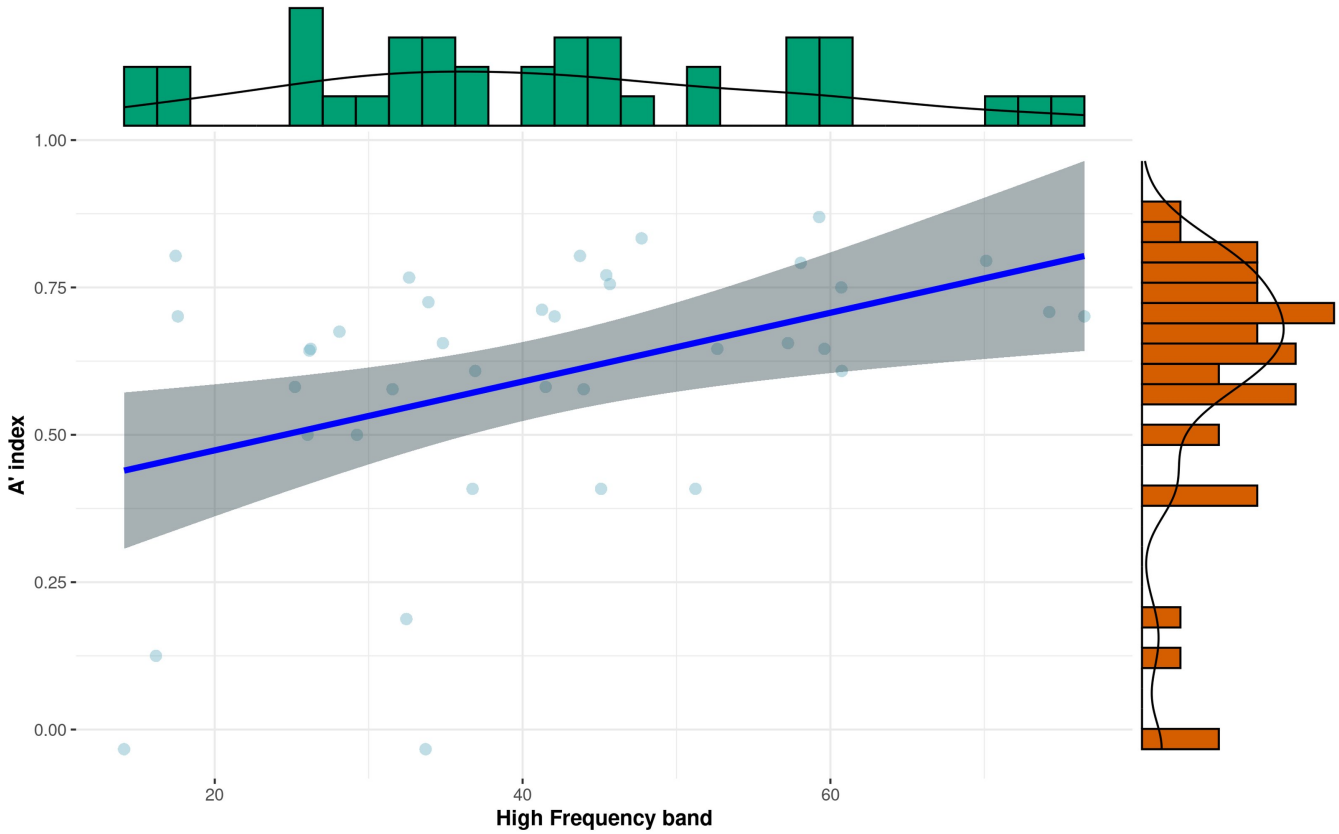

Figure 6.3 – The relationship between vmHRV (HF level) and discrimination performance (A) in the LOW DISTINCTIVENESS condition

As expected, higher vmHRV predicted better memory discrimination performance but only when the distinctiveness between lures and targets was low. Those results indicate that vmHRV is not always required to discriminate lures from hits as previously suggested (Feeling et al., 2021). This result could be applied to cognitive aging in which memory performance is particularly related to discrimination (Mille et al., 2021a). Maintaining an elevated vmHRV on the long-term might promote the discrimination of highly overlapping memory traces across the lifespan (Magnon et al., *in revision*)*. Accordingly, intervention that stimulates vagal activity could prove beneficial to prevent memory aging. Supporting this hypothesis, it was previously reported that transcutaneous vagus nerve stimulation enhances associative memory performance in older individuals (Jacobs et al., 2015), which highlights the relevance of studying heart-brain interactions to promote

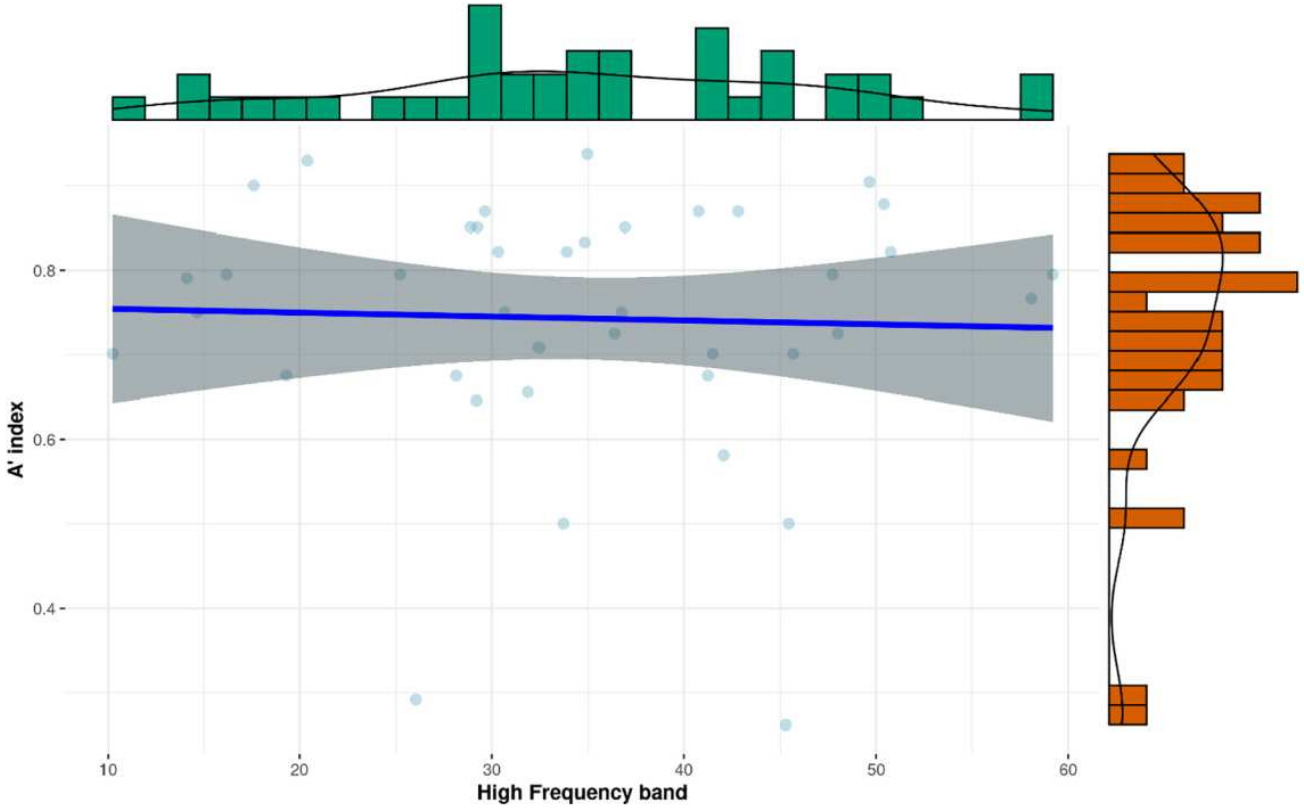

Figure 6.4 – The relationship between vmHRV (HF level) and discrimination performance (A) in the HIGH DISTINCTIVENESS condition

healthy aging. Should high vagal activity be found to prevent memory impairment with age, a simple 5-minute breathing exercise that seems sufficient to increase vagal activity in the elderly (Magnon et al., 2021a) could be a promising, cheap and simple clinical lead to promote successful cognitive aging. While many factors were controlled to ensure internal validity, several lifestyle factors that might influence HRV or cognition were not assessed, such as the practice of physical activity and sedentariness (Magnon et al., 2021c ; Magnon et al., 2018b). Furthermore, the sample for this exploratory study is relatively small. However, the design chosen proves to be efficient in increasing variability in vmHRV by using a validated breathing exercise reducing sample size requirements (Magnon et al., 2021a). Finally, despite the validated reliability and accuracy of the medical-grade wristband (Schuurmans et al., 2020), the wristband remains relatively less accurate than an

electrocardiogram.

To conclude, the present study replicates and extends the results of the sole study on the association between HRV and memory discrimination. The distinctiveness manipulation between lures and targets indicates that vagal activity is only associated with highly overlapping memory traces corresponding to challenging social situations. Future studies are required to further investigate this relationship with its neural dynamic during memory discrimination. If heart-brain interactions are proven to be involved in memory discrimination, then vagal stimulation, through breathing exercises for instance, might constitute a simple and cheap cognitive intervention.

6.6 Acknowledgments

Jordan Mille, Valentin Magnon and Guillaume T. Vallet are supported by a grant from the Auvergne-Rhône-Alpes region for the project Vieillissement, Maladie Chronique et Stimulation Cognitive (ViMaCC). The ViMaCC project is co-financed by the European Union within the framework of the Fonds Européen de Développement Régional (FEDER). Marie Izaute is supported by the FACTOLAB framework, sponsored by Michelin Tyres Manufacturer and by the French government research programs "Investissements d'Avenir" through the IDEX-ISITE initiative 16-IDEX-0001 (CAP 20-25) and the IMobS3 Laboratory of Excellence (ANR-10-LABX-16-01).

6.7 Author contributions

VM and JM conceived the study. VM designed the protocol and wrote the first version of the manuscript. GTV supervised the conception of the study. JM and RP created the visual discrimination memory task. VM, JM, RP and GTV analyzed the data and interpreted the results. FD and PC gave their insight and expertise for the HRV measure and analyses. All authors participated in the critical revision of the article. All authors read and approved the final version.

6.8 Data Availability Statement

The data used in the present article are available at https://mfr.osf.io/render?url=https://osf.io/pxrcn/?direct%26mode=render%26action=download%26mode=render

Résumé

La deuxième étude a pour objectif de tester si la variabilité du rythme cardiaque prédirait la cognition uniquement lorsque la situation présente implique des processus d'auto-régulation (*Hypothèse 2*). En effet, selon les approches incarnées de la cognition, les caractéristiques situationnelles, et plus spécifiquement les contraintes que la situation impose sur l'organisme, influenceraient l'émergence des représentations cognitives (Gibson, 1979 ; Versace et al., 2018 ; Wilson, 2002). La variabilité du rythme cardiaque, étant un bio-marqueur des capacités d'auto-régulation face aux contraintes situationnelles, pourrait être bénéfique au fonctionnement cognitif uniquement lorsque des mécanismes d'auto-régulation (auxquels elle est associée) seraient nécessaires pour la réalisation de la tâche cognitive. La présente étude vise à tester la relation entre l'activité vagale et la discrimination des souvenirs en manipulant le caractère visuel distinctif des stimuli afin d'augmenter les contraintes de la tâche (Disctinctivité faible) ou de les réduire (Disctinctivité élevée) dans une tâche écologique de discrimination de souvenirs avec des personnages humanoïdes. Il était attendu à ce que l'activité vagale module les processus d'autorégulation adaptatifs qui seraient nécessaires uniquement lorsque les contraintes de la tâche de discrimination mnésique sont élevées (i.e. faible distinction entre le vrai souvenir et le leurre). Dans une phase d'étude, plusieurs personnages humanoïdes réalistes et fictifs ont effectué la même action sur différents objets. Les personnages pouvaient être très semblables (Disctinctivité faible) ou très différents les uns des autres (Disctinctivité forte). Ensuite, au cours d'une phase de test, les participants devaient déterminer si un personnage affiché à l'écran correspondait exactement à celui qui effectuait l'action donnée sur un objet spécifique dans la phase d'étude (cible). L'activité vagale a été évaluée, par le biais d'une montre

cardiofréquencemètre validée (Empatica E4, voir Schuurmans et al., 2020), chez des étudiants en psychologie (n = 40) avant la phase d'étude. Une activité vagale plus élevée permettait de prédire de meilleures performances en matière de discrimination de la mémoire, uniquement lorsque les contraintes cognitives sont élevées et impliquent de possibles mécanismes d'autorégulation, i.e. lorsque le caractère distinctif du leurre et de la cible était faible ($= .005, p = .02$). La variabilité du rythme cardiaque pourrait être positivement associée à la discrimination mnésique uniquement lorsque les contraintes de la tâche sont suffisamment importantes pour impliquer des mécanismes d'auto-régulation lors de la réalisation de la tâche. Bien sûr, ces contraintes doivent d'abord être efficacement intégrées par le système cognitif. Les approches incarnées de la cognition ancrent le fonctionnement cognitif dans l'expérience sensori-motrice impliquant le postulat que l'intégration multimodale est un mécanisme participant directement à la cognition (Versace et al., 2014). Une modalité sensorielle souvent oubliée dans les modèles traitant de l'intégration en cognition incarnée, et qui concerne directement l'information cardiaque, est celle de l'intéroception (Connell et al., 2018). L'intéroception correspond à l'intégration cérébrale des signaux provenant de l'intérieur du corps dont l'adaptation cardiovasculaire (Garfinkel et al., 2015). L'intéroception pourrait permettre l'intégration des afférences physiologiques pertinentes (i.e. lors d'une déviation d'un état homéostatique), en fonction des caractéristiques situationnelles, dans le système cognitif pour guider adaptativement l'interaction avec l'environement (Häfner, 2013 ; Herbert & Pollatos, 2012 ; Pezzulo & Cisek, 2016). L'*Étude 3* teste l'importance de l'intégration intéroceptive de l'adaptation cardiovasculaire dans une situation impliquant des contraintes physiologiques (i.e. lors d'une déviation d'un état homéostatique) dans la cognition.

7

Une perception adaptée, quand l'état intéroceptif de l'organisme varie de la ligne de base ?

7. Une perception adaptée, quand l'état intéroceptif de l'organisme varie de la ligne de base ?

Mind your heart to bear the weight : Cardiac interoception predicts action-related visual perception when wearing a heavy backpack

Valentin MAGNON[1], Frederic DUTHEIL[2], Pierre CHAUSSE[1], Guillaume T. VALLET[1]

[1] *Université Clermont Auvergne, CNRS, LaPSCo, F-63000 Clermont–Ferrand, France*

[2] *University Clermont Auvergne, CNRS, LaPSCo, CHU Clermont-Ferrand, WittyFit, F-63000 Clermont-Ferrand, France*

Published in Quarterly Journal of Experimental Psychology

December 2022

Article type : Brief Report

DOI : 10.1177/17470218221145932

---

7. Une perception adaptée, quand l'état intéroceptif de l'organisme varie de la ligne de base ?

7.1 Abstract

Visual perception can be modulated by the physiological potential for action. For instance, it was famously shown that a geographical slant appears steeper when wearing a heavy backpack than not wearing any. However, those results are not always replicated. In the present exploratory study, we test the hypothesis the backpack weight's effect on perception relies on the ability of the cognitive system to integrate the physiological constraint's change rather than the change itself. Young adults (n = 54) wore an electrocardiogram monitor and completed a computerized task in which photographs of real geographical slants were displayed on a screen while wearing a heavy vs. light backpack. The activity of the vagus nerve, as an index of physiological adaptability, was recorded as a proxy of the physiological state during the task. The participants also completed an interoception task assessing one's ability to detect his/her own heartbeat as the index of integration ability of the cognitive system. While Bayesian analyses revealed no difference in angle estimation between carrying a heavy vs. light backpack, the results indicated that interoception predicted less accurate angle estimation only when wearing a heavy backpack. In contrast, there was anecdotal evidence that vagal activity changes predicted visual perception. Interoception might thus play a crucial role in the interplay between the physiological potential for action and action-related visual perception.

Keywords : Heart rate variability, vagal reactivity, embodied cognition, economy of action, feedback control

7.2 Introduction

Growing evidence suggests that visual perception does not accurately depict the external world, but rather provides adaptive feedback based on action abilities to promote optimal behavior in a given context (Pezzulo et al., 2021 ; Pezzulo & Cisek, 2016). For instance, individuals whose energy resources are depleted perceive the slope of a hill as steeper than individuals not tired (Proffitt et al., 1995). This effect might rely on the bioenergy available to the organism as fatigued adults who consumed a caloric drink perceive a slope as less steep than tired adults who consumed a sugar-free drink (Schnall et al., 2010). Furthermore, the same principle appears to be true for the energetic cost of action. The apparent incline of hills increases when adults are encumbered by wearing a heavy backpack compared to not wearing any (Bhalla & Proffitt, 1999). Yet, those results remain controversial and are not always replicated (Durgin et al., 2009 ; Firestone, 2013). The effect of a heavy backpack on visual perception is generally explained by the hypothesis that carrying such a weight on the shoulders limits the physiological potential for action, which in turn impacts the perception of the surrounded environment adequately (Proffitt, 2006 ; Witt, 2017). Visual perception is then embodied as it should be constrained by the individual's physiological state. Should this hypothesis be true, then physiological indexes reflecting the body's adaptation should predict this effect.

A promising index of one's physiological state and a primary marker of physiological adaptability and self-regulation is the vagal inhibition of the heart (Porges, 2007 ; Thayer et al., 2009). The vagus nerve has been shown to mediate bilateral interactions between the autonomic and central nervous systems (Thayer et al., 2012 ; Thayer et al., 2009). For instance, vagal activity is associated with several cognitive functions (Forte et al., 2019). It has recently been proposed that the activity changes of the vagus nerve during a task (i.e., vagal reactivity) reflect the organism's ability to adapt to the task's demands (Laborde et al., 2018). If the physiological potential for action directly underpins action-related visual perception,

vagal reactivity as a marker of physiological adaptation should play a role in action-related visual perception performance which has never been tested. Nonetheless, one might argue that the change in the physiological potential for action should firstly be integrated by the cognitive system to effectively influence perception.

Indeed, rather than one's physiological state per se, it seems reasonable to assume a transitional role of its integration into the central nervous system. The cerebral integration of signals originating from inside the body providing a mapping of the body's internal landscape (called interoception, see Damasio & Carvalho, 2013) is essential for conscious decision-making resulting in adapted actions (Pezzulo & Cisek, 2016). For instance, one's awareness of his/her own heartbeats (i.e. cardioception) is recognized to play a role in conscious perception (for a review, see Seth, 2013). As interoception might be the key mechanism allowing physiological afferences to be integrated into the cognitive system (Häfner, 2013 ; Herbert & Pollatos, 2012), cardioception should thus predict visual perception when wearing a backpack to promote favorable actions. However, interoception should be essential to visual perception only when physiological signals are relevant to self-regulation (Pezzulo & Cisek, 2016), such as the weight of a heavy backpack constraining the physiological potential for action (reducing movement abilities and increasing the energetic cost of action). Interoceptive signals indicate potential deviations from a homeostatic state and are essential to perceptively guide interaction with the world (actively looking for and eating food) to keep the organism in a desirable state (satiated) to promote self-regulation (avoid hunger, see Pezzulo & Cisek, 2016). Similarly, a hill should appear steeper when the interoceptive signals of physiological constrains (wearing a heavy backpack) are cognitively integrated to promote self-regulation (not hiking to the top of a hill carrying a heavy weight leaving the organism depleted of energetic resources).

The present exploratory study aims at investigating the potential primary role of interoception in the effect of physiological potential for action's change on visual perception. The physiological potential for action was manipulated by proposing to the participants to wear a heavy or a light backpack. Based on previous experiments,

a small difference in geographical slant angle estimation between wearing a heavy and light backpack could be expected. As vagal activity is used as an index of the physiological potential for action, it is possible that vagal activity weakly predicts action-related visual perception only when the physiological potential is constrained (heavy backpack condition). However, and more importantly, this effect should primarily be influenced by cardioceptive performance. More precisely, vagal reactivity is expected to weakly predict action-related visual perception, while interoception should strongly predict less accurate visual perception only when wearing a heavy backpack since the integration of a limited physiological potential for action into the cognitive system should affect perception to promote adapted actions.

7.3 Method

7.3.1 Participants

Sample size was approximated by using the "pwr" package in R (Champely et al., 2020) with the parameters found in a study testing the relation between cardioception and attentional and visual processing (Matthias et al., 2009). The data obtained from the sample made it possible to compute an effect size of Cohen's f^2= .50 which was associated with .95 power. The power analysis revealed a sample size of 47 participants. Yet, as the present exploratory study tests for the first time whether vagal reactivity and cardioception are associated with visual perception, sixty-six undergraduate psychology students were enrolled to ensure sufficient statistical power. Sociodemographic data (age, sex, etc.) and medical histories that may affect cognition and cardiovascular functioning, such as neurological (head trauma, epilepsy, etc.), physiological (hypo- or hyperthyroidism, type 2 diabetes...) or neurodevelopmental (autism, dyslexia...) conditions were collected. In addition, lifestyle habits likely to affect the autonomic nervous system and cognitive functioning were screened as well, such as binge drinking alcohol (> 5 consecutive alcoholic drinks in the last week) and high body mass index

(BMI $\geq$ 30). Depression and anxiety were assessed by the Hospital and Anxiety Depression Scale (HADS, see Zigmond & Snaith, 1983). Based on those criteria, 2 participants were excluded : 1 reported to be suffering from depression, and 1 suffered from a heart condition. Another participant was excluded because he did not perform the geographic slant perception task adequately despite clear instructions (estimated angles were improbable such as 180°or 120°). After the removal of outliers and missing data (see Statistical analyses), the final sample thus consisted of 54 participants (M_{Age}= 19.44, SD_{Age}= 1.86, 6 men). The study has been conducted in accordance with the international recommendations about ethics (declaration of Helsinki). The project has been validated by the local ethic committee of the Department of Psychology. All the participants have given their written consent before starting the experiment.

7.3.2 Material

Vagal reactivity assessment

The heart rate variability (HRV) measurements were carried out in accordance with the recommended guidelines in psychophysiological research (Laborde et al., 2017 ; McCraty & Shaffer, 2015 ; Quintana & Heathers, 2014 ; Task Force Report, 1996). The Polar H10 heart rate monitor was used to assess HRV. The accuracy and sensibility of this chest strap have been validated for low and high-intensity activities and are considered as the gold standard of wearable devices to record R-R intervals (Gilgen-Ammann et al., 2019). The 4 electrodes contained in this chest belt offer high-quality ECG measurements as well. Heart rate was recorded during the whole session. A visual check ensured the quality of the recordings as the control of artefacts or occasional ectopic. Furthermore, the premium version of Kubios (v.3.5.0) automatically applies a low threshold filter if noise is detected. The inter-beat intervals were extracted from the 5 minutes baseline right before and during the geographical slant perception task and during to compute vagal reactivity (as recommended, see Laborde et al., 2018 ; Li et al., 2019). High Frequency (HF, ranges from 0.15 to 0.4 Hz) power, a widely used and reliable index of vagal activity

(Laborde et al., 2017 ; Shaffer & Ginsberg, 2017) that is the percentage of HF among the total power minus the very low frequency (normal units) was computed (Tarvainen et al., 2014). Vagal reactivity was obtained by computing the difference between resting HF power and HF power during the task (Laborde et al., 2018). Specifically, the HF level at rest was subtracted from the HF level during the task.

Cardioception assessment

The heartbeat counting task is a widely used and recommended method to assess interoceptive accuracy (Garfinkel et al., 2015). Individuals were required to count only the number of times they perceive or felt their heart beating during a specified time period of 45 seconds (see Desmedt et al., 2020). The participants were instructed to not take their pulse, to sit up straight and comfortably, to move as little as possible. They were told that they may not feel their heartbeats at all or occasionally feel some and to silently count the heartbeat felt. They wore the Polar H10 at the same time as since the experimental session started. A trigger was placed at the beginning and at the end of the specified time period so that the real number of beats recorded could be accurately obtained. To compute interoceptive accuracy, the reported number of heartbeats was compared to the real number of heartbeats using the following formula (Garfinkel et al., 2015), the higher this score is, the more accurate is one's interoceptive ability to detect his own heart :

$$Interoceptionaccuracyscore = 1 - \frac{(|nbeats_{real} - nbeats_{rapported}|)}{((|nbeats_{real} + nbeats_{rapported}|)/2)}$$

Geographical slant perception task

Out of forty-six, twelve different photographs of straight and sloping hill slants taken sideways in the same geographical area (Auvergne, France) during clear weather were selected and used in this task. More precisely, the twelve with the most light, the straightest slopes and the least background were selected. As such, in the selected photographs, the slants were the only distinct visual feature of the pictures

with no background except the sky and clouds to avoid any visual cues that might influence the angle estimation (trees, houses, electric poles...). Side-view rather than front-view hills were used in several experiments (Proffitt, 2006 ; Proffitt et al., 2001). Two blocks were created, one with the 12 photographs selected and the other with the same photographs mirrored to assure better methodological validity (same visual characteristics and angles). Both blocks were pretested to check the feasibility of the task and to ensure that the use of the same images mirrored was not noticeable. After a 500 ms fixation cross, a photograph was displayed on the screen for 8,000 ms followed by a visual mask (grey square) for 750 ms (see Figure 7.1). The order of the block was randomized. During both blocks, the participants had to stand and wear either a light (0.2 kg) or heavy (5.5 kg) hiking backpack so that the weight (heavy vs. light) would be counterbalanced between the two blocks. The 2 hiking backpacks were newly bought and identical. The light one contained an empty small cardboard box while the heavy one contained 3 plastic bottles of 1.2 liters filled with sand. Between the two blocks, the participants rested for 5 minutes. An additional 3 images of geographical slant were selected from the Internet to serve as practice trials. To become familiar with the task, the practice images were displayed on the screen for 15 seconds. Before the task, it was specified that they had to verbally estimate the angle of the geographical slant displayed between 0 and 90°while showing an example of a right-angle with a pen to ensure that every participant would have the same referential. Furthermore, to avoid any response bias (as recommended by Witt, 2017), a coverstory was used. The participants were told that the backpack contained an accelerometer to assess whether they could maintain a prolonged standing posture despite wearing a heavy (vs. light) backpack while the slant perception task was presented as a filler task to distract them while the accelerometer's recording. The average estimation accuracy score was calculated by dividing the actual angle by the estimated angle for both phases. Each phase lasted approximately 2 minutes.

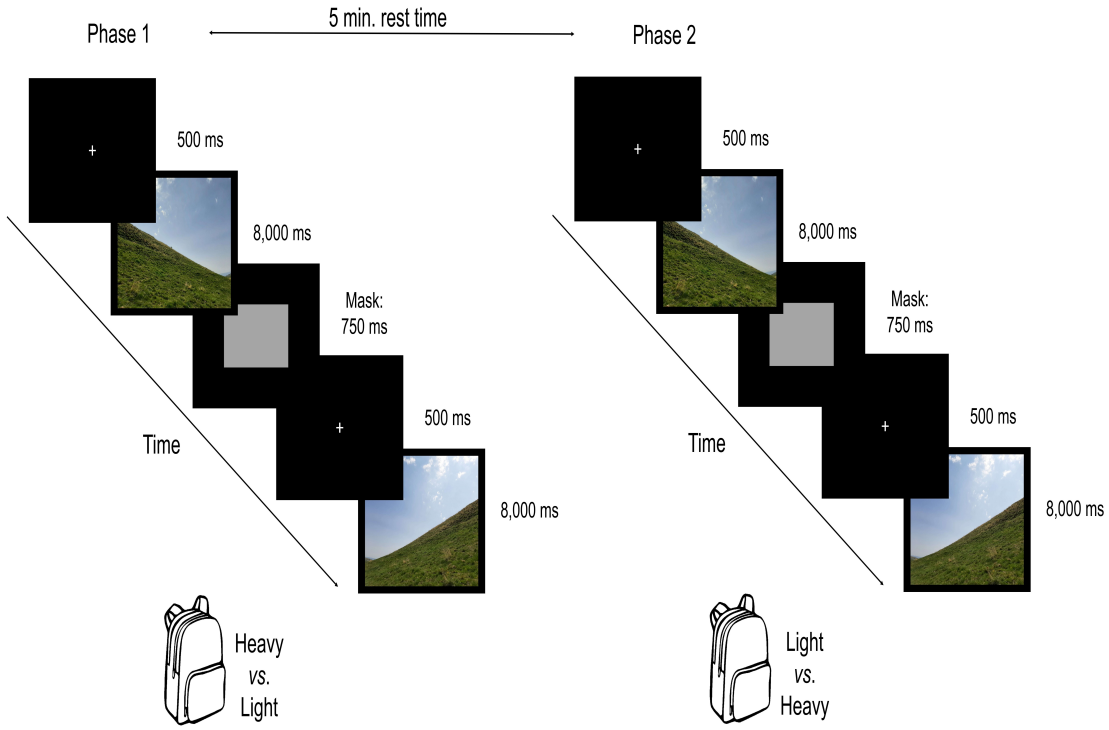

Figure 7.1 – Illustration of the geographical slant perception task while wearing a backpack (either heavy or light) for each phase with 12 trials per phase

7.3.3 Procedure

This study was part of a larger project testing also the association between HRV and decision making. Some administered tests were thus not considered in this study. A session lasted approximately 45 minutes. Each participant was tested individually. Firstly, after consent, the Polar H10 heart rate monitor was installed by the participants themselves following instructions given by the experimenter. The recording quality was checked after the installation of the chest strap with the dedicated smartphone application (Polar Sensor Logger) displaying the ECG recording in real-time. During a 10 minutes rest period, health and sociodemographic data required for the inclusion/exclusion criteria were collected. Then, the participants completed the heartbeat counting task followed by 5 minutes of resting time before a decision-making computerized task. After 5 minutes of rest to ensure HRV recovery (Laborde et al., 2018), the geographical slant perception task was administrated. The session ended with three questionnaires, the interoceptive awa-

reness questionnaire (Zamariola et al., 2018), the emotion regulation questionnaire (Preece et al., 2020), and HADS (Zigmond & Snaith, 1983), and a debriefing. In order to counterbalance the order in which the heavy and light backpacks were worn, half of the participants (Group A) wore the heavy backpack during the first phase of the geographical slant perception task and then wore the light one during the second phase. The other half (Group B) wore the reverse order : the light one in the first phase and then the heavy backpack during the second phase.

7.3.4 Statistical analyses

All the statistical analyses were performed in the R statistical environment, version 4.0.2 (RStudio Team, 2020). Firstly, to ensure that the order in which the backpacks were worn did not affect estimation performance, a Bayesian independent sample t-test was performed for the Light and Heavy conditions. Because no significant difference was found between the orders ($BF_{10} = 0.32$), the rest of the analyses were conducted with the data of both orders indifferently. Then, a Bayesian paired sample t-test was conducted to assess the effect of the weight on angle estimation. To test whether cardioception and vagal reactivity predict the accuracy of participants' angle estimation during the geographical slant perception task only when they are wearing a heavy backpack, Bayesian regression analyses were performed. Four participants were excluded due to missing data as they did not fully understand the heartbeat counting task. Bayesian regression allows testing the preferred predictor in the model relative to the alternative hypothesis. First, the assumptions were checked and outlier diagnosis was performed using the package "car" (Fox et al., 2021) for all variables of interest. All the assumptions were met after the removal of 5 outliers that were identified by the diagnostic. A Bayesian multiple regression was conducted using the BayesFactor package (Morey et al., 2021) with HFpower reactivity and the interoceptive accuracy score as predictors and the angle estimation accuracy in the Heavy backpack condition as the dependent variable. Then, the same analysis was conducted with the angle estimation accuracy in the Light backpack condition as the dependent variable. Bayesian

regression allows testing whether a predictor might be preferred over others in relation to H_1 (significant prediction of angle estimation accuracy). Bayes factors were computed as the ratio of the likelihood of one particular hypothesis (H_1) to the likelihood of another (H_0). To evaluate the degree of evidence, we considered the following recommended cut-offs (Kass & Raftery, 1995 ; Lavine & Schervish, 1999 ; Lee & Wagenmakers, 2013) for the BF : no evidence [0-1[, anecdotal [1–3[, moderate [3–10[and strong [10–30[. If a moderate degree of evidence is revealed in the Heavy backpack condition as expected, a comparison between an added-effect model (interoceptive accuracy + HF reactivity) and an interaction model (interoceptive accuracy * HF reactivity) would be conducted to further investigate whether a possible interaction could contribute to the angle overestimation of the geographical slants.

7.4 Results

There was no significant difference in participants' angle estimation accuracy between wearing a Heavy or a Light backpack ($BF_{10} = .96$). The Bayesian regression analysis revealed moderate evidence for interoceptive accuracy score ($BF_{10} = 4.194$), anecdotal evidence for HF reactivity and interoceptive accuracy combined (BF10 = 1.461) and no evidence HF reactivity alone ($BF_{10} = .318$) in relation to angle estimation accuracy performance while wearing a Heavy backpack (see Figure 7.2). Interoceptive accuracy negatively predicts angle estimation accuracy in the Heavy backpack condition (see Figure 7.3). While Interoceptive accuracy alone is best model to explain angle estimation accuracy performance, there is anecdotal evidence that the interaction between interoceptive accuracy and HF reactivity is preferred over their added-effects model ($BF_{10} = 1.523$). In contrast, in the Light backpack condition, Bayesian regression analysis revealed no evidence for interoceptive accuracy score ($BF_{10} = .558$), for HF reactivity and interoceptive accuracy combined ($BF_{10} = .322$) and HF reactivity alone ($BF_{10} = .232$) in relation with angle estimation accuracy performance.

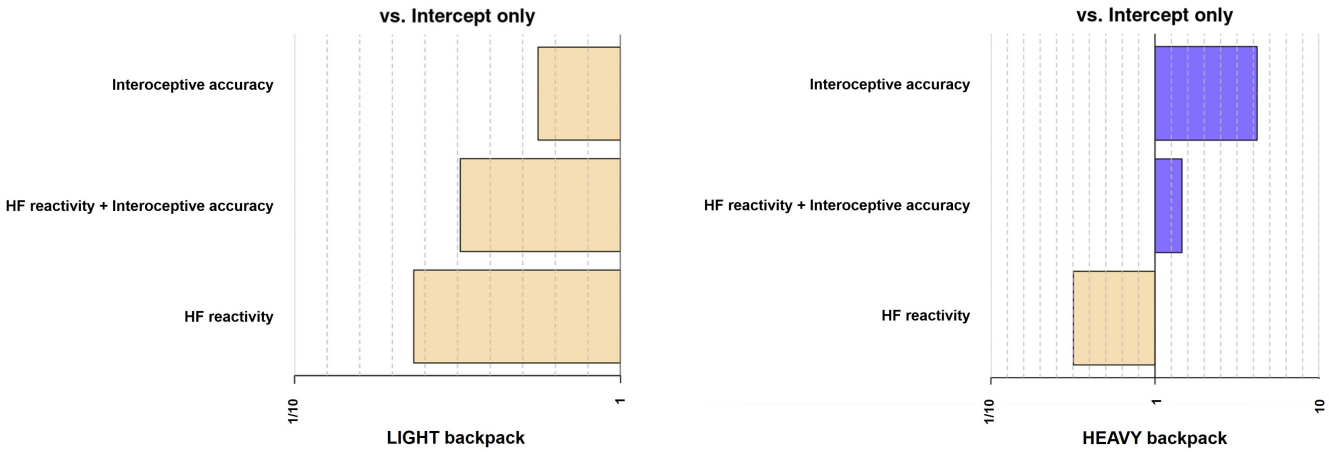

Figure 7.2 – Bayes factor for each predictor in the Light backpack and Heavy backpack conditions

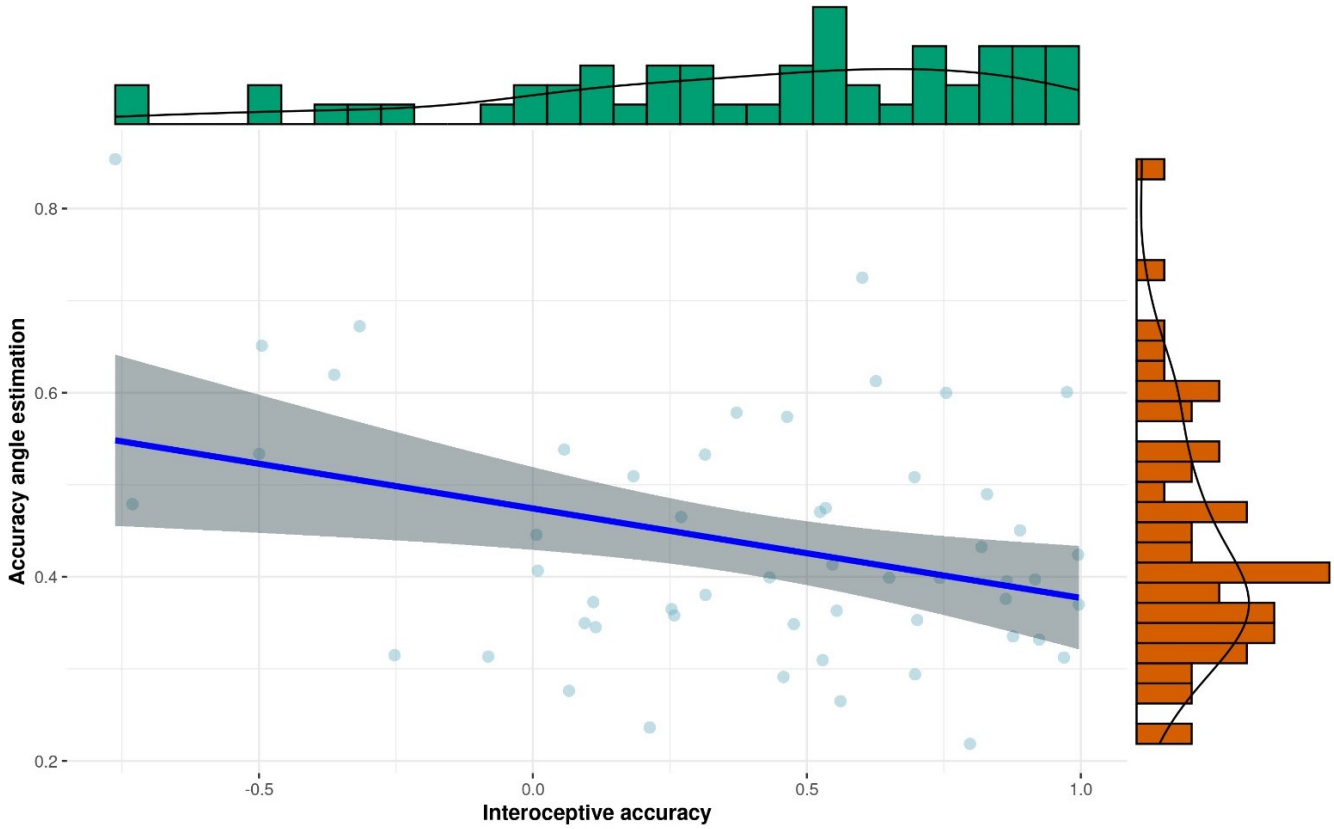

Figure 7.3 – The relation between cardioception and the accuracy of the angle estimation while wearing a heavy backpack. Note. The closer the angle estimation accuracy score is to 1, the more accurate the estimate. The closer the angle estimation accuracy score is to 0, the higher the angle overestimation

7.5 Discussion

Visual perception is known to be modulated by our action capability (Witt, 2011, 2017). Having done some physical exercises or wearing a heavy backpack makes individuals perceive a hill slant as steeper than when physiological resources are not depleted (Bhalla & Proffitt, 1999 ; Proffitt et al., 1995 ; Schnall et al., 2010). The present study explores the possible moderator role of interoception in this physiological/perception relationship. It was expected that interoceptive accuracy would be a stronger predictor than vagal reactivity, used as an index of physiological adaptation (Laborde et al., 2018), of angle estimation of geographical slants, but only when wearing a heavy backpack. In contrast, neither interoceptive accuracy nor vagal reactivity should predict angle estimation accuracy when wearing a light backpack, because a light weight should not affect the physiological potential for action.

No difference was observed in angle estimation between wearing a heavy vs. light backpack in this study as also reported previously (Durgin et al., 2009 ; Firestone, 2013). This is suggesting visual perception does not directly rely on the physiological potential for action (which may be limited by a heavy backpack here). In agreement with the theories on psycho-physiological interactions (Pezzulo & Cisek, 2016), one might expect that backpack-related physiological constraints should have an impact on conscious perception only when the physiological state of the individual is efficiently integrated into the cognitive system. As expected, the higher is interoceptive accuracy, the lower is the accuracy of angle estimation. In other words, a person's ability to detect his or her own heart seems to determine how much his/her perception of the world is influenced to take into account the physiological constraint. As perception guides action (Pezzulo & Cisek, 2016), effective interoceptive integration of the physiological potential for action constrained by a heavy weight would logically lead to an altered visual perception of the environment to prompt adapted behavior (not hiking with a heavy backpack leading to exhaustion). In contrast, vagal reactivity alone did not predict visual perception while wearing

a heavy backpack. The effect on the perception of the physiological potential for action then appears to depend on its integration by the cognitive system.

Supporting this hypothesis, it was suggested that affordances could play a key role in the backpack experiments (Proffitt, 2009). Affordances are the perceived possible actions offered by the environment (Gibson, 1979), which would be limited when carrying a heavy backpack (Proffitt, 2009). In this view, affordances are then constrained by the environment (the inclination of a geographical slant) and the physiological potential for action (moving with a heaving backpack is more demanding). Yet, perceived affordances shouldn't emerge if the cognitive system did not integrate the limited physiological potential for action when carrying a heavy backpack highlighting the possible key role of interoception in conscious action-related perception (Pezzulo et al., 2015 ; Pezzulo & Cisek, 2016). On the cerebral level, the integration of interoceptive signals is recognized to be underpinned by the insular cortex (Craig, 2009 ; Livneh et al., 2020). This cerebral area is part of several neural networks including, among others, the occipital regions (Ghaziri et al., 2017) underlying visual processing (Graaf et al., 2014). Accumulating evidence accordingly shows that the insular cortex is involved in visual awareness and perceptual decision-making tasks (Salomon et al., 2016 ; Sterzer & Kleinschmidt, 2010) further supporting the possible key role of interoception in visual perception. Taken together, those exploratory findings suggest that interoception might play a crucial role in action-related visual perception in accordance with theories on psycho-physiological interactions (Pezzulo et al., 2015 ; Pezzulo & Cisek, 2016).

Despite the positive nature of the outcomes, the current study is not without limitations. Even though we controlled for many potential confounders (BMI, alcohol, medication, psychopathology, medical conditions...), it remains other potential confounds that may influence vagal reactivity and more broadly cardiovascular functioning, such as the practice of physical activity (Shiroma Eric J. & Lee I-Min, 2010), meditation (Ditto et al., 2006), and other lifestyle factors such as sedentariness (Magnon et al., 2018b ; Same et al., 2015). Moreover, since interoception is quite complex as its definition evolved (Ceunen et al., 2016), several interoceptive

dimensions can be distinguished such as interoceptive accuracy, awareness and sensibility (Garfinkel et al., 2015). The most often interoceptive dimension assessed is interoceptive accuracy as it relies on objective behavioral tests (Garfinkel et al., 2015) such as the frequently used heartbeat counting task (Zamariola et al., 2018). We used this task as it has been the main interoceptive measurement in psychophysiological research (e.g., Umeda et al., 2016). Yet, the heartbeat counting task is under debate (Desmedt et al., 2020 ; Desmedt et al., 2018) possibly generating result replicability issues. Although the interoceptive accuracy score obtained in the present study ($Mean = .40, SD = .46$) is relatively similar to the score reported in other studies with healthy young participants (e.g., Borg et al., 2018 ; Jakubczyk et al., 2019), the lack of multiple heartbeat counting trials constitute a limitation that should be addressed in future studies. Future studies could address this issue and confirm the results of this exploratory study by using new and more accurate methods to evaluate interoception in relation to visual perception such as heartbeat evoked potential (Al et al., 2020). This new task might potentially explain why we did not observe any backpack weight's effect on angle estimation, possibly due to the less important constraint brought to the body compared to a real situation. However, the format of the task could not explain the moderation by interoceptive accuracy as there is no reason that the numeric version of the task changes the evaluation of the slants relatively to the weight of the backpack.

This exploratory study aimed at investigating the role of cardioception in the interplay between the physiological state and conscious action-related perception. While the physiological potential for action has long been considered as the mediating factor of the effect of carrying a heavy backpack on visual perception, our findings suggest that the primary determinant of action-related visual perception might rather be its interoceptive integration. Future studies are needed to refine those first exploratory results. One possible direction would be to test if interoceptive abilities (assessed with a more robust methodology) could act as a moderator of the effect of the physiological potential for action on action-related perception. In this case, vagal activity as an index of the physiological potential for action

should predict perception when wearing a heavy backpack only when interception abilities are high. The model for the interaction between interoception and vagal reactivity was slightly preferred over the added effect model to explain adaptive visual perception, which support this hypothesis. In a context where cognitive neuroscience advances confirm the involvement of bodily signals in mental processes (Badcock et al., 2019 ; Pezzulo & Cisek, 2016 ; Seth, 2013), those results highlight the relevance to investigate interoception and its role in cognition. Declaration of conflicting interests The author(s) declared no potential conflicts of interest with respect to the research, authorship, and/or publication of this article.

7.6 Funding

The authors are supported by the European Union under the European Regional Development Fund (FEDER) in the context of a pluridisciplinary project "Aging, Chronic Illness and Cognitive Stimulation".

7.7 Author contributions

Conceived and designed the experiments : V.M., G.T.V. Performed the experiments : V.M. Analyzed the data : V.M., G.T.V. Providing feedback : F.D. Technical support : P.C. Prepared first manuscript draft : V.M. All authors reviewed the manuscript.

7.8 Data availability statement

The data used in the present study can be found at : https://osf.io/43x86

Résumé

La troisième et dernière étude de cette thèse de doctorat a pour objectif de tester si l'intégration intéroceptive de l'adaptation cardiovasculaire influence la perception visuelle liée à l'action lors de la déviation d'un état homéostatique (i.e. potentiel physiologique d'action limité, voir *Hypothèse 3*). L'intéroception pourrait être impliquée dans l'intégration des afférences physiologiques pertinentes dans le système cognitif (Häfner, 2013 ; Herbert & Pollatos, 2012). Une afférence physiologique pertinente serait la modification du potentiel physiologique d'action car elle contraint la capacité de l'organisme à interagir avec son environnement immédiat (Pezzulo & Cisek, 2016 ; Proffitt, 2006). Le potentiel physiologique d'action désigne la possibilité à interagir avec l'environnement immédiat définie par les ressources énergétiques disponibles ou le coût énergétique de l'action anticipée (Proffitt, 2006). Par exemple, il a été rapporté qu'une pente de colline est perçue plus raide lorsqu'un sac à dos lourd est porté comparativement à ne pas porter cette charge (Bhalla & Proffitt, 1999). Cependant, ces résultats ne sont pas toujours reproduits (Durgin et al., 2009 ; Firestone, 2013). Dans la présente étude exploratoire, l'hypothèse défendue est que l'effet du poids du sac à dos sur la perception dépend de la capacité du système cognitif à intégrer le changement de la contrainte physiologique plutôt que le changement lui-même. De jeunes adultes (n = 54) ont porté un cardiofréquencemètre validé (ceinture polar H10, voir Gilgen-Ammann et al., 2019) et ont effectué une tâche informatisée dans laquelle des photographies de pentes de colline de la région Auvergne-Rhône-Alpes étaient affichées sur un écran alors qu'ils portaient un sac à dos lourd (potentiel physiologique d'action limité) ou léger (état homéostatique). L'adaptation cardiovasculaire serait d'index du potentiel physiologique d'action. Les participants ont également effectué une

tâche de précision intéroceptive évaluant leur capacité à détecter leur propre battement cardiaque, indice de la capacité d'intégration de l'information cardiaque dans le système cognitif (Brener & Ring, 2016 ; Garfinkel & Critchley, 2013). Alors que les analyses bayésiennes n'ont révélé aucune différence dans l'estimation de l'angle entre la condition "sac à dos lourd" et la condition "sac à dos léger", les résultats ont indiqué que l'intéroception prédisait positivement la surestimation de l'angle uniquement lorsque du port d'un sac à dos était lourd. En revanche, il existe des preuves anecdotiques que les modifications de l'activité vagale prédisent la perception visuelle suggérant que l'intégration du potentiel physiologique d'action (plutôt que le potentiel physiologique d'action en lui-même) est bien le facteur important pour l'émergence d'une perception des possibilités d'action adaptée (e.g. percevoir une pente plus raide) lors de la déviation d'un état homéostatique (e.g. port d'un sac à dos lourd). Ces trois études indiquent que l'adaptation *in situ* (modulation de l'activité vagale) participe à la cognition lorsque la situation implique des processus d'autorégulation. De plus, dans le cas de contraintes physiologiques, l'intégration intéroceptive effciente de ces contraintes participeraient à l'émergence d'une perception visuelle liée à l'action adaptée.

8

Discussion générale

Cette thèse de doctorat avait pour objectif d'étudier la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et plus précisément de proposer une vision intégrative des contingences nécessaires à l'existence de cette relation. La question de recherche guidant ces travaux de thèse était la suivante : *Dans quelle mesure et selon quelles conditions l'adaptation cardiovasculaire est susceptible de contraindre la cognition ?* L'adaptation cardiovasculaire, comme bio-marqueur des capacités d'auto-régulation d'un organisme, est couramment indexée par la variabilité du rythme cardiaque (Holzman & Bridgett, 2017 ; Reynard et al., 2011 ; Thayer et al., 2009). Cet indice reflète les capacités d'auto-régulation d'un organisme, i.e. l'efficacité de l'interaction entre le système nerveux central et le système nerveux autonome (particulièrement *via* le nerf vague) dans la régulation de l'activité cardiaque en fonction des besoins énergétiques de l'organisme déterminés par des contraintes, quelles soient internes ou externes (e.g., physiologiques, cognitives, environnementales, sociales, psychologiques) dans un but d'adaptation (voir Holzman & Bridgett, 2017 ; Reynard et al., 2011 ; Shaffer et al., 2014). De nombreuses études rapportent une association entre la variabilité du rythme cardiaque et la performance à un large éventail de tâches cognitives (pour une revue systématique, voir Forte et al., 2019). En particulier, l'association positive entre la variabilité du rythme cardiaque et les performances

exécutives est bien établie (pour une méta-analyse, voir Magnon et al., 2022f). Plusieurs modèles psychophysiologiques ont proposé une interprétation théorique de l'association entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition (Laborde et al., 2018 ; McCraty & Zayas, 2014 ; Porges, 2007 ; Thayer et al., 2009). Le modèle le plus prédominant dans la littérature sur ces liens est celui de l'intégration neuroviscérale qui postule que la variabilité du rythme cardiaque au repos, en tant qu'indice des capacités d'auto-régulation d'un individu, devrait influencer la dynamique cérébrale du réseaux autonomique central (Benarroch, 1993 ; Ferraro et al., 2022 ; Sklerov et al., 2019 ; central autonomic network, CAN, voir Smith et al., 2017) et les fonctions cognitives associées au CAN telles que les fonctions exécutives, la régulation émotionnelle et la prise de décision (Thayer et al., 2012 ; Thayer et al., 2009 ; Thayer & Lane, 2000).

Selon ce modèle théorique, la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition ne devrait se limiter uniquement qu'à des tâches cognitives mesurant des fonctions impliquant des processus exécutifs (e.g. prise de décision, régulation émotionnelle) et devrait s'opérer lorsque la variabilité du rythme cardiaque au repos est élevée (traduisant des capacités d'auto-régulation générales efficientes, voir Thayer et al., 2009). A l'inverse, le modèle théorique récent du tank vagal propose que l'adaptation cardiovasculaire serait en fait mieux indexée par les modulations de l'activité vagale au cours d'une tâche cognitive plutôt que par la variabilité du rythme cardiaque au repos seule (Laborde et al., 2018). Plus particulièrement, l'adaptation cardiovasculaire serait mieux indicée par l'habileté du nerf vague à altérer le rythme cardiaque de façon immédiate, avec une sensibilité et une précision élevée afin de promouvoir une auto-régulation efficiente (Laborde et al., 2018). L'activité du nerf vague étant fortement associé à celle du CAN (Thayer et al., 2012), les modulation de l'activité vagale pendant une tâche cognitive devraient influencer les performances à une tâche impliquant les fonctions exécutives (Laborde et al., 2018). Le rôle de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition, bien que de mieux en mieux compris, demeure obscur surtout concernant la nature des mécanismes impliqués dans cette relation. De façon alternative aux modèles

psychophysiologiques qui s'appuient sur les observations neurobiologiques pour prédire le fonctionnement cognitif, cette thèse repose sur un cadre théorique cognitif afin de prédire l'interaction entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition. Plus spécifiquement, l'intégration des données psychophysiologiques dans un cadre épistémologique incarné de la cognition (voir chapitre 4) devrait générer de nouvelles pistes de recherche (pour une opinion théorique sur l'apport d'une réunion entre le champ de la psychophysiologie et de la cognition incarnée dans l'étude des déterminants physiologiques de la cognition, voir Magnon et al., 2021b). La question de recherche de cette thèse doctorale remet en question (1) le postulat selon lequel la variabilité du rythme cardiaque prédit positivement les fonctions cognitives impliquant des processus exécutifs uniquement et (2) la pertinence de la mesure de l'adaptation cardiovasculaire générale. Sous le prisme des approches incarnées de la cognition, une perspective inégrative de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition est proposée (1) en considérant une vision de la cognition en termes de mécanismes cognitifs plutôt que de fonctions cognitives et (2) en donnant un rôle essentiel au contexte et aux contraintes associées dans la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition.

8.1 Rappel de la problématique générale

Sous le prisme des approches incarnées, la cognition est ancrée dans le couplage sensori-moteur entre l'individu et son environnement (e.g. Barsalou, 2010 ; Versace et al., 2014 ; Versace et al., 2018). Plus, précisément, les approches incarnées postulent l'existence de représentations cognitives dynamiques et émergentes qui seraient contraintes par des mécanismes cognitifs mobilisés lors du couplage entre l'organisme et les contraintes situationnelles (Versace et al., 2014). La fonction première du système cognitif serait alors de permettre une nécessaire adaptation du fonctionnement cognitif aux contraintes environnementales et aux buts et besoins de l'individu (Varela et al., 1991). Cette nécessaire adaptabilité rend compte de la très grande variabilité du fonctionnement cognitif, qu'elle soit intra- ou inter-individuelle, car elle devrait dépendre des capacités *in situ* d'auto-régulation de

l'organisme (Magnon et al., 2021b). L'adaptation cardiovasculaire est un indice de des capacités d'auto-régulation d'un organisme (pour une présentation des processus physiologiques sous-tendants les capacités d'auto-régulation d'un organisme, voir section 1.2 et pour des revues théoriques, voir Holzman & Bridgett, 2017 ; Reynard et al., 2011 ; Thayer et al., 2009). Les approches incarnées offrent alors un cadre cognitif idoine pour étudier le rôle de la variabilité du rythme cardiaque dans la cognition. Plus précisément, ces approches conduisent à la prédiction *a priori* que les modulations de l'activité du nerf vague face aux contraintes imposées par une tâche cognitive (reflétant les capacités *in situ* d'auto-régulation de l'organisme) devraient participer à la performance obtenue à cette tâche.

Cette prédiction est en accord avec la théorie du tank vagal (Laborde et al., 2018) qui propose que les capacités d'auto-régulation ne peuvent pas être reflétées seulement par la variabilité du rythme cardiaque au repos. Il serait nécessaire de prendre en compte (1) le changement de la variabilité du rythme cardiaque entre l'état au repos et la mesure durant la tâche cognitive (i.e. la réactivité) (2) le retour de la variabilité du rythme cardiaque au repos (i.e. la récupération, voir Laborde et al., 2018). En suivant les prédictions dérivées des approches incarnées de la cognition, la réactivité et la récupération de la variabilité du rythme cardiaque (correspondant au couplage entre l'adaptation cardiovasculaire et les contraintes de la tâche) devraient prédire davantage la performance cognitive que la mesure au repos de la variabilité du rythme cardiaque (*Hypothèse 1*, voir section 4.3). Cette hypothèse, qui n'a jamais été directement testée jusqu'à lors, fait l'objet de l'*Étude 1* (voir chapitre 5). Cette étude porte sur la prise de décision, car cette fonction impliquerait des processus d'auto-régulation surtout lorsqu'elle implique des conséquences imprévisibles et des risques (e.g. Bechara et al., 2000 ; Clark et al., 2008 ; Damasio, 1995).

Considérer l'adaptation cardiovasculaire contextuelle (*in situ*) n'est probablement pas suffisant pour caractériser la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition. En effet, les caractéristiques situationnelles, et plus spécifiquement les contraintes que la situation impose sur l'organisme, influenceraient l'émergence

des représentations cognitives (Gibson, 1979 ; Versace et al., 2018 ; Wilson, 2002). La variabilité du rythme cardiaque, étant un bio-marqueur des capacités d'auto-régulation face aux contraintes situationnelles, pourrait être bénéfique au fonctionnement cognitif uniquement lorsque des mécanismes d'auto-régulation seraient nécessaires pour l'adaptation de l'organisme à la situation. Par exemple, les études sur l'association entre la variabilité du rythme cardiaque et la mémoire rapportent des résultats mixtes (voir section 2.2.3). Lorsque que la précision de la mémoire est mesurée, i.e. la qualité des items récupérés plus que leur quantité qui dépendrait fortement de mécanismes de discrimination (Mille et al., 2021b ; Versace et al., 2014 ; Yassa & Stark, 2011), la variabilité du rythme cardiaque prédirait positivement les performances mnésiques (Feeling et al., 2021). Une possible explication serait que discriminer des traces mnésiques qui partagent peu de caractéristiques visuelles similaires est un processus qui semble assez automatique (comme la catégorisation, voir Purkart et al., 2021 ; Versace et al., 2014) et ne requièrerait pas de processus d'auto-régulation. A l'inverse, discriminer une trace mnésique parmi d'autres traces très similaires serait une contrainte cognitive qui demanderait des processus d'auto-régulation, impliquant la variabilité du rythme cardiaque, pour résoudre l'ambiguïté causée par le chevauchement des traces mnésiques (voir chapitre 6). L'hypothèse que la variabilité du rythme cardiaque prédirait la cognition uniquement lorsque la situation présente demande des processus d'auto-régulation (e.g. traces mnésiques qui se chevauchent dans une tâche de discrimination) a été investiguée dans l'*Étude 2* (*Hypothèse 2*, voir section 4.3).

Les approches incarnées de la cognition ancrent le fonctionnement cognitif dans l'expérience sensori-motrice impliquant le postulat que l'intégration multi-modale est un mécanisme participant directement à la cognition (Versace et al., 2014). Beaucoup d'études mettent en évidence le caractère essentiel de l'intégration multi-modale dans l'émergence de la cognition (voir e.g. Dabic et al., 2018 ; Rey et al., 2016 ; Riou et al., 2015), toutefois une modalité sensorielle souvent oubliée dans le domaine de la cognition incarnée, et qui concerne directement l'intégration de

l'information viscérale, est celle de l'intéroception (Connell et al., 2018). L'intéroception correspond à l'intégration cérébrale des signaux provenant de l'intérieur du corps, permettant aux afférences physiologiques pertinentes (i.e. lors d'une déviation d'un état homéostatique), en fonction des caractéristiques situationnelles, d'être intégrées dans le système cognitif pour guider adaptativement l'interaction avec l'environement (Garfinkel et al., 2015 ; Häfner, 2013 ; Herbert & Pollatos, 2012 ; Pezzulo & Cisek, 2016 ; Umeda et al., 2016). Selon les approches incarnées une afférence physiologique pertinente serait le potentiel physiologique d'action qui contraint la perception visuelle des possibilités d'action dans l'environnement (voir Proffitt, 2006). Une étude a par exemple montré que le port d'un sac à dos lourd limitant le potentiel physiologique d'action devrait limiter la perception de possibilités d'action conduisant à la perception d'une pente de colline comme plus pentue que lorsque le participant ne porte pas une telle charge (Bhalla & Proffitt, 1999). Ces travaux ont été difficilement répliqués (e.g. Durgin et al., 2009 ; Firestone, 2013). Cette difficulté de réplication est possiblement due à l'absence de la prise en compte de l'intégration intéroceptive dans ces travaux. Tout comme il est difficile pour un individu avec une mauvaise vision d'intégrer les détails d'un stimuli visuel, une mauvaise intéroception devrait conduire à une intégration incomplète du potentiel physiologique d'action (Magnon et al., 2021b). L'*Étude 3* teste si l'intégration intéroceptive de l'information cardiaque influence la perception visuelle liée à l'action (perception de l'angle d'une pente de colline) lors de la déviation d'un état homéostatique (i.e. potentiel physiologique d'action limité par le port d'un sac à dos lourd). Cette étude permet non seulement de tester à nouveau l'*Hypothèse 2* (la déviation d'un état hémostatique devrait demander des mécanismes d'autorégulation), elle précise la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition en introduisant le possible rôle clé du mécanisme de l'intégration intéroceptive sur les fonctions perceptives largement ignorées des modèles psychophysiologiques (voir chapitre 7).

8.2 Synthèse et discussion des résultats expérimentaux

L'*Étude 1* portait sur une tâche de prise de décision et plus particulièrement l'*Iowa Gambling Task* (IGT) qui est reconnue pour impliquer des processus d'auto-régulation (voir Bechara et al., 2005). Cette étude teste la relative contribution de l'auto-régulation en général (indexée par la variabilité du rythme cardiaque au repos) et celle de l'auto-régulation dans un contexte décisionnel spécifique (réactivité et récupération de la variabilité du rythme cardiaque, voir section 3.4 pour une présentation de ces indices) dans la prise de décision avantageuse. Les régressions bayésiennes montrent que la réactivité et la récupération de la variabilité du rythme cardiaque combinées composent le modèle statistique qui explique la prise de décision avantageuse significativement mieux que tout autre combinaison des indices de la variabilité du rythme cardiaque investigué, dont la mesure au repos. Le choix d'une analyse bayésienne était particulièrement intéressant pour comparer les différents modèles statistiques sur la base d'une graduation continue de la plausibilité de l'hypothèse alternative (H_1). Ces résultats supportent l'hypothèse que l'indice populaire souvent utilisé de la variabilité du rythme cardiaque au repos pour indexer l'auto-régulation générale, ne serait pas le meilleur prédicteur de la performance cognitive (bien que ici ces résultats peuvent difficilement s'étendre à d'autres fonctions cognitives que la prise de décision). La relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition serait donc dynamique. Elle pourrait aussi dépendre des caractéristiques situationnelles et, plus important, des contraintes que la situation impose sur l'organisme.

Dans l'Étude 2, la discrimination mnésique a été choisie pour manipuler l'importance des contraintes cognitives exercées par la tâche (voir Mille et al., 2021b ; Versace et al., 2014). La seule étude réalisée sur l'influence de la variabilité du rythme cardiaque sur la discrimination mnésique porte sur du matériel verbal et conclut qu'un niveau élevé de la variabilité du rythme cardiaque au repos prédit positivement la capacité à reconnaître des vrais souvenirs (mots appris) parmi

des faux (mots sémantiquement associés, voir Feeling et al., 2021). Dans cette étude, la proximité entre les leurres et les cibles, et par extension, le niveau de contraintes cognitives exercées par la tâche, n'a pas été directement manipulé. A l'inverse, dans l'*Étude 2* une tâche de discrimination mnésique sur du matériel visuel a été utilisée afin de manipuler la proximité entre la cible et le leurre (condition de Forte Distinctivité *vs.* condition de Faible Distinctivité) et donc les contraintes cognitives associées (voir Purkart et al., 2021). Une variabilité du rythme cardiaque élevée durant la tâche de discrimination mnésique prédisait de meilleures performances de discrimination mnésique uniquement dans la condition de Faible distinctivité. La variabilité du rythme cardiaque ne serait possiblement pas bénéfique à la discrimination mnésique (comme fonction cognitive), mais plutôt à des mécanismes cognitifs spécifiques mobilisés uniquement selon certaines conditions (i.e. contraintes cognitives élevées). Plus précisément, la variabilité du rythme cardiaque pourrait moduler des mécanismes cognitifs d'auto-régulation nécessaires pour lever l'ambiguïté générée par la proximité des traces mnésiques.

En plus de la prédiction d'une relation contextuelle (l'importance de l'adaptation cardiovasculaire *in situ*) et conditionnelle (une relation qui s'observe uniquement lorsque des mécanismes d'auto-régulation sont mobilisés par les contraintes situationnelles), les approches incarnées de la cognition conduisent à la prédiction que l'intégration intéroceptive de l'adaptation cardiovasculaire devrait participer à la cognition lors que les signaux intéroceptifs sont pertinents au regard de la situation présente (Magnon et al., 2021b). L'*Étude 3* teste l'hypothèse que les changements du potentiel physiologique d'action (e.g. porter un sac à dos lourd) devraient contraindre la perception des possibilités d'action dans l'environnement (e.g. percevoir l'angle d'une pente de colline, voir Proffitt, 2006 ; Varela et al., 1991 ; Witt, 2011 ; Witt & Proffitt, 2005). Les résultats de l'Étude 3 révèlent que l'intégration intéroceptive de l'activité cardiaque prédit positivement la surestimation de l'angle des pentes de colline uniquement lors du port d'un sac à dos lourd. La variabilité du rythme cardiaque n'a pas prédit significativement l'estimation de l'angle des pentes de colline, suggérant que c'est bien l'intégration intéroceptive du

potentiel d'action limité, et non pas directement le potentiel d'action en lui-même, qui participe à une perception adaptée. Cette étude suggère que l'intéroception serait un mécanisme d'intégration clé dans l'influence de la variabilité du rythme cardiaque sur les fonctions perceptives largement inexplorées dans les modèles psychophysiologiques.

De possibles mécanismes inhibiteurs dans un but d'auto-régulation

L'*Étude 2* et l'*Étude 3* indiquent que la variabilité du rythme cardiaque semble participer à la discrimination mnésique et à la perception visuelle liée à l'action respectivement uniquement dans certaines conditions (une faible distinctivité entre un leurre et une cible et le port d'un sac à dos lourd respectivement). Plus précisément, ces conditions correspondent à de fortes contraintes soit cognitives (ambiguïté générée par une forte proximité entre une perception présente et une trace en mémoire, voir Magnon et al., 2022e) soit intéroceptives (limitation du potentiel physiologique d'action, voir Magnon et al., 2022b) qui nécessiteraient la mobilisation de mécanismes d'auto-régulation pour une adaptation de l'organisme face à ces contraintes. Ces mécanismes d'auto-régulation pourraient être de nature exécutive et plus particulièrement correspondre à des mécanismes inhibiteurs permettant une mobilisation de ressources attentionnelles adaptées. En effet, la variabilité du rythme cardiaque prédit positivement les performances obtenues à des tâches mesurant les trois fonctions exécutives principales, la mise à jour en mémoire de travail, la flexibilité cognitive et l'inhibition cognitive (voir Magnon et al., 2022f). Cependant la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et les performances exécutives est significativement plus forte dans le cas de tâches mesurant l'inhibition cognitive et la flexibilité cognitive que dans le cas de tâches évaluant la mise à jour en mémoire de travail (pour une méta-analyse, voir Magnon et al., 2022f). De plus, il a été proposé que l'inhibition cognitive serait le mécanisme exécutif commun à l'ensemble des tâches exécutives (voir Miyake & Friedman, 2012). Cette observation est consistante avec le postulat que la variabilité du rythme cardiaque modulerait des mécanismes d'auto-régulation exerçant un contrôle inhibiteur.

Dans le cadre de l'*Étude 2*, une bonne performance de discrimination nécessite l'activation d'une trace spécifique (souvenir cible) de façon distincte d'une autre trace (le leurre proche). Les mécanismes inhibiteurs modulés par la variabilité du rythme cardiaque pourraient inhiber l'activation des traces en mémoire se chevauchant (partageant plusieurs composantes) pour favoriser l'activation de la trace cible (activation intra-trace selon le modèle Act-In, voir Versace et al., 2014) et permettre ainsi une discrimination correcte (e.g., pour un rôle de l'inhibition cognitive dans les processus mnéisques, voir Kumaran & McClelland, 2012). De façon similaire, des mécanismes inhibiteurs pourraient être impliqués dans des processus d'attention sélective favorisant l'émergence d'affordances (surestimation de l'angle d'une pente de colline) en accord avec l'intégration intéroceptive de l'information cardiaque indexant un potentiel d'action limité par les contraintes physiologiques imposées par le port d'un sac à dos lourd. Contrairement à l'*Étude 2* et l'*Étude 3*, l'*Étude 1* n'implique pas une manipulation des contraintes imposées par la tâche. Une relation positive est observée entre les modulations *in situ* de la variabilité du rythme cardiaque et la performance obtenue à l'*Iowa Gambling Task*. Ces résultats sont en accord avec de nombreuses études qui indiquent également une association positive entre la variabilité du rythme cardiaque et la prise de décision (Alacreu-Crespo et al., 2018 ; e.g., Forte et al., 2021 ; Herman et al., 2021 ; Magnon et al., 2022d ; Ramírez et al., 2015). Une revue systématique récente propose de nuancer cette relation suite à l'observation que la variabilité du rythme cardiaque prédit la performance à des tâches de prise de décision uniquement lorsque ces tâches impliquent de l'imprévisibilité (e.g. probabilités des conséquences variables) ou des risques (e.g. pertes d'argent virtuel) telles que l'*Iowa Gambling Task* (voir Forte et al., 2022). Ainsi, la variabilité du rythme cardiaque ne semble pas prédire la prise de décision en elle-même (la fonction cognitive) mais plutôt les performances à une tâche de prise de décision uniquement lorsqu'elle implique certaines contraintes cognitives (nécessitant des mécanismes d'auto-régulation). La variabilité du rythme cardiaque serait bénéfique à la performance cognitive uniquement

lorsque les contraintes cognitives (*Étude 1* et *Étude 2*) ou physiologiques (*Étude 3*) imposées par la tâche requièrent des mécanismes d'auto-régulation (inhibiteurs).

Limites et perspectives

Bien que ces résultats soient ici interprétés en considérant l'inhibition comme un potentiel mécanisme auto-régulateur, il est également possible d'expliquer les résultats obtenus dans ces trois études au regard de la définition traditionnelle du fonctionnement exécutif (Diamond, 2013). Par exemple, il est possible que, dans l'*Étude 2*, des processus de contrôle des ressources attentionnelles interviennent pour récupérer la source d'un souvenir (*source monitoring* voir Johnson et al., 1993 ; Mitchell & Johnson, 2009), plutôt que des processus d'activation des composantes sensori-motrices d'une trace spécifique (voir Versace et al., 2014). De même il est possible que l'*Étude 3*, tout comme l'*Étude 1*, implique des processus de prise de décision. Dans la tâche de perception de pentes de colline, il est demandé aux participants d'estimer l'angle d'une pente de colline affichée à l'écran. Il est possible que lors de cette tâche une prise de décision se fasse au moment de la réponse verbale, même si ces processus de prise de décision devraient être moins saillants que dans une tâche où des participants doivent faire un choix qui est associé à une conséquence importante au regard du but poursuivi dans la tâche, comme dans l'*Iowa Gambling Task*. Selon des modèles exécutifs de prise de décision, les fonctions exécutives sont impliquées dans l'évaluation des probabilités, la planification et l'application des stratégies de prise de décision, et l'utilisation du retour d'informations pour contrôler les stratégies et les réviser si nécessaire (Brand et al., 2006 ; Koechlin, 2014 ; voir Schiebener et al., 2014). Une interprétation sous le prisme du contrôle exécutif ne peut donc pas être exclue ici, et serait compatible avec les modèles en psychophysiologie tels que l'intégration neuroviscérale (Thayer et al., 2009) et le tank vagal (Laborde et al., 2018) qui soulignent l'association entre la variabilité du rythme cardiaque et le fonctionnement exécutif. Néanmoins, ces résultats supportent des hypothèses *ad hoc* dérivées des approches incarnées de la cognition étayant la proposition théorique avancée dans cette thése de doctorat.

Une autre limite des résultats de cette thèse de doctorat est que chacune de ces études reposent sur un paradigme différent et n'ont pas pour ambition de proposer des résultats robustes, mais plutôt d'apporter des premières données destinées à ouvrir des nouvelles portes dans l'étude de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition. Ces nouvelles portes viennent d'une grille de lecture originale, les approches incarnées de la cognition, qui ont permis de générer trois nouvelles hypothèses théoriques. Les résultats supportent ces hypothèses et soulignent alors (1) l'importance de considérer l'adaptation cardiovasculaire *in situ* dans la cognition, (2) plus particulièrement lorsque des mécanismes d'autorégulation sont nécessaires, et (3) suggèrent que l'intéroception serait un mécanisme d'intégration de l'adaptation cardiovasculaire impliqué dans les fonctions perceptives. Ces trois résultats peuvent donner lieu à de nouvelles perspectives de recherche et de nouvelles considérations dans la recherche actuelle en psychophysiologie. Par exemple, inclure des mesures de la variabilité du rythme cardiaque 5 minutes avant, pendant et après une tâche cognitive dans un protocole expérimental pourrait révéler des effets qui autrement ne seraient possiblement pas observés si seule la variabilité du rythme cardiaque au repos est considérée. Il est néanmoins important de nuancer l'interprétation et la généralisation des résultats des trois études qui composent cette thèse de doctorat, car elles présentent plusieurs faiblesses méthodologiques. Par exemple, la variabilité du rythme cardiaque n'est pas toujours mesurée de la même façon. Dans l'*Étude 1* et *3*, l'activité cardiaque est mesurée par le biais d'une ceinture Polar H10, qui disposent de 4 électrodes offrant une mesure électrocardiogramme très précise (Gilgen-Ammann et al., 2019). Dans l'*Étude 2*, la mesure de l'activité cardiaque a été réalisée via l'utilisation d'une montre Empatica E4 disposant un photopléthysmographe dont la sensibilité a été validée (Schuurmans et al., 2020). Bien que les mesures en photopléthysmographie et en électrocardiogramme semblent fortement corrélées lors de l'analyse de la variabilité du rythme cardiaque (Mirescu & Harden, 2012), l'utilisation d'un cardiofréquencemètre similaire entre les études aurait favorisé la comparaison des résultats. Cette différence dans l'utilisation de cardiofréquencemètres s'explique

par le fait que l'*Étude 2* était la première à être réalisée chronologiquement et que la montre Empatca E4 était facilement accessible pour cette étude. Pour les études suivantes, une mesure plus sensible a été privilégiée avec l'utilisation de la ceinture Polar H10. Concernant la méthodologie utilisée, dans l'*Étude 3*, bien que l'intéroception ait été mesurée par une tâche classiquement utilisée dans la recherche psychophysiologique (e.g. Umeda et al., 2016), la validité de cette tâche a été remise en question (Desmedt et al., 2020 ; Desmedt et al., 2018). Pour investiguer le rôle de l'intéroception dans la cognition avec une meilleure validité, de nouvelles méthodes plus précises pour évaluer l'intéroception pourraient être utilisées telles que les potentiels évoqués du rythme cardiaque (Al et al., 2020 ; voir Al et al., 2021).

Une autre limite est intrinsèque aux protocoles des études réalisées dans cette thèse. Cette thèse de doctorat a pour objectif d'étudier le rôle de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition. Comme la grande majorité des études portant sur cette question de recherche, les études rapportées ici sont de nature régressionnelle empêchant la vérification d'un lien de causalité (e.g. Freedman, 1997). Bien qu'il soit possible de donner une direction à l'association testée (choix du prédicteur et de la variable prédite), la direction choisie repose sur un postulat théorique qui n'est pas directement vérifié. Dans l'*Étude 1* et l'*Étude 3*, des régressions bayésiennes ont été utilisées alors que dans l'Étude 2 des régressions fréquentistes ont été privilégiées. Le choix de l'utilisation de régressions bayésiennes vient de la volonté de mettre en évidence le poids de certains facteurs (les modulations de la variabilité du rythme cardiaque dans l'*Étude 1* et l'intéroception dans l'*Étude 3*) par rapport à d'autres facteurs en utilisant un indice permettant de graduer de façon continue le niveau de preuves en faveur de l'hypothèse alternative (H_1). L'avantage des statistiques bayésiennes est de permettre de tester toutes les combinaisons possibles des variables d'intérêt dans des sous-modèles statistiques afin de vérifier quelle combinaison présente le degré d'adéquation le plus élevé par rapport à l'hypothèse testée (Bartlett & Keogh, 2018 ; Mulder & Olsson-Collentine, 2019). Plus précisément, cette approche statistique quantifie dans quelle mesure un modèle

est préférable à d'autres au lieu de vérifier si un modèle est significativement différent d'un autre (Wagenmakers et al., 2018). Dans l'*Étude 2*, il s'agit plutôt de vérifier si une relation (association entre la variabilité du rythme cardiaque et la discrimination ménisque) se maintenait selon différentes conditions (niveau de distinctivité Faible *vs.* Élevé), ce qui implique des analyses pour lesquelles les statistiques bayésiennes ne semblaient pas apportées un avantage spécifique. Bien qu'ils soient justifiés par la nature du protocole et contraints par les hypothèses testées, ces différents choix statistiques limitent la comparaison des résultats entre les études de cette thèse de doctorat.

Une autre façon d'investiguer le rôle de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition pourrait être la manipulation de la variabilité du rythme cardiaque pour en observer les conséquences cognitives. Ce type de protocole aurait offert un niveau de preuves plus important que des études régressionnelles. Par exemple, des techniques de respiration contrôlée qui modulent l'activité vagale (pour une revue, voir Russo et al., 2017 ; Sevoz-Couche & Laborde, 2022) pourraient être utilisées afin de tester l'amélioration de la variabilité du rythme cardiaque sur la cognition. Une étude indique que la respiration contrôlée serait susceptible d'améliorer la prise de décision (De Couck et al., 2019). Une autre étude rapporte un effet bénéfique de la respiration sur l'inhibition cognitive (Laborde et al., 2019). Il existe plusieurs résultats qui indiquent que la respiration contrôlée pourrait avoir des effets cognitifs sous-tendus par une modulation de l'activité cérébrale (pour une revue voir Zaccaro et al., 2018). Un projet connexe à de cette thèse de doctorat a permis de tester les effets de la respiration contrôlée sur la variabilité du rythme cardiaque et des variables psycho-affectives (gestion de l'anxiété, voir Magnon et al., 2021a). Les effets des exercices de respiration sont également en train d'être testés sur des variables psycho-linguitiques tel que l'accès lexical (voir la communication Magnon et al., 2022a). Dans le cadre d'un autre projet connexe en cours, la respiration contrôlée est comparée avec d'autres types d'interventions (i.e. stimulation cognitive et activité physique) dans le cadre d'un protocole interventionnel destiné à la prévention des difficultés cognitives chez des patients souffrants de pathologies chroniques

(voir Magnon et al., 2022c). En parallèle, un autre projet consiste à tester les effets de pratiques méditatives sur la variabilité du rythme cardiaque (Dutheil et al., 2023). Tous ces projets actuellement en cours ont pour but de proposer des interventions permettant d'améliorer la variabilité du rythme cardiaque, et *in fine*, d'en étudier les conséquences cognitives. Au-delà de la manipulation de la variabilité du rythme cardiaque, d'autres études ont récemment investigué la conséquence directe de la modulation de l'information cardiaque pendant une tâche cognitive sur la dynamique neuronale en lien avec les performances de la tâche. Par exemple, dans la continuité du débat sur la place de la réponse cardiovasculaire dans les émotions (voir la section 2.1 pour une présentation de ce débat), une étude, qui a combiné une mesure en électrocardiogramme et en électroencéphalogramme, indique que les modulations ascendantes de l'activité vagale précèdent la dynamique neuronale associée à la réponse émotionnelle et sont en corrélation avec le niveau d'*arousal* déclaré (Candia-Rivera et al., 2022).

8.3 Vers un modèle à deux voies du rôle de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition

Sur la base des résultats des trois études présentées dans cette thèse de doctorat, une perspective intégrative de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition peut être formulée sous la forme d'un modèle théorique à deux voies. Ce modèle s'appuie sur différents mécanismes et postulats dérivés d'autres cadres théoriques tels que le modèle de l'inférence active (Pezzulo & Cisek, 2016) et celui de l'inférence intéroceptive (Seth, 2013 ; Seth & Friston, 2016) qui proviennent du paradigme du codage prédictif (Clark, 2013 ; Friston, 2010 ; *predictive coding brain*, voir Friston, 2009 ; Knill & Pouget, 2004) et le modèle Act-In provenant des approches incarnées de la cognition (Versace et al., 2014).

Selon la théorie du codage prédictif, le cerveau tente constamment de modéliser la probabilité de ses propres états futurs, dans le but de minimiser l'"incertitude" ou l'"ambiguïté" (*entropy* en anglais) des entrées sensorielles (Friston, 2010). Plus

précisément, le système nerveux central est considéré comme un système hiérarchiquement et dynamiquement organisé (voir Badcock et al., 2019) où, à chaque niveau de traitement, les couches neurales supérieures tenteraient de prédire les causes latentes de l'entrée sensorielle provenant des couches neuronales inférieures (Feldman & Friston, 2010 ; Mumford, 1991). Ainsi, les neurones des niveaux supérieurs encoderaient des prédictions sur le signal sensoriel à venir, qui est continuellement comparé aux signaux effectifs provenant de l'activité neuronale des niveaux inférieurs du système nerveux central (Rao & Ballard, 1999). Grâce à cette comparaison continue, le système nerveux central renforcerait les prédictions existantes si correspondantes au signal entrant ou les actualiserait si elles ne correspondent pas (Friston, 2005). Lorsque les prédictions ne sont pas respectées, un signal d'erreur de prédiction serait renvoyé aux neurones qui codent les prédictions (e.g. D'Astolfo & Rief, 2017 ; Malekshahi et al., 2016). Ces boucles récursives de prédiction et de signaux d'erreur permettent en fin de compte à l'individu de maintenir des représentations actualisées de ses propres états internes et des stimuli externes environnants (pour une revue, voir Barrett & Simmons, 2015). Ce cadre théorique offre une possible interprétation des résultats obtenus dans les trois études présentées ici.

Par exemple, dans l'*Étude 1*, l'accumulation des conséquences (gains ou pertes d'argent virtuel) associées aux choix successifs (sélection d'un des 4 jeux de cartes) pourrait conduire à la formation d'un modèle prédictif favorisant une sélection des jeux de cartes favorable. Il y aurait alors une comparaison continue entre la prédiction (attente en termes de gains ou de pertes) et les informations sensorielles des résultats obtenus qui serait assurée par le cortex insulaire antérieur (voir Jessup et al., 2010). Ces prédictions intégreraient l'activité du système nerveux autonome (Seth, 2013). Ainsi, la réponse physiologique suite à une prise de décision (conséquence positive ou négative) pourrait alimenter le modèle prédictif afin de favoriser des décisions favorables. De même, dans l'*Étude 2*, l'écart entre un leurre et la trace mnésique pourrait causer une erreur de prédiction si cet écart est élevé. Le leurre serait alors reconnu comme nouveau, car différent de la prédiction (voir Reichardt et al., 2020). En revanche si l'écart entre le leurre et le souvenir en

mémoire est très faible, un chevauchement élevé de caractéristiques sensorielles entre le leurre et la trace en mémoire, le leurre pourrait alors ne pas être perçu comme différent (pour une interprétation des processus mnésiques sous l'angle du codage prédictif, voir Barron et al., 2020 ; Reichardt et al., 2020). La variabilité du rythme cardiaque étant une possible source d'information intéroceptive intégrée dans les prédictions pourrait participer à minimiser l'ambiguité entre la trace et le leurre pour une meilleure discrimination. Dans l'*Étude 3*, la surestimation de l'angle d'une pente de colline perçue pourrait venir de la comparaison continue entre un état intéroceptif actuel (port d'un sac à dos lourd) et les prédictions des potentiels d'action perçus (voir Pezzulo & Cisek, 2016 ; Seth, 2013). Le cortex insulaire serait une structure cérébrale impliquée dans la comparaison des prédictions venant d'états intéroceptifs antérieurs et de l'état intéroceptif actuel (Seth, 2013 ; Seth & Friston, 2016). L'état intéroceptif contraignant les capacités d'action pourrait causer une erreur de prédiction, un décalage entre l'affordance attendue et l'affordance réelle (voir Pezzulo & Cisek, 2016). Dans le cas d'une bonne intégration intéroceptive du potentiel d'action (indéxé par la variabilité du rythme cardiaque), la représentation perceptive serait modulée (par des mécanismes de boucles récursives, voir Barrett & Simmons, 2015) en accord avec l'affordance attendue (Pezzulo & Cisek, 2016).

Le cadre du codage prédictif est particulièrement intéressant pour préciser le lien entre les contraintes cognitives et les mécanismes d'auto-régulation supposés dans cette thèse de doctorat. Plus, précisément la notion d'*entropy* classiquement utilisée dans le codage prédictif pourrait expliquer la mobilisation de mécanismes d'auto-régulation lorsque la tâche implique de fortes contraintes (cognitives ou physiologiques). Les processus d'auto-régulation serviraient à réduire l'*entropy* (causé par la déviation d'une ligne de base) qui serait particulièrement importante lorsque la tâche implique des contraintes fortes (imprévisibilité des conséquences, chevauchement de traces mnésiques, réduction du potentiel physiologique d'action) dans un but de favoriser l'adaptation de l'organisme à la situation (Pezzulo et al., 2021 ; Pezzulo et al., 2015 ; voir Pezzulo & Cisek, 2016).

Bien que le codage prédictif soit compatible avec les approches incarnées (pour un essai sur la réunion de ces deux paradigmes, voir Versace, 2021), le modèle de mémoire incarnée Activation-Intégration (Act-In, voir Versace et al., 2014), qui propose l'existence de mécanismes d'activation et d'intégration dans le fonctionnement mnésique, offre une autre grille de lecture de ces résultats. Plus précisément, Act-In repose sur quatre grands principes provenant principalement des modèles à traces multiples de la mémoire (Hintzman, 1986 ; Logan, 1988 ; Whittlesea & Cantwell, 1987). (1) Les traces des expériences passées en mémoire refléteraient l'*intégration* de l'ensemble des composantes des expériences passées telles que les informations sensorielles ainsi que les informations motrices. (2) Ces traces sensori-motrices seraient distribuées ou "codées" directement dans les multiples réseaux neuronaux associés au traitement des composantes sensori-motrices des expériences vécues (pour une revue voir e.g. Neves et al., 2008). (3) Les connaissances émergeraient du couplage entre l'expérience présente et les traces des expériences passées. (4) Le cerveau est alors perçu comme un système de catégorisation par défaut qui se construit et évolue par accumulation de traces sensori-motrices, qui permettent l'émergence de connaissances catégorielles en *activant* les composantes communes d'expériences similaires (connaissances sémantiques provenant d'une activation inter-traces). A l'inverse, l'émergence de connaissances plus spécifiques (information épisodique) suppose l'activation des composantes d'une trace mnésique (activation intra-trace, voir Figure 8.1).

Dans le contexte de l'*Étude 1*, les participants prennent des décisions qui conduisent à des conséquences plaisantes (i.e. gains d'argent virtuel) ou déplaisantes (i.e. pertes d'argent virtuel) qui sont associées avec une activation physiologique particulière se reflétant dans la variabilité du rythme cardiaque. La perception de cette activation physiologique autonomique particulière pourrait être intégrée comme une composante de la trace en mémoire. Dans un contexte similaire, la composante physiologique réactiverait les conséquences associées (activation intra-trace) favorisant une réponse comportementale alternative (si les conséquences antérieures sont défavorables) ou similaire (si les conséquences antérieures sont favorables). Cette

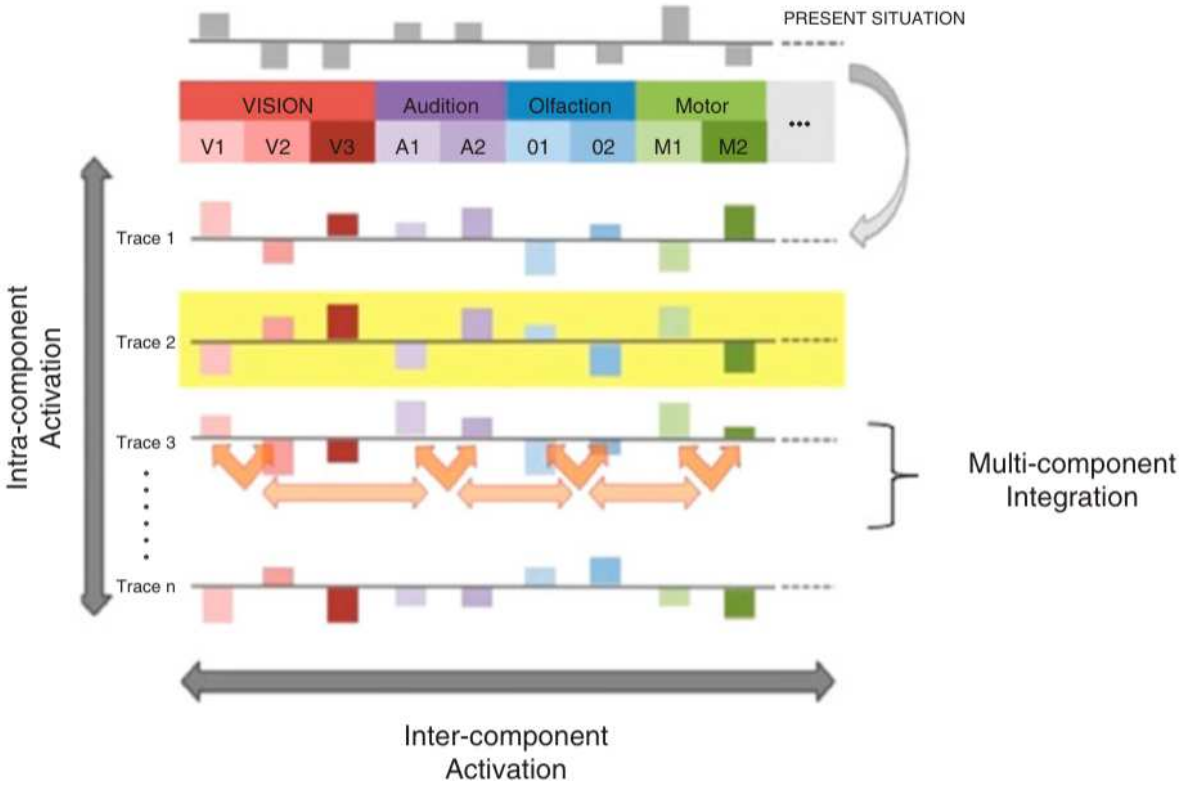

Figure 8.1 – Représentation schématique du modèle Act-In, avec la présence des différentes composantes sensori-motrices des expériences passées en colonnes et les traces des expériences passées en lignes (tirée de Versace et al., 2014).

perceptive est cohérente avec la proposition des marqueurs somatiques postulant que les signaux physiologiques associés aux conséquences de décision précédente guident la prise de décision dans un contexte similaire (Bechara et al., 2005 ; Damasio, 1996 ; Damasio, 1995). Dans l'*Étude 2*, la variabilité du rythme cardiaque prédit positivement la discrimination mnésique uniquement lorsque la proximité entre le leurre et la cible est élevée. Le modèle Act-In suppose que les représentations cognitives sont dynamiques et dépendent du couplage entre les traces antérieures et la perception présente (Versace et al., 2014). La variabilité du rythme cardiaque pourrait activer certains mécanismes cognitifs (d'auto-régulation) qui seraient susceptibles de moduler l'émergence de la représentation en réduisant l'ambiguïté qu'il existe entre la trace en mémoire et la perception présente (e.g. mécanisme d'inhibition). L'intégration du potentiel physiologique d'action dans l'*Étude 3* est également compatible avec Act-In. L'intéroception pourrait être une modalité sen-

sorielle complémentaire aux modalités extéroceptives (les cinq systèmes sensoriels, voir Chen et al., 2021) et pourrait être intégrée dans les traces mnésiques favorisant une émergence cognitive particulière. Lorsque le potentiel physiologique d'action est limité (port d'un sac à dos lourd), l'intégration intéroceptive pourrait contraindre l'émergence de la représentation de l'environnement immédiat et des affordances associées.

Ces différentes interprétations sont compatibles avec le modèle proposé dans la présente thèse de doctorat. Le rôle du cortex insulaire comme un centre intégrateur des signaux du nerf vague (spécifiant l'adaptation cardiovasculaire *in situ*) susceptible de modifier les prédictions provenant de l'inférence intéroceptive (Seth, 2013) et l'importance des mécanismes d'intégration sensori-motrices dans l'émergence des représentations cognitives dynamiques dans le modèle Act-In (Versace et al., 2014), en particulier, seront des mécanismes clés du modèle bien que le cadre intéprétatif et les terminologies utilisées puissent différer (e.g. la terminologie "représentations" sera utilisée plutôt que "prédictions"). Bien que le modèle théorique proposé dans la présente thèse s'appuie sur des mécanismes provenant des modèles d'inférence active (i.e. intégration intéroceptive dans la perception, voir Pezzulo & Cisek, 2016 ; Seth, 2013) et de Act-In (i.e. intégration des contraintes de la tâche, voir Versace et al., 2014), il se démarque également de ces modèles sur plusieurs éléments théoriques. Les modèles de l'inférence active s'appuient sur le codage prédictif en proposant que différentes opérations computationelles conduisent à des prédictions sur le signal sensoriel à venir (Friston, 2010), faisant d'un modèle théorique très propice particulièrement pour l'étude des fonctions perceptives (de-Wit et al., 2010 ; e.g. voir Song et al., 2021). Le modèle de la présente thèse, rend compte de l'existence de mécanismes cognitifs qui influencent l'émergence de représentations cognitives selon les contraintes contextuelles. Ces mécanismes ne sont pas postulés dans le codage prédictif (la comparaison des prédictions, basées sur les expériences sensorielles antérieures, au signal actuel est le principal mécanisme de la perception, voir Friston, 2009). De façon plus intégrative, ce modèle s'appuie aussi sur les mécanismes d'activation et intégration postulés par le modèle Act-In (Versace et

al., 2014), dont les prédictions vont au-delà des fonctions perceptives (Versace, 2021). Différemment de Act-In (Versace et al., 2014), ce présent modèle prend en compte l'intégration intéroceptive comme une composante des traces des expériences sensori-motrice. L'objectif de ce modèle est de spécifier l'interprétation de ces résultats sous la forme d'hypothèses précises et testables faisant référence à des mécanismes cognitifs.

8.3.1 Présentation du modèle

Cette section a pour but de proposer un nouveau modèle théorique de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition compatible avec les données accumulées dans le domaine de la psychophysiologie et qui propose une vision davantage intégrative que celle proposée par la théorie de l'intégration neuroviscérale (Thayer et al., 2009) ou celle du tank vagal (Laborde et al., 2018). Plus précisément, l'intégration neuroviscérale fournit les bases neuroanatomiques de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition (pour une méta-analyse, voir Thayer et al., 2012) et postule une relation "statique" entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition en considérant les capacités générales d'auto-régulation d'un organisme (i.e. variabilité du rythme cardiaque au repos, voir section 3.3). La perspective du tank vagal prend en compte, non seulement les capacités d'auto-régulation au repos, mais également les modulations de ces capacités dans le contexte d'une tâche en postulant une relation davantage "dynamique" entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition (Laborde et al., 2018). En intégrant les bases neurobiologiques de l'intégration neuroviscérale (Thayer et al., 2012 ; Thayer et al., 2009) et la relation dynamique postulée par la théorie du tank vagal (Laborde et al., 2018) sous une lecture incarnée de la cognition, le modèle proposé ici précise la relation dynamique entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition en proposant deux conditions à l'émergence de cette relation sur la base de mécanismes d'intégration et de mécanismes cognitifs d'auto-régulation.

Le modèle proposé ici s'ancre dans les approches incarnées de la cognition pour offrir une vision originale de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire

et la cognition. Ce cadre théorique postule l'existence de représentations cognitives dynamiques, dont l'émergence serait contrainte par des mécanismes cognitifs (Barsalou, 1999 ; Glenberg, 2010 ; Versace et al., 2014). Ce postulat est particulièrement intéressant dans le cadre de la vision dynamique de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition proposée par la théorie du tank vagal (Laborde et al., 2018). Si les représentations cognitives émergent d'un couplage sensori-moteur entre l'organisme et son environnement, alors la variabilité du rythme cardiaque, comme indice des capacités d'auto-régulation (Holzman & Bridgett, 2017 ; Reynard et al., 2011 ; Shaffer et al., 2014), devrait participer spécifiquement à la cognition durant ce couplage (Magnon et al., 2022d). Dans ce cas, la variabilité du rythme cardiaque *in situ* est l'indice le plus pertinent pour investiguer le rôle de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition. Ce postulat est appuyé par les résultats de l'*Étude 1* qui indiquent que le meilleur indice des capacités d'auto-régulation serait les modulations de la variabilité du rythme cardiaque pendant une tâche cognitive (Magnon et al., 2022d). Cette observation est congruente avec la théorie du tank vagal (Laborde et al., 2018). Le présent modèle a pour but de proposer les conditions nécessaires à cette relation dynamique entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition. Plus précisément, ce modèle souligne l'importance de l'intégration des contraintes d'une tâche en fonction du but poursuivi et de la possible implication de mécanismes d'auto-régulation face à ces contraintes.

Deux voies : une intégration extéroceptive ou une intégration intéroceptive des contraintes situationnelles

Toutes situations impliquent des contraintes (Bruineberg & Rietveld, 2014 ; Feldman & Friston, 2010 ; Friston, 2009 ; Selye, 1936). Certaines contraintes situationnelles peuvent être de nature cognitive telles que l'imprévisibilité des conséquences associées aux possibles choix dans une tâche de prise de décision (*Étude 1*) ou l'ambiguïté causée par le chevauchement entre deux traces mnésiques (*Étude 2*). Les contraintes cognitives associées à une tâche sont pertinentes uniquement que lorsqu'elles sont associées au but poursuivi par l'individu, elles font alors l'objet d'une intégration multimodale extéroceptive (informations sensorielles provenant

de la situation externe, voir Ceunen et al., 2016 ; Chen et al., 2021 ; Garfinkel et al., 2015). Par exemple, l'imprévisibilité des conséquences dans une tâche de prise de décision ne sont pertinentes que si les conséquences des décisions conditionnent la réussite de la tâche (e.g. maximiser les gains et réduire les pertes d'argent virtuel dans l'*Iowa Gambling Task*, voir Bechara et al., 2005). La variabilité du rythme cardiaque bénéficierait à la performance à la tâche cognitive que si ces contraintes sont bien intégrées et seulement si le niveau d'adaptation cardiovasculaire *in situ* est suffisant (i.e. un fonctionnement efficient du nerf vague, voir Laborde et al., 2018).

L'intégration se réfère à la qualité ou la force des liens entre les différents composants d'une situation au regard de l'objectif poursuivi (Versace et al., 2018). En d'autres termes, si un individu présente un déficit sensoriel (e.g. faible acuité visuelle) empêchant l'intégration efficiente des contraintes situationnelles alors les mécanismes d'auto-régulation modulés par l'adaptation cardiovasculaire *in situ* ne seraient plus nécessaires en l'absence de fortes contraintes décelées. Par exemple, dans le cadre de l'*Étude 2*, certains leurres visuels partagent une grande quantité de caractéristiques visuelles avec la cible (condition de Faible Distinctivité) imposant de fortes contraintes cognitives. Ce modèle à deux voies propose que la variabilité du rythme cardiaque serait associée à des mécanismes inhibiteurs essentiels pour l'auto-régulation (voir Hofmann et al., 2012) qui permettraient l'inhibition de l'activation des composantes similaires entre le leurre proche et la cible (activation inter-traces selon le modèle Act-In, voir Versace et al., 2014) et une meilleure activation de la trace correspondant au bon souvenir favorisant une bonne discrimination (activation intra-trace). Ces mécanismes inhibiteurs possiblement modulés par la variabilité du rythme cardiaque ne pourraient pas assurer l'inhibition de l'activation de caractéristiques similaires entre les traces si elles ne présentent pas une résolution sensorielle suffisante. Dans ce cas, les contraintes cognitives seraient plus faibles, car une activation inter-trace serait privilégiée due à l'absence de l'intégration des caractéristiques visuelles permettant de distinguer le leurre de la cible. En guise d'illustration, il a été proposé que les difficultés cognitives observées dans le vieillissement viendraient d'une moins bonne résolution des traces mnésiques due

à une dégradation sensorielle empêchant une intégration efficiente des différents composants des traces qui émergent d'une situation (Mille et al., 2021a ; voir Vallet, 2015). Ce modèle à deux voies prédit une première voie extéroceptive : une adaptation cardiovasculaire *in situ* efficiente permettrait de contraindre les représentations cognitives seulement si l'intégration extéroceptive de contraintes situationnelles, qui impliquent des mécanismes d'auto-régulation, est efficiente.

Au-delà de l'extéroception, des contraintes situationnelles peuvent aussi s'exercer sur des variables physiologiques telles que le potentiel physiologique d'action. Dans ce cas, l'intégration des contraintes est intéroceptive (Iodice et al., 2017 ; Pezzulo et al., 2015 ; informations provenant de l'intérieur du corps Pezzulo & Cisek, 2016). Le présent modèle s'appuie sur les approches incarnées de la cognition qui postulent l'existence d'un cycle perception-action (Varela et al., 1991 ; Versace et al., 2014), postulat qui s'avère congruent avec les modèles de l'inférence active du codage prédictif (Pezzulo & Cisek, 2016). De façon similaire à l'importance de l'intégration multimodale dans la perception proposée par Act-In (modèle qui ne prend pas en compte l'intéroception, voir Versace et al., 2014), le présent modèle propose que l'intégration intéroceptive du potentiel physiologique d'action aurait une conséquence directe sur la perception des affordances (possibilités d'action sur l'environnement, voir Magnon et al., 2021b). Le potentiel physiologique d'action peut être indexé par l'adaptation cardiovasculaire *in situ* (les modulations de l'activité vagale mesurées par la variabilité du rythme cardiaque). Les mécanismes d'auto-régulation inhibiteurs modulés par la variabilité du rythme cardiaque postulés ici pourraient contraindre l'émergence de la représentation des affordances environnantes uniquement si le potentiel physiologique d'action est d'abord bien intégré (tout comme une bonne intégration extéroceptive est nécessaire pour l'activation de la trace en mémoire de la cible dans l'*Étude 2*). En d'autres termes l'intéroception serait une modalité sensorielle dont l'acuité pourrait variée d'un individu à l'autre (Damasio & Carvalho, 2013 ; Garfinkel & Critchley, 2013) et serait une composante des représentations cognitives. Dans l'*Étude 3*, la surestimation de la pente (affordance limitée) est une perception particulièrement adaptée

au port d'un sac à dos lourd (potentiel physiologique d'action limité). Plus les participants présentent une bonne intégration intéroceptive, plus ils surestiment l'angle de la pente de colline dans la condition du port d'un sac à dos lourd. L'intéroception serait alors nécessaire à l'influence des contraintes imposées sur des variables physiologiques dans la perception liée à l'action. Seuls les signaux intéroceptifs pertinents (déviation d'un état homéostatique) devraient contraindre la perception car ils seraient essentiels pour guider perceptivement l'interaction avec le monde (e.g. éviter grimper en haut d'une colline en portant une charge lourde, chercher activement des ressources alimentaires) pour garder l'organisme dans un état homéstatique (e.g. prévenir un état de vulnérabilité, maintenir la satiété) et promouvoir l'auto-régulation (Pezzulo & Cisek, 2016). La seconde voie proposée par le présent modèle est donc intéroceptive : des contraintes importantes sur le potentiel physiologique d'action (causant une déviation d'un état homéostatique) mobiliseraient les mécanismes d'auto-régulation modulés par la variabilité du rythme cardiaque uniquement si l'intégration intéroceptive de ces contraintes est efficiente.

Synthèse du modèle à deux voies de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition

Ce modèle théorique peut alors être résumé en deux postulats :

L'adaptation cardiovasculaire in situ participe à la cognition uniquement (1) lorsque que les contraintes (physiologiques ou externes) sont bien intégrées (de façon intéroceptive ou extéroceptive), en fonction de l'objectif poursuivi, par le système cognitif et (2) lorsque ces contraintes intégrées sont suffisamment importantes pour impliquer des mécanismes d'auto-régulation.

Ce modèle offre la possibilité de générer des hypothèses précises et qui peuvent être mises à l'épreuve de données empiriques. Par exemple, une hypothèse possible serait : la variabilité du rythme cardiaque serait positivement associée à la discrimination mnésique uniquement lorsque que des mécanismes d'auto-régulation sont nécessaires (Faible Distinctivité entre le leurre et la cible) et que l'intégration extéroceptive est efficiente. Cette hypothèse peut être testée en reproduisant l'*Étude 2* avec une nouvelle condition en intra-sujet (pour maximiser la puissance statistique et la validité interne, voir Greenwald, 1976) qui consisterait à faire passer une version de la tâche de discrimination avec un dispositif réduisant l'acuité visuelle (lunettes simulant la presbytie) pour réduire la qualité des informations visuelles intégrées en lien avec le but poursuivi pendant la phase d'encodage seulement et une version de la tâche avec des lunettes sans verres correcteurs. Les deux versions de la tâche ainsi que les conditions concernant l'acuité visuelle (réduction *vs.* normale) seraient contrebalancées entre les participants pour éviter tout effet d'ordre. L'association positive entre la variabilité du rythme cardiaque et la discrimination mnésique dans la condition de Faible Distinctivité devrait s'observer uniquement lorsque l'intégration des caractéristiques de la tâche est préservée.

De même il serait possible de tester le rôle de l'intéroception dans la perception liée à l'action en comparant la performance d'individus présentant de bonnes capacités intéroceptives et celle d'une population ayant un déficit intéroceptif (e.g. des individus alexithymiques, voir Brewer et al., 2016) sur une tâche de perception similaire à celle proposée dans l'*Étude 3*, la tâche de perception de pentes géographiques. Une manipulation de l'intéroception offrirait un protocole susceptible

d'apporter un degré de preuves plus élevé. Cependant, la mesure de l'intéroception étant très complexe (e.g. Desmedt et al., 2022, 2018), la manipulation du niveau d'intéroception serait d'autant plus difficile a mettre en place. Une étude récente a proposé un protocole pour créer une illusion intéroceptive pour manipuler l'état intéroceptif perçu (Iodice et al., 2019). Toutefois cette manipulation implique plusieurs contraintes méthodologiques et techniques qui peuvent créer de nouvelles variables confondues. De même, il a été proposé que des pratiques méditatives (*mindfulness*) améliorent les capacités intéroceptives (Gibson, 2019 ; Magnon et al., 2021b), toutefois les protocoles longitudinaux peuvent introduire plusieurs variables confondues également (e.g. biais d'évènement historique, habitudes de vie non contrôlées Cook & Ware, 1983 ; Streeter et al., 2017). Une autre façon de tester ce modèle serait d'utiliser des méthodes reconnues pour améliorer la variabilité du rythme cardiaque telles que la respiration contrôlée (voir Sevoz-Couche & Laborde, 2022) ou des techniques de stimulation du nerf vague (voir Machetanz et al., 2021 ; pour des résultats opposés voir Wolf et al., 2021). Augmenter l'efficacité du nerf vague devrait permettre une meilleure adaptation cardiovasculaire *in situ* qui bénéficierait la performance cognitive uniquement lorsque la tâche impliquent des contraintes élevées (qui seraient bien intégrées).

8.3.2 Une lecture cognitive des résultats psychophyiologiques comportementaux de la relation entre variabilité du rythme cardiaque et la cognition

La contribution originale de ce modèle est d'offrir une grille de lecture en termes de mécanismes cognitifs et non de fonctions cognitives. Cette lecture de la cognition comme une série de mécanismes permettant la réalisation de différentes fonctions vient des approches incarnées de la cognition (Barsalou, 1999 ; Magnon et al., 2021b ; Mille et al., 2021b ; Versace et al., 2018 ; e.g. Wilson, 2002). Le postulat que l'adaptation cardiovasculaire participe à la cognition uniquement lorsque des mécanismes d'auto-régulation sont nécessaires est compatible avec les données collectées dans le champ de recherche de la psychophysiologie. Par exemple, beaucoup

de résultats empiriques indiquent une association positive entre la variabilité du rythme cardiaque et la prise de décision (Alacreu-Crespo et al., 2018 ; e.g., Forte et al., 2021 ; Herman et al., 2021 ; Magnon et al., 2022d ; Ramírez et al., 2015). Une revue systématique récente précise cette relation en révélant que la variabilité du rythme cardiaque prédit la performance à des tâches de prise de décision uniquement lorsque ces tâches impliquent de l'imprévisibilité (e.g. probabilités des conséquences variables) ou des risques (e.g. pertes d'argent virtuel, voir Forte et al., 2022), deux facteurs reconnus comme des contraintes cognitives importantes au regard de l'objectif poursuivi au cours de la tâche (pour une revue, voir Bland & schaefer, 2012). Ainsi, la variabilité du rythme cardiaque ne semble pas prédire la prise de décision en elle-même (la fonction cognitive) mais uniquement la performance à une tâche de prise de décision lorsque qu'elle implique certaines contraintes cognitives, qui nécessiteraient des mécanismes d'auto-régulation, en accord avec le modèle à deux voies de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition.

Les études portant sur la régulation émotionnelle impliquent des tâches d'auto-contrôle qui requièrent également des processus d'auto-régulation (voir Zahn et al., 2016), ce qui explique l'association robuste entre la variabilité du rythme cardiaque et la régulation émotionnelle dans la littérature (voir section 2.1.3). Concernant des fonctions moins "exécutives", de façon intéressante, les résultats mixtes obtenus sur la reconnaissance des visages émotionnels (voir section 2.1.2) sont aussi compatibles avec le modèle proposé ici. Les résultats les plus robustes concernent les protocoles utilisant des visages présentés en hautes fréquences spatiales reconnus comme difficiles à identifier (voir Mermillod et al., 2009). L'intégration des caractéristiques visuelles des visages de hautes fréquences constitue une possible contrainte uniquement en fonction du but de la tâche. Par exemple, la variabilité du rythme cardiaque semble être particulièrement associée à la reconnaissance des expressions émotionnelles faciales présentées en hautes fréquences lorsque le but de la tâche est de discriminer les visages qui expriment la peur de visages neutres (Park et al., 2012b). Ces résultats n'ont pas été retrouvés pour les autres conditions de fréquences spatiales indiquant que les hautes fréquences induiraient

des contraintes cognitives importantes lors de la discrimination des visages de peur (Park et al., 2012b). Ces contraintes pourraient impliquer des mécanismes d'auto-régulation lors de la réalisation de la tâche, ce qui expliquerait le lien positif entre la variabilité du rythme cardiaque et la discrimination d'expressions faciales émotionnelles spécifiquement dans cette condition. Par ailleurs, un projet connexe à cette thèse de doctorat, actuellement en cours, en collaboration avec une équipe de chercheurs affiliés à l'Université du Québec à Trois Rivières a pour but d'investiguer le rôle de la variabilité du rythme cardiaque dans la reconnaissance des expressions émotionnelles faciales en manipulant la proximité entre des visages leurres et visages cibles, ce qui devrait créer une condition de forte *vs.* faible contraintes cognitives.

Trop peu d'études existent sur la relation entre variabilité du rythme cardiaque et d'autres fonctions cognitives telles que le langage ou la méta-cognition pour proposer une lecture des données empiriques associées au regard du modèle à deux voies du rôle de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition. Néanmoins, ce modèle semble offrir une grille de lecture cohérente avec les données empiriques accumulées sur la relation entre la variabilité du rythme cardiaque et les fonctions exécutives, la mémoire épisodique (voir Magnon et al., 2022e), la prise de décision, la régulation émotionnelle et la reconnaissance des expressions faciales émotionnelles. Selon ce modèle, la nature de la fonction cognitive n'est pas un facteur qui rentre en jeu dans la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition. Le facteur clé serait plutôt la présence ou l'absence de fortes contraintes (qui mobilisent des mécanismes d'auto-régulation) associées à une tâche cognitive. Si la tâche cognitive ne nécessite pas ou peu de mécanismes d'auto-régulation (e.g., certaines tâches de mémoire de travail, voir Duschek et al., 2009), la variabilité du rythme cardiaque devrait peu ou ne pas prédire la performance cognitive associée à cette tâche. A l'inverse, la performance à des tâches impliquant des mécanismes d'auto-régulation (e.g., une tâche de prise de décision impliquant des risques, voir Forte et al., 2022) devrait être prédite par la variabilité du rythme cardiaque. Un point de nuance important à souligner est que la plus part des études ne mesurent que la variabilité du rythme cardiaque au repos ce qui limite la comparaison entre

les données psychophysiologiques et le modèle à deux voies du rôle de l'adaptation cardiovasculaire dans la cognition.

8.3.3 Une intégration dans les modélisations neurobiologiques de la relation cœur - cerveau

Les mécanismes cognitifs sont bien sûr contraints par les réseaux neuronaux (e.g. Badcock et al., 2019 ; Heyes, 2012). Il est alors important de vérifier que les mécanismes cognitifs proposés sont cohérents avec les modélisations actuelles neuroanatomiques et neurofonctionnelles de la relation cœur - cerveau. Le modèle de l'intégration neuroviscérale s'appuie sur le *Central Autonomic Network* (CAN) pour caractériser cette relation (Thayer et al., 2012 ; voir Thayer et al., 2009). Le CAN est vu comme un centre régulateur de l'activité du système nerveux autonome et, par extension, de l'activité cardiovasculaire (Benarroch, 1993 ; Sklerov et al., 2019 ; Thayer et al., 2012). L'activité du nerf vague permet la transmission d'informations ascendantes du centre cardiovasculaire jusqu'au CAN (Smith et al., 2017 ; Thayer et al., 2012 ; Thayer et al., 2009). L'activité vagale est même associée à une modulation de l'activité neuronale du CAN (Candia-Rivera et al., 2021). Une zone du CAN qui s'avère particulièrement associée à l'activité du nerf vague est le cortex préfrontal et plus spécifiquement la partie ventromédianne (voir Thayer et al., 2009). Comme les sous-régions ventromédianne et ventrolatérale du préfrontal sont associées à l'inhibition et à la flexibilité cognitive et que la sous-région dorsolatérale semble plutôt associée à la mémoire de travail (Gilbert & Burgess, 2008), ces observations neurobiologiques sont cohérentes avec les données comportementales qui indiquent que la variabilité du rythme cardiaque prédit davantage l'inhibition cognitive et la flexibilité cognitive que la mise à jour en mémoire de travail (voir Magnon et al., 2022f). Cette adéquation entre le niveau neurobiologique et le niveau comportemental étaye l'hypothèse défendu par le modèle à deux voies de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition selon laquelle des mécanismes d'auto-régulation inhibiteurs seraient modulés par la variabilité du rythme cardiaque (voir section 8.3.1).

Plusieurs versions du modèle de l'intégration neuroviscérale existent (Park & Thayer, 2014 ; Smith et al., 2017 ; Thayer et al., 2009 ; voir Thayer & Lane, 2000). Une des versions les plus récentes de ce modèle est celle de Smith et al. (2017) qui propose une extension du modèle initiale sous l'angle du codage prédictif (voir Figure 8.2). Dans cette nouvelle version, l'importance du cortex insulaire dans l'intégration intéroceptive est soulignée (Smith et al., 2017). De plus, une méta-analyse de 44 études en neuro-imagerie confirme le rôle clé du cortex insulaire dans le CAN comme centre intégrateur d'informations intéroceptives (voir Ferraro et al., 2022). Dans le modèle de l'intégration neuroviscérale étendu, l'intégration intéroceptive est associée au fonctionnement frontal qui correspondrait à des processus de "contrôle orientés vers un but requis pour réussir des tâches cognitives/attentionnelles exigeantes et des tâches de régulation volontaire des émotions connues pour engager les régions médianes et latérales du cortex préfrontal" (voir Smith et al., 2017).

Des projections prédictives descendantes sur les aires sensorielles sont également postulées par ce modèle (voir Figure 8.2). Le lien entre l'insula (associée à l'intégration intéroceptive), le préfrontal, notamment médian (impliqué dans les mécanismes d'auto-régulation) et les aires sensorielles supporte l'hypothèse selon laquelle l'intégration intéroceptive de la déviation d'un état hémostatique déclenche des mécanismes d'auto-régulation qui contraignent la perception liée à l'action (voir l'*Étude 3*). De plus, les aires sensorielles associées au CAN (temporales, pariétale et occipitales) sont impliquées plus largement dans l'intégration multimodale, c'est à dire la mise en lien d'informations de différentes modalités sensorielles par résonances des oscillations cérébrales (Bauer et al., 2020 ; pour des revues, voir Kanemura & Kitano, 2023). Un autre point de convergence entre les données neurobiologiques et le modèle à deux voies présenté ici vient du lien rapporté par l'extension du modèle de l'intégration neuroviscérale entre le cotex préfrontal et le lobe temporal médian (Smith et al., 2017). En congruence avec l'*Étude 2* (Magnon et al., 2022e), le lobe temporal médian serait impliqué dans la discrimination mnésique et plus particulièrement dans un processus qui permettrait la séparation des patrons (*patterns separation* en anglais, voir Kent et al., 2016) afin de réduire le

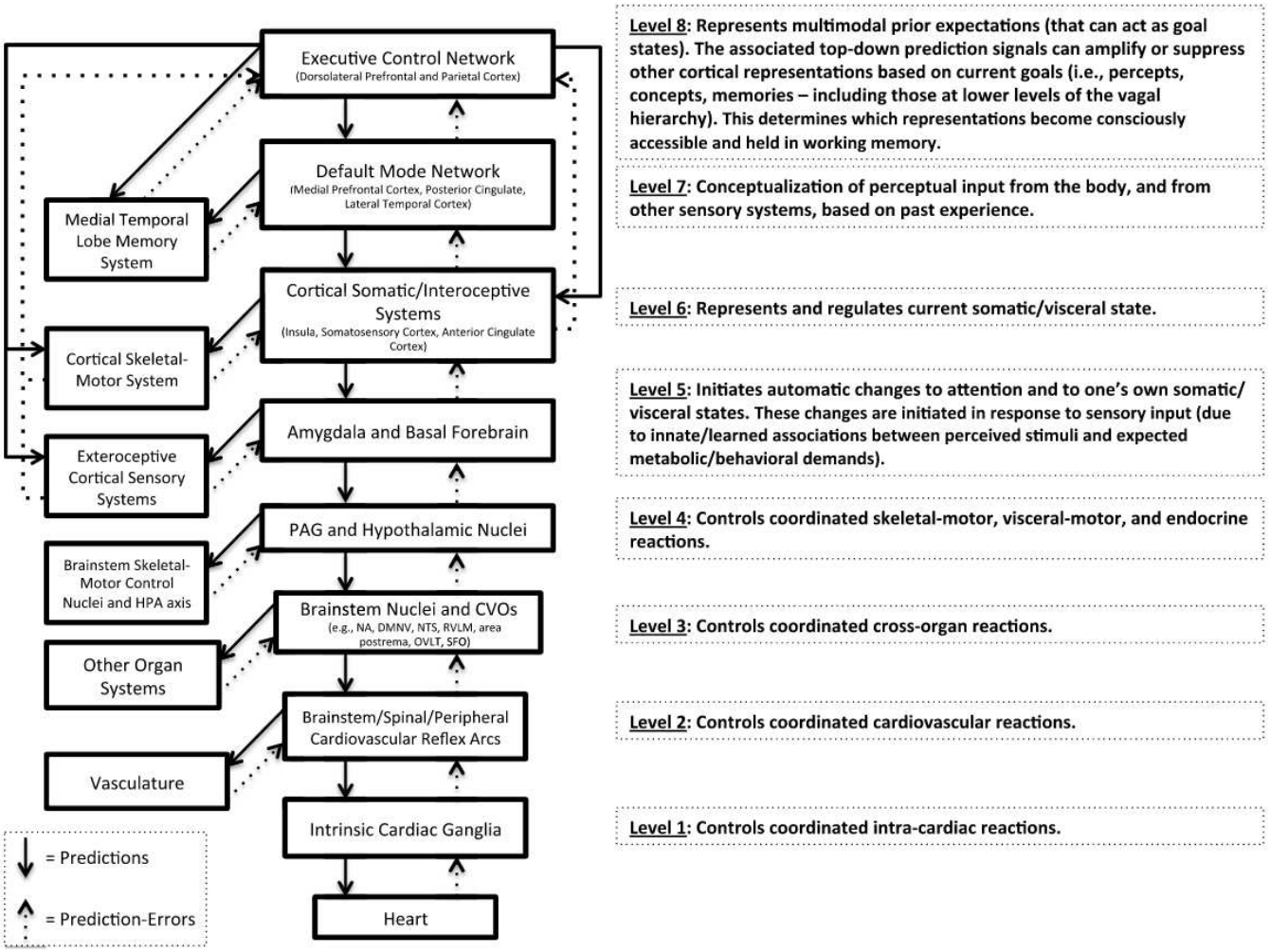

Figure 8.2 – Représentation schématique d'une extension des bases neurobiologiques du modèle de l'intégration neuroviscérale en prenant en compte le possible rôle de l'activité vagale dans l'intégration intéroceptive et exétéroceptive (tirée de Smith et al., 2017).

chevauchement entre les traces ménisques (Kent et al., 2016 ; Kirwan & Stark, 2007). Ces données neurobiologiques viennent corroborer l'hypothèse que la variabilité du rythme cardiaque module des mécanismes d'auto-régulation associés au cortex préfrontal qui favoriserait l'activation de traces mnésiques, dont la distinctivité serait en partie dépendante de l'activité du lobe temporal médian.

Ainsi, le modèle à double voies proposé dans la présente thèse de doctorat s'intègre bien dans les modélisations neurobiologiques de la relation cœur - cerveau. Les modèlisations les plus récentes rendent compte de (1) l'influence de l'activité du nerf vague sur les réseaux neuronaux préfrontaux (surtout ceux impliquant le cortex préfrontal médian) impliqués dans l'inhibition et la flexibilité cognitive (Friedman &

Robbins, 2021 ; Gilbert & Burgess, 2008 ; Salehinejad et al., 2021), (2) du possible rôle de l'activité du cortex insulaire associé à l'intégration intéroceptive (Craig, 2009 ; Damasio & Carvalho, 2013 ; Haruki & Ogawa, 2021) sur l'activité préfrontale et des projections prédictives associées sur les aires sensorielles, (3) de l'association des aires sensorielles impliquées dans l'intégration multimodale avec l'activité du CAN, (4) et de la relation entre le nerf vague, le cortex préfrontal et le lobe temporal médian (particulièrement impliqué dans les processus de discrimination mnésique voir Kent et al., 2016). Ces observations supportent les postulats du modèle à deux voies proposant que (1) la variabilité du rythme cardiaque module des mécanismes d'auto-régulation, (2) l'intégration intéroceptive de contraintes physiologiques conduirait à une modulation de la perception liée à l'action par des mécanismes d'auto-régulation, (3) une intégration extéroceptive de contraintes cognitives (e.g. des traces en mémoire qui se chevauchent) mobiliserait des mécanismes d'auto-régulation pour moduler les représentations cognitives émergentes (inhiber l'activation des composantes communes entre les traces).

8.3.4 L'épigénétique, un possible mécanisme clé dans la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition ?

"*Nothing in biology makes sense except in the light of evolution*" [1] (Dobzhansky, 1973).

Le modèle à deux voies de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition, en plus d'être compatible avec les modélisations neurobiologiques de la relation cœur - cerveau, s'intègre très bien dans les récentes avancées en biologie sur les perspectives évolutionnistes (Guerrero-Bosagna, 2017 ; Jablonka, 2016 ; Kampourakis & Minelli, 2014). Face à la question de l'origine de la cognition, l'explication évolutionniste prédominante des processus cognitifs dans les sciences cognitives se base sur leur optimisation possible de la valeur adaptative (Cosmides & Tooby, 2013 ; Durham, 1990 ; Lacquaniti et al., 2013). A l'inverse, un courant

1. "Rien n'a de sens en biologie, si ce n'est à la lumière de l'évolution".

plus récent propose que le processus évolutif fonctionne par *satisfaction* (adoption d'une trajectoire évolutive sous-optimale satisfaisante) plutôt que par *optimisation* (Guerrero-Bosagna, 2017 ; Magnon & Corbara, 2022). En d'autres termes, si une variation phénotypique (i.e. l'ensemble des caractéristiques biologiques déterminées par l'expression des gènes) survient et si elle n'est pas préjudiciable à la survie ou la reproduction, elle sera maintenue au cours de l'évolution (Guerrero-Bosagna, 2017 ; Kimura, 1977 ; Magnon & Corbara, 2022). Les processus évolutifs ne consistent plus en une trajectoire précise dans un objectif d'optimiser la valeur adaptative, mais plutôt en la multiplicité des trajectoires viables émergeant de l'interaction avec l'environnement. Passer de la "sélection optimale" à la "viabilité" a pour conséquence que la précision et la spécificité des traits morphologiques ou physiologiques, ou des capacités cognitives, sont sous-déterminées par les contraintes de la survie et de la reproduction, sans pour autant être spécifiées par ces dernières (Magnon & Corbara, 2022 ; voir Varela et al., 1991). Ce postulat est supporté par les avancées récentes en neurosciences qui indiquent que des mécanismes épigénétiques [2] au niveau neuronal confèrent aux neurones une capacité de reprogrammation "réversible", permettant une plasticité à de nombreux niveaux (anatomique, électrique, synaptique, voir Borrelli et al., 2008). L'épigénétique est une source d'explications pour la variabilité phénotypique en réintroduisant le rôle du développement et de l'environnement (Allis & Jenuwein, 2016 ; Henikoff & Greally, 2016). L'épigénétique est considérée comme le principal mécanisme sous-jacent de la plasticité phénotypique, i.e. le développement de phénotypes différents en fonction des conditions environnementales chez des individus génétiquement identiques (Duncan et al., 2014 ; Schlichting & Wund, 2014), même si la plasticité phénotypique ne conduit pas toujours à une optimisation de la valeur adaptative (Ho & Zhang, 2018).

Le système nerveux central est alors considéré comme un système hiérarchiquement organisé (plutôt que modulaire) de mécanismes neurocognitifs (plutôt que de

2. L'épigénétique est un néologisme, venant d'épigénèse et de génétique (du grec épi "au-dessus", signifiant "au-dessus des gènes") proposé pour la première fois en 1940 par le biologiste Cornrad H. Waddington, correspond à la régulation de l'expression génétique (activation ou désactivation de gènes) sous l'influence de l'environnement (Allis & Jenuwein, 2016 ; Goldberg et al., 2007).

fonctions cognitives unitaires) qui interagissent de manière dynamique et bidirectionnelle et dont le degré de spécialisation et d'intégration fonctionnelle varie par le biais de mécanismes épigénétiques (pour une revue, voir Badcock et al., 2019). La perspective selon laquelle les phénotypes (dont la dynamique neuronale) émergent de trajectoires viables provenant de l'interaction avec l'environnement, corrobore également le cycle perception-action provenant de la relation autopoïétique postulée par les approches incarnées de la cognition (Magnon & Corbara, 2022 ; Varela et al., 1991 ; Versace, 2021). Le couplage entre l'organisme et l'environnement conduit logiquement à une modulation de la physiologie suite aux interactions antérieures avec l'environnement et une modulation de la dynamique neuronale en conséquence de ces interactions, faisant de l'épigénétique le possible facteur clé de l'autopoïèse (pour une proposition théorique sur le rôle de l'épigéntique dans la cognition voir Magnon et al., 2021b ; Magnon & Corbara, 2022). L'épigénétique est possiblement le mécanisme permettant à l'activité du nerf vague d'influencer la dynamique neuronale cérébrale (O'Leary et al., 2018 ; Olsen et al., 2022 ; Sanders et al., 2019). Dans une récente étude, la stimulation du nerf vague a conduit à une altération des processus épigénétiques au niveau de l'hippocampe et des aires corticales sensorielles, ce qui a amené les auteurs à en conclure que ces processus épigénétiques expliqueraient l'influence de l'activité vagale sur les processus mnéisques (Sanders et al., 2019). L'accumulation ces observations sont compatibles avec plusieurs postulats du modèle à deux voies de la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition proposé dans la présente thèse de doctorat tels que l'existence de mécanismes cognitifs permettant l'adaptation à la situation, l'importance du couplage *in situ* entre l'organisme et l'environnement dans la dynamique cognitive, et le possible rôle de l'intégration intéroceptive et extéroceptive des contraintes situationnelles dans la mobilisation de mécanismes d'auto-régulation dans un but d'adaptation.

8.4 Conclusion

La présente thèse de doctorat avait pour objectif d'étudier dans quelle mesure et selon quelles conditions l'adaptation cardiovasculaire participe à la cognition. La relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition a déjà été la question de recherche de nombreuses études précédentes principalement dans le domaine des neurosciences (pour des revues, voir Azzalini et al., 2019 ; Candia-Rivera, 2022 ; Criscuolo et al., 2022) et dans celui de la psychophysiologie (Laborde et al., 2018 ; McCraty & Zayas, 2014 ; Porges, 2007 ; pour des revues, voir Thayer et al., 2009). L'indice reconnu et établi pour indexer l'adaptation cardiovasculaire, sous-tendue par l'activité du nerf vague (Holzman & Bridgett, 2017 ; Porges, 2009 ; Thayer & Sternberg, 2006), est la variabilité du rythme cardiaque (Shaffer et al., 2014 ; Thayer et al., 2012). L'originalité de cette thèse de doctorat consistait à proposer de réunir les données collectées sur la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition avec les approches incarnées de la cognition pour générer de nouvelles hypothèses qui ont fait l'objet des trois études présentées ici. Les approches incarnées de la cognition offrent une grille de lecture qui introduit la cognition comme étant ancrée dans un couplage sensori-moteur dynamique entre l'organisme et son environnement (Barsalou, 1999 ; Denis, 2021 ; Magnon et al., 2021b ; Mille et al., 2021b ; Versace et al., 2014 ; Versace et al., 2018 ; Wilson, 2002). La variabilité du rythme cardiaque comme indice d'adaptation cardiovasculaire devrait jouer un rôle dans la performance cognitive à une tâche, particulièrement durant le couplage entre l'organisme et cette tâche. Ainsi, les modulations de variabilité du rythme cardiaque *in situ* prédiraient davantage les performances à une tâche cognitive que la variabilité du rythme cardiaque au repos (*Hypothèse 1*). Cette hypothèse a été testée dans l'*Étude 1* qui indique que les modulations de la variabilité du rythme cardiaque lors d'une tâche cognitive (réactivité et récupération de la variabilité du rythme cardiaque) prédisent davantage la performance à une tâche de prise de décision que la variabilité du rythme cardiaque au repos.

Les approches incarnées de la cognition postulent également l'existence de mécanismes cognitifs mobilisés lors du couplage entre l'organisme et certaines contraintes situationnelles dans un objectif d'adaptation de l'organisme à l'environnement (Gibson, 1979 ; Magnon et al., 2021b ; Versace et al., 2018 ; Wilson, 2002). La variabilité du rythme cardiaque, comme indice des capacités d'auto-régulation pourrait participer à la cognition que lorsque la tâche entraîne des contraintes stituationnelles suffisamment élevées. La variabilité du rythme cardiaque prédirait la cognition uniquement lorsque la situation présente demande des processus d'auto-régulation (*Hypothèse 2*). En manipulant la distinctivité entre des stimulus visuels à reconnaître (cibles) et des leurres, l'association entre la variabilité du rythme cardiaque et les performances à la tâche de discrimination mnésique a pu être testée dans l'*Étude 2* en condition de faibles contraintes cognitives (Forte Distinctivité) et de fortes contraintes cognitives (Faible Distinctivité). Les résultats révèlent que la variabilité du rythme cardiaque prédit positivement la performance mnésique uniquement dans la condition de Faible Distinctivité. Les capacités d'auto-régulation sont donc essentielles au couplage entre l'organisme et de son environnement (Magnon et al., 2021b). Les approches inacrnées conduisent également à la prédiction que l'intégration de ces capacités devrait moduler la perception de l'environnement liée à l'action (Magnon et al., 2021b ; Proffitt, 2006). L'intégration intéroceptive de l'information cardiaque devrait permettre l'influence de l'adaptation cardiovasculaire *in situ* sur la perception visuelle liée à l'action lors de la déviation d'un état homéostatique (potentiel physiologique d'action limité, *Hypothèse 3*). Cette hypothèse a pu être testée dans l'*Étude 3* qui indique que l'intégration intéroceptive d'un potentiel physiologique d'action limité, lors du port d'un sac à dos lourd, prédit une surestimation de l'angle de pente de collines (perception d'affordances limitée).

Ces résultats empiriques pourraient s'interpréter au regard d'un modèle à deux voies qui propose que l'adaptation cardiovasculaire *in situ* participe à la cognition uniquement (1) lorsque la situation implique une intégration extéroceptive de contraintes cognitives (*voie 1*) ou une intégration intéroceptive de contraintes

physiologiques (*voie 2*), et (2) lorsque ces contraintes requièrent des mécanismes d'auto-régulation pour la réalisation de la tâche. Cependant, ces résultats viennent d'études présentant plusieurs faiblesses méthodologiques importantes qui limitent leur généralisation. De futures études sont nécessaires pour répliquer et étayer ces résultats. Ces travaux de thèse permettent d'ouvrir de nouvelles portes sous la forme d'hypothèses de recherche novatrices portant sur les mécanismes impliqués dans la relation entre l'adaptation cardiovasculaire et la cognition. L'exploration de ces hypothèses pourrait conduire à l'optimisation d'applications destinées à améliorer l'adaptation cardiovasculaire (e.g. la respiration contrôlée, la stimulation du nerf vague) et par extension le fonctionnement cognitif.

Finalement, en référence à la citation de Pascal au commencement de cette thèse de doctorat qui propose une séparation nette entre le cœur et la cognition, il est possible que le cœur ait bien des raisons de participer à "la raison".

Appendices

A

Première Annexe : Liste des publications

Au cours de ce cursus universitaire, 17 articles ont été acceptés et publiés dans des revues scientifiques (avec évaluation par les pairs), dont 11 que j'ai principalement rédigés (premier auteur). En voici la liste :

— **Magnon, V.**, Dutheil, F., Chausse, P., & Vallet, G. T. (2022). Mind your heart to bear the weight : Cardiac interoception predicts action-related visual perception when wearing a heavy backpack. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 17470218221145932.

— Dutheil, F., Parreira, L. M., Pereira, B., Baldet, M., Marson, F., Chabaud, C., Blot, M., Baker, J. S., Zak, M., Vallet, G., **Magnon, V.**, Clinchamps, M., & Altun, S. (2023). SOphrology Intervention to Improve WELL-Being in Hospital Staff (SO-WELL) : Protocol for a Randomized Controlled Trial Study. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 20(2), 2.

— Mille, J., **Magnon, V.**, Izaute, M., Chausse, P., Dutheil, F., & Vallet, G. T. (accepted). First steps toward the French validation of the Memory Binding Test (fMBT) : Adaptation,convergent validity and application to normal aging. Manuscript submitted for publication. *Topic in Cognitive Psychology.*

— Brusseau, V., Tauveron, I., Bagheri, R., Ugbolue, U. C., **Magnon, V.**, Bouillon-Minois, J.-B., … Dutheil, F. (2022). Effect of Hyperthyroidism Treatments on Heart Rate Variability : A Systematic Review and Meta-Analysis. *Biomedicines*, *10*(8), 1982.

— **Magnon, V.**, & Corbara, B. (2022). When the "satisficing" is the new "fittest" : How a proscriptive definition of adaptation can change our view of cognition and culture. *The Science of Nature*, *109*(5), 42.

— **Magnon, V.**, Vallet, G. T., Benson, A., Mermillod, M., Chausse, P., Lacroix, A., … Dutheil, F. (2022). Does heart rate variability predict better executive functioning ? A systematic review and meta-analysis. *Cortex*.

— **Magnon, V.**, Dutheil, F., & Vallet, G. T. (2022). The heart to make the right choice : Vagal (re)activity and recovery predict advantageous decision-making. *Physiology & Behavior*, *254*, 113911.

— **Magnon, V.**, Dutheil, F., Tauveron, I., Mille, J., Baker, J. S., Brusseau, V., … Vallet, G. T. (2022). Does an increase in physiological indexes predict better cognitive performance : The PhyCog randomised cross-over protocol in type 2 diabetes. *BMJ Open*, *12*(7), e060057.

— Brusseau, V., Tauveron, I., Bagheri, R., Ugbolue, U. C., **Magnon, V.**, Navel, V., … Dutheil, F. (2022). Heart rate variability in hypothyroid patients : A systematic review and meta-analysis. *PLOS ONE*, *17*(6), e0269277.

— **Magnon, V.**, Mille, J., Purkart, R., Izaute, M., Chausse, P., Dutheil, F., & Vallet, G. T. (2022). When does vagal activity benefit to the discrimination of highly overlapping memory traces ? *International Journal of Psychophysiology*, *177*, 61–66.

— Brusseau, V., Tauveron, I., Bagheri, R., Ugbolue, U. C., **Magnon, V.**, Bouillon-Minois, J.-B., Navel, V., & Dutheil, F. (2022). Heart Rate Variability in Hyperthyroidism : A Systematic Review and Meta-Analysis. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, *19*(6), 3606.

— **Magnon, V.**, Dutheil, F., & Vallet, G. T. (2021). Benefits from one session of deep and slow breathing on vagal tone and anxiety in young and older adults. *Scientific Reports*, *11*(1), 19267.

— **Magnon, V.**, Vallet, G. T., Dutheil, F., & Auxiette, C. (2021). Sedentary lifestyle matters as past sedentariness, not current sedentariness, predicts cognitive inhibition performance among college students : An exploratory study. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, *18*(14), 7649.

— **Magnon, V.**, Mille, J., Dutheil, F., & Vallet, G. (2021). "Mettre du ceour/-corps à l'ouvrage" : Une approche psycho-physiologique de la cognition incarnée. *Intellectica*, *74*, 51-78.

— Mille, J., **Magnon, V.**, Versace, R., & Vallet, G. (2021). Les "sens" de la mémoire". *Intellectica*, *74*, 185-209.

— **Magnon, V.**, Dutheil, F., & Auxiette, C. (2018). Sedentariness : A need for a definition. *Frontiers in Public Health*, *6*, 1-4.

— **Magnon, V.**, Vallet, G. T., & Auxiette, C. (2018). Sedentary behavior at work and cognitive functioning : A systematic review. *Frontiers in Public Health*, *6*, 1-14.

B

Deuxième Annexe : Cardiofréquencemètres utilisés

Figure B.1 – Représentation de la ceinture Polar H10 utilisée dans la première et troisième étude de cette thèse de doctorat

Figure B.2 – Représentation de la montre Empatica E4 utilisée dans la seconde étude de cette thèse de doctorat

C

Troisième Annexe : Stimuli de la tâche de discrimination ménsique

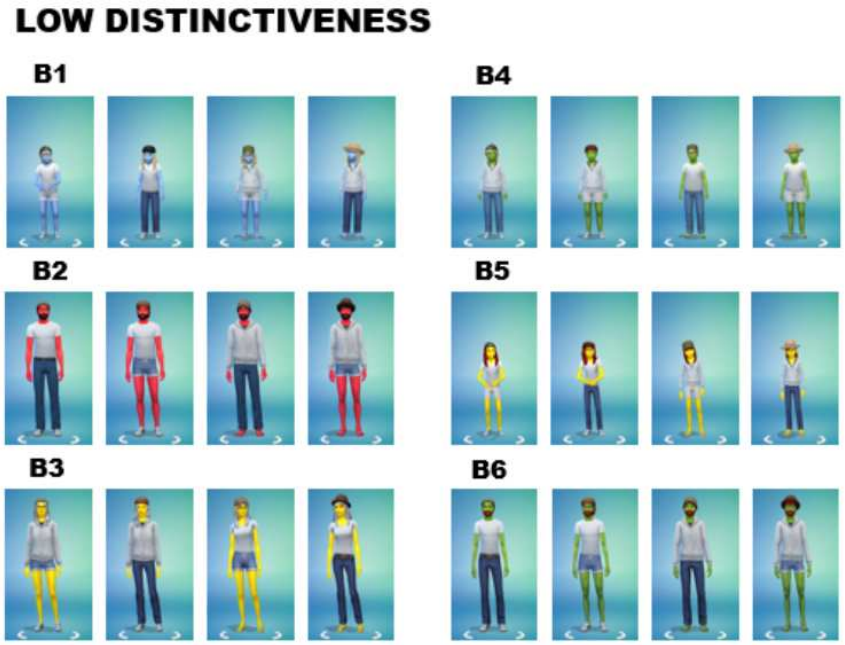

Figure C.1 – Exemples d'items dans la condition de faible distinctivité de la tâche de discrimination ménsique

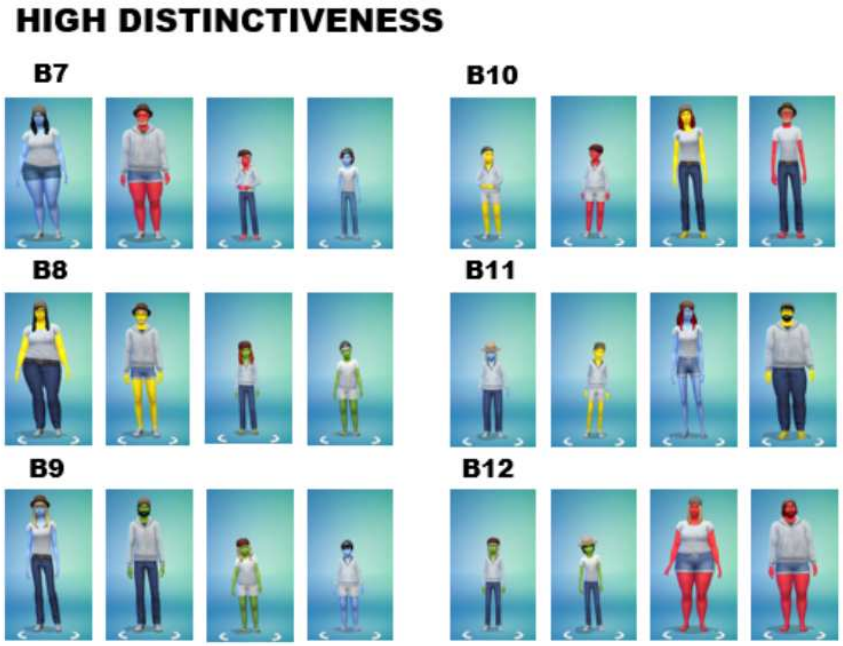

Figure C.2 – Exemples d'items dans la condition de forte distinctivité de la tâche de discrimination ménsique

D

Quatrième Annexe : Stimuli de la tâche de perception de pentes de collines

Figure D.1 – Exemples d'items de la tâche de perception visuelle liée à l'action

Bibliographie

Adolphs, R. (2013). The biology of fear. *Current Biology*, *23*(2), R79–R93. https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.11.055

Al, E., Iliopoulos, F., Forschack, N., Nierhaus, T., Grund, M., Motyka, P., Gaebler, M., Nikulin, V. V., & Villringer, A. (2020). Heart–brain interactions shape somatosensory perception and evoked potentials. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(19), 10575–10584. https://doi.org/10.1073/pnas.1915629117

Al, E., Iliopoulos, F., Nikulin, V. V., & Villringer, A. (2021). Heartbeat and somatosensory perception. *NeuroImage*, *238*, 118247. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2021.118247

Alacreu-Crespo, A., Costa, R., Abad-Tortosa, D., Salvador, A., & Serrano, M. Á. (2018). Good decision-making is associated with an adaptive cardiovascular response to social competitive stress. *Stress*, *21*(6), 528–537. https://doi.org/10.1080/10253890.2018.1483329

Alba, G., Vila, J., Rey, B., Montoya, P., & Muñoz, M. Á. (2019). The relationship between heart rate variability and electroencephalography functional connectivity variability is associated with cognitive flexibility. *Frontiers in Human Neuroscience*, *13*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnhum.2019.00064

Aldao, A., Sheppes, G., & Gross, J. J. (2015). Emotion Regulation Flexibility. *Cognitive Therapy and Research*, *39*(3), 263–278. https://doi.org/10.1007/s10608-014-9662-4

Allis, C. D., & Jenuwein, T. (2016). The molecular hallmarks of epigenetic control. *Nature Reviews Genetics*, *17*(8), 487–500. https://doi.org/10.1038/nrg.2016.59

Appelhans, B. M., & Luecken, L. J. (2006). Heart Rate Variability as an Index of Regulated Emotional Responding. *Review of General Psychology*, *10*(3), 229–240. https://doi.org/10.1037/1089-2680.10.3.229

Azzalini, D., Rebollo, I., & Tallon-Baudry, C. (2019). Visceral signals shape brain dynamics and cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, *23*(6), 488–509. https://doi.org/10.1016/j.tics.2019.03.007

Badcock, P. B., Friston, K. J., Ramstead, M. J. D., Ploeger, A., & Hohwy, J. (2019). The hierarchically mechanistic mind : an evolutionary systems theory of the human brain, cognition, and behavior. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *19*(6), 1319–1351. https://doi.org/10.3758/s13415-019-00721-3

Baden, T., Euler, T., & Berens, P. (2020). Understanding the retinal basis of vision across species. *Nature Reviews Neuroscience*, *21*(1), 5–20. https://doi.org/

10.1038/s41583-019-0242-1

Badilini, F., & Sarapa, N. (2006). Implications of methodological differences in digital electrocardiogram interval measurement. *Journal of Electrocardiology*, *39*(4, Supplement), S152–S156. https://doi.org/10.1016/j.jelectrocard.2006.05.030

Baron-Cohen, S., Wheelwright, S., Hill, J., Raste, Y., & Plumb, I. (2001). The "Reading the Mind in the Eyes" Test revised version : a study with normal adults, and adults with Asperger syndrome or high-functioning autism. *Journal of Child Psychology and Psychiatry, and Allied Disciplines*, *42*(2), 241–251.

Barrett, L. F., Mesquita, B., Ochsner, K. N., & Gross, J. J. (2007). The experience of emotion. *Annual Review of Psychology*, *58*, 373–403. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.58.110405.085709

Barrett, L. F., & Simmons, W. K. (2015). Interoceptive predictions in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, *16*(7), 419–429. https://doi.org/10.1038/nrn3950

Barron, H. C., Auksztulewicz, R., & Friston, K. (2020). Prediction and memory : A predictive coding account. *Progress in Neurobiology*, *192*, 101821. https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2020.101821

Barsalou. (1999). Perceptual symbol systems. *Behav Brain Sci*, *22*(4), 577609 ; discussion 610660.

Barsalou, L. (2003). Situated simulation in the human conceptual system. *Language and Cognitive Processes*, *18*(5-6), 513–562. https://doi.org/10.1080/01690960344000026

Barsalou, L. W. (2010). Grounded cognition : Past, present, and future. *Topics in Cognitive Science*, *2*(4), 716–724. https://doi.org/10.1111/j.1756-8765.2010.01115.x

Barsalou, L. W. (2008). Grounded cognition. *Annu Rev Psychol*, *59*, 617645. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.59.103006.093639

Bartlett, J. W., & Keogh, R. H. (2018). Bayesian correction for covariate measurement error : A frequentist evaluation and comparison with regression calibration. *Statistical Methods in Medical Research*, *27*(6), 1695–1708. https://doi.org/10.1177/0962280216667764

Bauer, A.-K. R., Debener, S., & Nobre, A. C. (2020). Synchronisation of Neural Oscillations and Cross-modal Influences. *Trends in Cognitive Sciences*, *24*(6), 481–495. https://doi.org/10.1016/j.tics.2020.03.003

Baumeister, R. F., Vohs, K. D., & Tice, D. M. (2007). The Strength Model of Self-Control. *Current Directions in Psychological Science*, *16*(6), 351–355. https:

//doi.org/10.1111/j.1467-8721.2007.00534.x

Bayes, T., & Price, null. (1763). LII. An essay towards solving a problem in the doctrine of chances. By the late rev. Mr. Bayes, f. R. S. Communicated by mr. Price, in a letter to john canton, a. M. F. R. s. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, *53*, 370–418. https://doi.org/10.1098/rstl.1763.0053

Beauchaine, T. P., Gatzke-Kopp, L., & Mead, H. K. (2007). Polyvagal theory and developmental psychopathology : Emotion dysregulation and conduct problems from preschool to adolescence. *Biological Psychology*, *74*(2), 174–184. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2005.08.008

Bechara, A., Damasio, A. R., Damasio, H., & Anderson, S. W. (1994). Insensitivity to future consequences following damage to human prefrontal cortex. *Cognition*, *50*(1-3), 7–15. https://doi.org/10.1016/0010-0277(94)90018-3

Bechara, A., Damasio, H., & Damasio, A. R. (2000). Emotion, decision making and the orbitofrontal cortex. *Cerebral Cortex*, *10*(3), 295–307. https://doi.org/10.1093/cercor/10.3.295

Bechara, A., Damasio, H., Tranel, D., & Damasio, A. R. (2005). The Iowa Gambling Task and the somatic marker hypothesis : some questions and answers. *Trends in Cognitive Sciences*, *9*(4), 159–162. https://doi.org/10.1016/j.tics.2005.02.002

Beckers, F., Ramaekers, D., & Aubert, A. E. (2001). Approximate Entropy of Heart Rate Variability : Validation of Methods and Application in Heart Failure. *Cardiovascular Engineering : An International Journal*, *1*(4), 177–182. https://doi.org/10.1023/A:1015212328405

Bedell, W., & Kaszkin-Bettag, M. (2010). Coherence and health care cost–RCA actuarial study : a cost-effectiveness cohort study. *Alternative Therapies in Health and Medicine*, *16*(4), 26–31.

Beer, R. D. (2000). Dynamical approaches to cognitive science. *Trends in Cognitive Sciences*, *4*(3), 91–99. https://doi.org/10.1016/S1364-6613(99)01440-0

Beffara, B. (2016). *Variabilité cardiaque de haute fréquence et comportements prosociaux : Approche causale de la théorie polyvagale* [PhD thesis]. https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01691751

Benarroch, E. E. (1993). The central autonomic network : functional organization, dysfunction, and perspective. *Mayo Clinic Proceedings*, *68*(10), 988–1001. https://doi.org/10.1016/s0025-6196(12)62272-1

Benichou, T., Pereira, B., Mermillod, M., Tauveron, I., Pfabigan, D., Maqdasy, S., & Dutheil, F. (2018). Heart rate variability in type 2 diabetes mellitus : A systematic review and meta–analysis. *PLOS ONE*, *13*(4), e0195166. https:

//doi.org/10.1371/journal.pone.0195166

Bernardi, L., Valle, F., Coco, M., Calciati, A., & Sleight, P. (1996). Physical activity influences heart rate variability and very-low-frequency components in holter electrocardiograms1. *Cardiovascular Research*, *32*(2), 234–237. https://doi.org/10.1016/0008-6363(96)00081-8

Berntson, G. G., & Cacioppo, J. T. (1999). Heart Rate Variability : A neuroscientific perspective for further studies. *Cardiac Electrophysiology Review*, *3*(4), 279–282. https://doi.org/10.1023/A:1009920002142

Berntson, G. G., Lozano, D. L., & Chen, Y.-J. (2005). Filter properties of root mean square successive difference (RMSSD) for heart rate. *Psychophysiology*, *42*(2), 246–252. https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2005.00277.x

Bhalla, M., & Proffitt, D. R. (1999). Visual-motor recalibration in geographical slant perception. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, *25*(4), 10761096.

Billman, G. E. (2013). The LF/HF ratio does not accurately measure cardiac sympatho-vagal balance. *Frontiers in Physiology*, *4*. https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00026

Billman, G. E. (2011). Heart rate variability - a historical perspective. *Frontiers in Physiology*, *2*, 86. https://doi.org/10.3389/fphys.2011.00086

Bland, A., & schaefer, alexandre. (2012). Different varieties of uncertainty in human decision-making. *Frontiers in Neuroscience*, *6*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnins.2012.00085

Bonanno, G. A., & Burton, C. L. (2013). Regulatory Flexibility : An Individual Differences Perspective on Coping and Emotion Regulation. *Perspectives on Psychological Science : A Journal of the Association for Psychological Science*, *8*(6), 591–612. https://doi.org/10.1177/1745691613504116

Borg, C., Chouchou, F., Dayot-Gorlero, J., Zimmerman, P., Maudoux, D., Laurent, B., & Michael, G. A. (2018). Pain and emotion as predictive factors of interoception in fibromyalgia. *Journal of Pain Research*, *11*, 823–835. https://doi.org/10.2147/JPR.S152012

Borrelli, E., Nestler, E. J., Allis, C. D., & Sassone-Corsi, P. (2008). Decoding the epigenetic language of neuronal plasticity. *Neuron*, *60*(6), 961–974. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2008.10.012

Bracha, H. S. (2004). Freeze, Flight, Fight, Fright, Faint : Adaptationist Perspectives on the Acute Stress Response Spectrum. *CNS Spectrums*, *9*(9), 679–685. https://doi.org/10.1017/S1092852900001954

Brand, M., Labudda, K., & Markowitsch, H. J. (2006). Neuropsychological correlates of decision-making in ambiguous and risky situations. *Neural Networks*,

19(8), 1266–1276. https://doi.org/10.1016/j.neunet.2006.03.001

Brandt, T., & Huppert, D. (2021). Brain beats heart : A cross-cultural reflection. *Brain*, *144*(6), 1617–1620. https://doi.org/10.1093/brain/awab080

Brener, J., & Ring, C. (2016). Towards a psychophysics of interoceptive processes : The measurement of heartbeat detection. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *371*(1708), 20160015. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0015

Brewer, R., Cook, R., & Bird, G. (2016). Alexithymia : A general deficit of interoception. *Royal Society Open Science*, *3*(10), 150664. https://doi.org/10.1098/rsos.150664

Britton, A., Singh-Manoux, A., Hnatkova, K., Malik, M., Marmot, M. G., & Shipley, M. (2008). The association between heart rate variability and cognitive impairment in middle-aged men and women. *Neuroepidemiology*, *31*(2), 115–121. https://doi.org/10.1159/000148257

Brodal, P. (2003). *The central nervous system : Structure and function* (3rd edition). Oxford University Press.

Brouillet, D. (2021). Comment se fait-il qu'une pensée qui émerge ici et maintenant soit attribuée au passé ? *Intellectica*, *2021/1*(74), 211–228. https://intellectica.org/fr/comment-se-fait-il-qu-une-pensee-qui-emerge-ici-et-maintenant-soit-attribuee-au-passe

Brouillet, D., Milhau, A., Brouillet, T., & Servajean, P. (2017). Effect of an unrelated fluent action on word recognition : A case of motor discrepancy. *Psychonomic Bulletin & Review*, *24*(3), 894–900. https://doi.org/10.3758/s13423-016-1160-0

Bruineberg, J., & Rietveld, E. (2014). Self-organization, free energy minimization, and optimal grip on a field of affordances. *Frontiers in Human Neuroscience*, *8*, 599. https://doi.org/10.3389/fnhum.2014.00599

Brusseau, V., Tauveron, I., Bagheri, R., Ugbolue, U. C., Magnon, V., Bouillon-Minois, J.-B., Navel, V., & Dutheil, F. (2022). Effect of Hyperthyroidism Treatments on Heart Rate Variability : A Systematic Review and Meta-Analysis. *Biomedicines*, *10*(8), 1982. https://doi.org/10.3390/biomedicines10081982

Buckner, C., & Fridland, E. (2017). What is cognition ? angsty monism, permissive pluralism(s), and the future of cognitive science. *Synthese*, *194*(11), 4191–4195. https://doi.org/10.1007/s11229-017-1505-x

Butler, E. A., Wilhelm, F. H., & Gross, J. J. (2006). Respiratory sinus arrhythmia, emotion, and emotion regulation during social interaction. *Psychophysiology*, *43*(6), 612–622. https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2006.00467.x

Cacioppo, J. T., Tassinary, L. G., & Berntson, G. G. (Eds.). (2016). *Handbook of psychophysiology* (4th ed.). Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/9781107415782

Calkins, S. D., Graziano, P. A., & Keane, S. P. (2007). Cardiac vagal regulation differentiates among children at risk for behavior problems. *Biological Psychology*, *74*(2), 144–153. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2006.09.005

Cameron, O. G. (2001). *Visceral sensory neuroscience : interoception*. Oxford University Press.

Candia-Rivera, D. (2022). Brain-heart interactions in the neurobiology of consciousness. *Current Research in Neurobiology*, *3*, 100050. https://doi.org/10.1016/j.crneur.2022.100050

Candia-Rivera, D., Annen, J., Gosseries, O., Martial, C., Thibaut, A., Laureys, S., & Tallon-Baudry, C. (2021). Neural Responses to Heartbeats Detect Residual Signs of Consciousness during Resting State in Postcomatose Patients. *Journal of Neuroscience*, *41*(24), 5251–5262. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1740-20.2021

Candia-Rivera, D., Catrambone, V., Thayer, J. F., Gentili, C., & Valenza, G. (2022). Cardiac sympathetic-vagal activity initiates a functional brain–body response to emotional arousal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *119*(21), e2119599119. https://doi.org/10.1073/pnas.2119599119

Cannon, W. B. (1929). Organization for physiological homeostasis. *Physiological Reviews*, *9*(3), 399–431. https://doi.org/10.1152/physrev.1929.9.3.399

Cannon, W. B. (1915). *Bodily changes in pain, hunger, fear and rage : An account of recent researches into the function of emotional excitement*. D Appleton & Company.

Cannon, W. B. (1927). The james-lange theory of emotions : A critical examination and an alternative theory. *The American Journal of Psychology*, *39*(1/4), 106–124. https://doi.org/10.2307/1415404

Carney, R. M., Blumenthal, J. A., Stein, P. K., Watkins, L., Catellier, D., Berkman, L. F., Czajkowski, S. M., O'Connor, C., Stone, P. H., & Freedland, K. E. (2001). Depression, heart rate variability, and acute myocardial infarction. *Circulation*, *104*(17), 2024–2028. https://doi.org/10.1161/hc4201.097834

Carreno, F. R., & Frazer, A. (2017). Vagal Nerve Stimulation for Treatment-Resistant Depression. *Neurotherapeutics : The Journal of the American Society for Experimental NeuroTherapeutics*, *14*(3), 716–727. https://doi.org/10.1007/s13311-017-0537-8

Ceunen, E., Vlaeyen, J. W. S., & Van Diest, I. (2016). On the origin of interoception.

Frontiers in Psychology, *7*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.00743

Champely, S., Ekstrom, C., Dalgaard, P., Gill, J., Weibelzahi, S., Anadkumar, A., Ford, C., Volcic, R., & De Rosario, H. (2020). *Pwr : Basic functions for power analysis*. https://github.com/heliosdrm/pwr

Chang, C., Raven, E. P., & Duyn, J. H. (2016). Brain–heart interactions : Challenges and opportunities with functional magnetic resonance imaging at ultra-high field. *Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, *374*(2067), 20150188. https://doi.org/10.1098/rsta.2015.0188

Chapleau, M. W., & Sabharwal, R. (2011). Methods of assessing vagus nerve activity and reflexes. *Heart Failure Reviews*, *16*(2), 109–127. https://doi.org/10.1007/s10741-010-9174-6

Chen, W. G., Schloesser, D., Arensdorf, A. M., Simmons, J. M., Cui, C., Valentino, R., Gnadt, J. W., Nielsen, L., Hillaire-Clarke, C. S., Spruance, V., Horowitz, T. S., Vallejo, Y. F., & Langevin, H. M. (2021). The emerging science of interoception : Sensing, integrating, interpreting, and regulating signals within the self. *Trends in Neurosciences*, *44*(1), 3–16. https://doi.org/10.1016/j.tins.2020.10.007

Cheng, Y.-C., Su, M.-I., Liu, C.-W., Huang, Y.-C., & Huang, W.-L. (2022). Heart rate variability in patients with anxiety disorders : A systematic review and meta-analysis. *Psychiatry and Clinical Neurosciences*, *76*(7), 292–302. https://doi.org/10.1111/pcn.13356

Chigr, F., Rachidi, F., Segura, S., Mahaut, S., Tardivel, C., Jean, A., Najimi, M., & Moyse, E. (2009). Neurogenesis inhibition in the dorsal vagal complex by chronic immobilization stress in the adult rat. *Neuroscience*, *158*(2), 524–536. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2008.10.040

Clark, A. (2013). Whatever next ? Predictive brains, situated agents, and the future of cognitive science. *The Behavioral and Brain Sciences*, *36*(3), 181–204. https://doi.org/10.1017/S0140525X12000477

Clark, A., & Chalmers, D. J. (1998). The extended mind. *Analysis*, *58*(1), 719. https://doi.org/10.1093/analys/58.1.7

Clark, L., Bechara, A., Damasio, H., Aitken, M. R. F., Sahakian, B. J., & Robbins, T. W. (2008). Differential effects of insular and ventromedial prefrontal cortex lesions on risky decision-making. *Brain*, *131*(5), 1311–1322. https://doi.org/10.1093/brain/awn066

Colautti, L., Antonietti, A., & Iannello, P. (2022). Executive Functions in Decision Making under Ambiguity and Risk in Healthy Adults : A Scoping Review

Adopting the Hot and Cold Executive Functions Perspective. *Brain Sciences*, *12*(10), 1335. https://doi.org/10.3390/brainsci12101335

Colzato, L. S., Jongkees, B. J., Wit, M. de, Molen, M. J. W. van der, & Steenbergen, L. (2018). Variable heart rate and a flexible mind : Higher resting-state heart rate variability predicts better task-switching. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *18*(4), 730–738. https://doi.org/10.3758/s13415-018-0600-x

Colzato, L. S., & Steenbergen, L. (2017). High vagally mediated resting-state heart rate variability is associated with superior action cascading. *Neuropsychologia*, *106*, 1–6. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2017.08.030

Connell, L., Lynott, D., & Banks, B. (2018). Interoception : The forgotten modality in perceptual grounding of abstract and concrete concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *373*(1752), 20170143. https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0143

Cook, N. R., & Ware, J. H. (1983). Design and analysis methods for longitudinal research. *Annual Review of Public Health*, *4*(1), 1–23. https://doi.org/10.1146/annurev.pu.04.050183.000245

Corrigan, F., Fisher, J., & Nutt, D. (2011). Autonomic dysregulation and the Window of Tolerance model of the effects of complex emotional trauma. *Journal of Psychopharmacology*, *25*(1), 17–25. https://doi.org/10.1177/0269881109354930

Cosmides, L., & Tooby, J. (2013). Evolutionary psychology : New perspectives on cognition and motivation. *Annual Review of Psychology*, *64*(1), 201–229. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.121208.131628

Coutte, A., Camus, T., Heurley, L., & Brouillet, D. (2017). Integration of action and size perception through practice. *Perception*, *46*, 1194–1201. https://doi.org/10.1177/0301006617715378

Craig, A. D. (2009). How do you feel — now ? The anterior insula and human awareness. *Nature Reviews Neuroscience*, *10*(1), 59–70. https://doi.org/10.1038/nrn2555

Criscuolo, A., Schwartze, M., & Kotz, S. A. (2022). Cognition through the lens of a body–brain dynamic system. *Trends in Neurosciences*, *45*(9), 667–677. https://doi.org/10.1016/j.tins.2022.06.004

Crivellato, E., & Ribatti, D. (2007). Soul, mind, brain : Greek philosophy and the birth of neuroscience. *Brain Research Bulletin*, *71*(4), 327–336. https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2006.09.020

D'Astolfo, L., & Rief, W. (2017). Learning about expectation violation from predic-

tion error paradigms – a meta-analysis on brain processes following a prediction error. *Frontiers in Psychology*, *8*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyg.2017.01253

Dabic, S., Rey, A. E., Navarro, J., & Versace, R. (2018). Haptic modality takes its time : Dynamic of activations of sensory modalities in perceptual and memory processes. *International Journal of Psychology : Journal International De Psychologie*, *53*(3), 237–242. https://doi.org/10.1002/ijop.12368

Damasio, A. R. (1996). The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *351*(1346), 1413–1420. https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0125

Damasio, A. R. (1995). *On some functions of the human prefrontal cortex* (pp. 241–251). New York Academy of Sciences.

Damasio, A. R., & Carvalho, G. B. (2013). The nature of feelings : Evolutionary and neurobiological origins. *Nature Reviews Neuroscience*, *14*(2), 143–152. https://doi.org/10.1038/nrn3403

Darwin, C. (2009). *The Expression of the Emotions in Man and Animals, Anniversary Edition* (4e édition). OUP USA.

Davidson, R. J., Pizzagalli, D., Nitschke, J. B., & Putnam, K. (2002). Depression : perspectives from affective neuroscience. *Annual Review of Psychology*, *53*, 545–574. https://doi.org/10.1146/annurev.psych.53.100901.135148

De Couck, M., Caers, R., Musch, L., Fliegauf, J., Giangreco, A., & Gidron, Y. (2019). How breathing can help you make better decisions : Two studies on the effects of breathing patterns on heart rate variability and decision-making in business cases. *International Journal of Psychophysiology*, *139*, 1–9. https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2019.02.011

De Ferrari, G. M. (2014). Vagal Stimulation in Heart Failure. *Journal of Cardiovascular Translational Research*, *7*(3), 310–320. https://doi.org/10.1007/s12265-014-9540-1

de Góes, V. B., Frizzo, A. C. F., Oliveira, F. R., Garner, D. M., Raimundo, R. D., & Valenti, V. E. (2019). Interaction Between Cortical Auditory Processing and Vagal Regulation of Heart Rate in Language Tasks : A Randomized, Prospective, Observational, Analytical and Cross-Sectional Study. *Scientific Reports*, *9*(1), 4277. https://doi.org/10.1038/s41598-019-41014-6

Del Missier, F., Mäntylä, T., & Bruine de Bruin, W. (2010). Executive functions in decision making : An individual differences approach. *Thinking & Reasoning*, *16*(2), 69–97. https://doi.org/10.1080/13546781003630117

Dell'Acqua, C., Dal Bò, E., Messerotti Benvenuti, S., & Palomba, D. (2020). Reduced heart rate variability is associated with vulnerability to depression. *Journal of Affective Disorders Reports*, *1*, 100006. https://doi.org/10.1016/j.jadr.2020.100006

Dell'Acqua, C., Mura, F., Messerotti Benvenuti, S., Patron, E., & Palomba, D. (2022). Reduced heart rate variability and expressive suppression interact to prospectively predict COVID-19 pandemic-related post-traumatic stress symptoms. *Scientific Reports*, *12*(1), 21311. https://doi.org/10.1038/s41598-022-25915-7

Denis, B. (2021). Comment se fait-il qu'une pensée qui émerge ici et maintenant soit attribuée au passé ? *Intellectica*, *2021/1*(74), 211–228. https://intellectica.org/fr/comment-se-fait-il-qu-une-pensee-qui-emerge-ici-et-maintenant-soit-attribuee-au-passe

Denson, T. F., Grisham, J. R., & Moulds, M. L. (2011). Cognitive reappraisal increases heart rate variability in response to an anger provocation. *Motivation and Emotion*, *35*(1), 14–22. https://doi.org/10.1007/s11031-011-9201-5

Descartes, R., Beyssade, M., & Beyssade, J.-M. (2018). *Correspondance avec Élisabeth et autres lettres*. FLAMMARION.

Descartes, R., & Pellegrin, M.-F. (2009). *Méditations métaphysiques*. FLAMMARION.

Desmedt, O., Corneille, O., Luminet, O., Murphy, J., Bird, G., & Maurage, P. (2020). Contribution of time estimation and knowledge to heartbeat counting task performance under original and adapted instructions. *Biological Psychology*, *154*, 107904. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2020.107904

Desmedt, O., Heeren, A., Corneille, O., & Luminet, O. (2022). What do measures of self-report interoception measure ? Insights from a systematic review, latent factor analysis, and network approach. *Biological Psychology*, *169*, 108289. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2022.108289

Desmedt, O., Luminet, O., & Corneille, O. (2018). The heartbeat counting task largely involves non-interoceptive processes : Evidence from both the original and an adapted counting task. *Biological Psychology*, *138*, 185–188. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2018.09.004

de-Wit, L., Machilsen, B., & Putzeys, T. (2010). Predictive coding and the neural response to predictable stimuli. *The Journal of Neuroscience*, *30*(26), 8702–8703. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2248-10.2010

Diamond, A. (2013). Executive functions. *Annual Review of Psychology*, *64*, 135–168. https://doi.org/10.1146/annurev-psych-113011-143750

Dietz, F., & Hippocrates. (2015). *De Morbo Sacro*. Sagwan Press.

Ditto, B., Eclache, M., & Goldman, N. (2006). Short-term autonomic and cardiovascular effects of mindfulness body scan meditation. *Annals of Behavioral Medicine : A Publication of the Society of Behavioral Medicine*, *32*(3), 227–234. https://doi.org/10.1207/s15324796abm3203_9

Dobzhansky, T. (1973). Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *The American Biology Teacher*, *35*(3), 125–129. https://doi.org/10.2307/4444260

Draghici, A. E., & Taylor, J. A. (2016). The physiological basis and measurement of heart rate variability in humans. *Journal of Physiological Anthropology*, *35*(1), 22. https://doi.org/10.1186/s40101-016-0113-7

Dror, O. E. (2017). Deconstructing the "Two Factors" : The Historical Origins of the Schachter–Singer Theory of Emotions. *Emotion Review*, *9*(1), 7–16. https://doi.org/10.1177/1754073916639663

Duarte, J., & Pinto-Gouveia, J. (2017). Positive affect and parasympathetic activity : Evidence for a quadratic relationship between feeling safe and content and heart rate variability. *Psychiatry Research*, *257*, 284–289. https://doi.org/10.1016/j.psychres.2017.07.077

Duncan, E. J., Gluckman, P. D., & Dearden, P. K. (2014). Epigenetics, plasticity, and evolution : How do we link epigenetic change to phenotype ? *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution*, *322*(4), 208–220. https://doi.org/10.1002/jez.b.22571

Durgin, F. H., Baird, J. A., Greenburg, M., Russell, R., Shaughnessy, K., & Waymouth, S. (2009). Who is being deceived ? The experimental demands of wearing a backpack. *Psychonomic Bulletin & Review*, *16*(5), 964–969. https://doi.org/10.3758/PBR.16.5.964

Durham, W. H. (1990). Advances in evolutionary culture theory. *Annual Review of Anthropology*, *19*(1), 187–210. https://doi.org/10.1146/annurev.an.19.100190.001155

Duschek, S., Muckenthaler, M., Werner, N., & Reyes del Paso, G. A. (2009). Relationships between features of autonomic cardiovascular control and cognitive performance. *Biological Psychology*, *81*(2), 110–117. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2009.03.003

Dutheil, F., Parreira, L. M., Pereira, B., Baldet, M., Marson, F., Chabaud, C., Blot, M., Baker, J. S., Zak, M., Vallet, G., Magnon, V., Clinchamps, M., & Altun, S. (2023). SOphrology Intervention to Improve WELL-Being in Hospital Staff (SO-WELL) : Protocol for a Randomized Controlled Trial Study. *International*

Journal of Environmental Research and Public Health, *20*(2), 1185. https://doi.org/10.3390/ijerph20021185

Eckberg, D. L., & Eckberg, M. J. (1982). Human sinus node responses to repetitive, ramped carotid baroreceptor stimuli. *The American Journal of Physiology*, *242*(4), H638–644. https://doi.org/10.1152/ajpheart.1982.242.4.H638

Einthoven, W. (1895). Ueber die Form des menschlichen Electrocardiogramms. *Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, *60*(3), 101–123. https://doi.org/10.1007/BF01662582

Espinosa, J. S., & Stryker, M. P. (2012). Development and plasticity of the primary visual cortex. *Neuron*, *75*(2), 230–249. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.06.009

Evans, D. R., Boggero, I. A., & Segerstrom, S. C. (2016). The Nature of Self-Regulatory Fatigue and "Ego Depletion" : Lessons From Physical Fatigue. *Personality and Social Psychology Review*, *20*(4), 291–310. https://doi.org/10.1177/1088868315597841

Fang, S.-C., Wu, Y.-L., & Tsai, P.-S. (2020). Heart rate variability and risk of all-cause death and cardiovascular events in patients with cardiovascular disease : A meta-analysis of cohort studies. *Biological Research For Nursing*, *22*(1), 45–56. https://doi.org/10.1177/1099800419877442

Feeling, N., Williams, D. P., Speller, L. F., Loftus, E. F., Koenig, J., & Thayer, J. F. (2021). Resting state heart rate variability and false memories. *International Journal of Psychophysiology*, *159*, 17–22. https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2020.08.009

Feldman, H., & Friston, K. (2010). Attention, uncertainty, and free-energy. *Frontiers in Human Neuroscience*, *4*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnhum.2010.00215

Ferraro, S., Klugah-Brown, B., Tench, C. R., Bazinet, V., Bore, M. C., Nigri, A., Demichelis, G., Bruzzone, M. G., Palermo, S., Zhao, W., Yao, S., Jiang, X., Kendrick, K. M., & Becker, B. (2022). The central autonomic system revisited – Convergent evidence for a regulatory role of the insular and midcingulate cortex from neuroimaging meta-analyses. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *142*, 104915. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2022.104915

Field, A., Miles, J., & Field, Z. (2012). *Discovering statistics using R*. SAGE.

Finetti, B. de. (1989). Probabilism : A critical essay on the theory of probability and on the value of science. *Erkenntnis (1975-)*, *31*(2/3), 169–223. https://www.jstor.org/stable/20012237

Firestone, C. (2013). How "Paternalistic" is spatial perception ? Why wearing a

heavy backpack doesn't and couldn't make hills look steeper. *Perspectives on Psychological Science*, *8*(4), 455–473. https://doi.org/10.1177/1745691613489835

Fischhoff, B., & Broomell, S. B. (2020). Judgment and decision making. *Annual Review of Psychology*, *71*(1), 331–355. https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010419-050747

Flores-Kanter, P. E., Moretti, L., & Medrano, L. A. (2021). A narrative review of emotion regulation process in stress and recovery phases. *Heliyon*, *7*(6), e07218. https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e07218

Fodor, J. A. (1983). *The modularity of mind*. MIT Press.

Forster, S., Nunez Elizalde, A. O., Castle, E., & Bishop, S. J. (2015). Unraveling the anxious mind : Anxiety, worry, and frontal engagement in sustained attention versus off-task processing. *Cerebral Cortex*, *25*(3), 609–618. https://doi.org/10.1093/cercor/bht248

Forte, G., Favieri, F., & Casagrande, M. (2019). Heart rate variability and cognitive function : A systematic review. *Frontiers in Neuroscience*, *13*, 1–11. https://doi.org/10.3389/fnins.2019.00710

Forte, G., Morelli, M., & Casagrande, M. (2021). Heart rate variability and decision-making : Autonomic responses in making decisions. *Brain Sciences*, *11*(2). https://doi.org/10.3390/brainsci11020243

Forte, G., Morelli, M., Grässler, B., & Casagrande, M. (2022). Decision making and heart rate variability : A systematic review. *Applied Cognitive Psychology*, *36*(1), 100–110. https://doi.org/10.1002/acp.3901

Fossion, R., Fossion, J. P. J., Rivera, A. L., Lecona, O. A., Toledo-Roy, J. C., García-Pelagio, K. P., García-Iglesias, L., & Estañol, B. (2018). *Homeostasis from a Time-Series Perspective : An Intuitive Interpretation of the Variability of Physiological Variables* (L. Olivares-Quiroz & O. Resendis-Antonio, Eds. ; pp. 87–109). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-73975-5_5

Fox, J., Weisberg, S., Price, B., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Bolker, B., Ellison, S., Firth, D., Friendly, M., Gorjanc, G., Graves, S., Heiberger, R., Krivitsky, P., Laboissiere, R., Maechler, M., Monette, G., Murdoch, D., Nilsson, H., … R-Core. (2021). *Car : Companion to applied regression*. https://CRAN.R-project.org/package=car

Franz, E. A., & Gillett, G. (2011). John Hughlings Jackson's evolutionary neurology : a unifying framework for cognitive neuroscience. *Brain : A Journal of Neurology*, *134*(Pt 10), 3114–3120. https://doi.org/10.1093/brain/awr218

Freedman, D. (1997). From Association to Causation via Regression. *Advances in Applied Mathematics*, *18*(1), 59–110. https://doi.org/10.1006/aama.1996.0501

Frewen, J., Finucane, C., Savva, G. M., Boyle, G., Coen, R. F., & Kenny, R. A. (2013). Cognitive function is associated with impaired heart rate variability in ageing adults : the Irish longitudinal study on ageing wave one results. *Clinical Autonomic Research*, *23*(6), 313–323. https://doi.org/10.1007/s10286-013-0214-x

Friedman, N. P., & Robbins, T. W. (2021). The role of prefrontal cortex in cognitive control and executive function. *Neuropsychopharmacology*, *48*, 1–18. https://doi.org/10.1038/s41386-021-01132-0

Friston, K. (2010). The free-energy principle : a unified brain theory ? *Nature Reviews Neuroscience*, *11*(2), 127–138. https://doi.org/10.1038/nrn2787

Friston, K. (2005). A theory of cortical responses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *360*(1456), 815–836. https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1622

Friston, K. (2009). The free-energy principle : A rough guide to the brain ? *Trends in Cognitive Sciences*, *13*(7), 293–301. https://doi.org/10.1016/j.tics.2009.04.005

Furedy, J. J. (1983). Operational, analogical and genuine definitions of psychophysiology. *International Journal of Psychophysiology*, *1*(1), 13–19. https://doi.org/10.1016/0167-8760(83)90021-1

Furness, J. B. (2006). The organisation of the autonomic nervous system : peripheral connections. *Autonomic Neuroscience : Basic & Clinical*, *130*(1-2), 1–5. https://doi.org/10.1016/j.autneu.2006.05.003

Gailliot, M. T., Baumeister, R. F., DeWall, C. N., Maner, J. K., Plant, E. A., Tice, D. M., Brewer, L. E., & Schmeichel, B. J. (2007). Self-control relies on glucose as a limited energy source : Willpower is more than a metaphor. *Journal of Personality and Social Psychology*, *92*, 325–336. https://doi.org/10.1037/0022-3514.92.2.325

Gallagher, S. (2012). Empathy, Simulation, and Narrative. *Science in Context*, *25*(3), 355–381. https://doi.org/10.1017/S0269889712000117

Galvez-Pol, A., McConnell, R., & Kilner, J. M. (2020). Active sampling in visual search is coupled to the cardiac cycle. *Cognition*, *196*, 104149. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2019.104149

García Santos, J. M., Sánchez Jiménez, S., Tovar Pérez, M., Moreno Cascales, M., Lailhacar Marty, J., & Fernández-Villacañas Marín, M. A. (2018). Tracking

the glossopharyngeal nerve pathway through anatomical references in cross-sectional imaging techniques : a pictorial review. *Insights into Imaging*, *9*(4), 559–569. https://doi.org/10.1007/s13244-018-0630-5

Garfinkel, S. N., & Critchley, H. D. (2013). Interoception, emotion and brain : New insights link internal physiology to social behaviour. Commentary on :"Anterior insular cortex mediates bodily sensibility and social anxiety" by Terasawa et al. (2012). *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *8*(3), 231–234. https://doi.org/10.1093/scan/nss140

Garfinkel, S. N., Schulz, A., & Tsakiris, M. (2022). Addressing the need for new interoceptive methods. *Biological Psychology*, *170*, 108322. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2022.108322

Garfinkel, S. N., Seth, A. K., Barrett, A. B., Suzuki, K., & Critchley, H. D. (2015). Knowing your own heart : Distinguishing interoceptive accuracy from interoceptive awareness. *Biological Psychology*, *104*, 65–74. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2014.11.004

Gavaghan, M. (1998). Cardiac Anatomy and Physiology : A Review. *AORN Journal*, *67*(4), 800–822. https://doi.org/10.1016/S0001-2092(06)62644-6

Gellersen, H. M., Trelle, A. N., Henson, R. N., & Simons, J. S. (2021). Executive function and high ambiguity perceptual discrimination contribute to individual differences in mnemonic discrimination in older adults. *Cognition*, *209*, 104556. https://doi.org/10.1016/j.cognition.2020.104556

George, O., & Koob, G. F. (2013). Control of craving by the prefrontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(11), 4165–4166. https://doi.org/10.1073/pnas.1301245110

Ghaziri, J., Tucholka, A., Girard, G., Houde, J.-C., Boucher, O., Gilbert, G., Descoteaux, M., Lippé, S., Rainville, P., & Nguyen, D. K. (2017). The corticocortical structural connectivity of the human insula. *Cerebral Cortex*, *27*(2), 1216–1228. https://doi.org/10.1093/cercor/bhv308

Gibson, J. (2019). Mindfulness, interoception, and the body : A contemporary perspective. *Frontiers in Psychology*, *10*, 2012. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.02012

Gibson, J. J. (1979). *The ecological approach to visual perception*. Houghton Mifflin.

Gigerenzer, G., & Gaissmaier, W. (2011). Heuristic decision making. *Annual Review of Psychology*, *62*(1), 451–482. https://doi.org/10.1146/annurev-psych-120709-145346

Gilbert, S. J., & Burgess, P. W. (2008). Executive function. *Current biology : CB*, *18*(3), R110–114. https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.12.014

Gilgen-Ammann, R., Schweizer, T., & Wyss, T. (2019). RR interval signal quality of a heart rate monitor and an ECG Holter at rest and during exercise. *European Journal of Applied Physiology*, *119*(7), 1525–1532. https://doi.org/10.1007/s00421-019-04142-5

Gillie, B. L., Vasey, M. W., & Thayer, J. F. (2014). Heart rate variability predicts control over memory retrieval. *Psychological Science*, *25*(2), 458–465. https://doi.org/10.1177/0956797613508789

Gillie, B. L., Vasey, M. W., & Thayer, J. F. (2015). Individual differences in resting heart rate variability moderate thought suppression success. *Psychophysiology*, *52*(9), 1149–1160. https://doi.org/10.1111/psyp.12443

Gillum, R. F. (1992). Epidemiology of resting pulse rate of persons ages 25-74–data from NHANES 1971-74. *Public Health Reports (Washington, D.C. : 1974)*, *107*(2), 193–201.

Glenberg, A. M. (2015). Few believe the world is flat : How embodiment is changing the scientific understanding of cognition. *Canadian Journal of Experimental Psychology = Revue Canadienne De Psychologie Experimentale*, *69*(2), 165–171. https://doi.org/10.1037/cep0000056

Glenberg, A. M. (2010). Embodiment as a unifying perspective for psychology. *WIREs Cognitive Science*, *1*(4), 586–596. https://doi.org/10.1002/wcs.55

Glenberg, A. M., Witt, J. K., & Metcalfe, J. (2013). From the revolution to embodiment : 25 years of cognitive psychology. *Perspectives on Psychological Science*, *8*(5), 573–585. https://doi.org/10.1177/1745691613498098

Godfrey, K. M., Juarascio, A., Manasse, S., Minassian, A., Risbrough, V., & Afari, N. (2019). Heart rate variability and emotion regulation among individuals with obesity and loss of control eating. *Physiology & Behavior*, *199*, 73–78. https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2018.11.009

Goldberg, A. D., Allis, C. D., & Bernstein, E. (2007). Epigenetics : A landscape takes shape. *Cell*, *128*(4), 635–638. https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.02.006

Goldberger, J. J., Challapalli, S., Tung, R., Parker, M. A., & Kadish, A. H. (2001). Relationship of heart rate variability to parasympathetic effect. *Circulation*, *103*(15), 1977–1983. https://doi.org/10.1161/01.CIR.103.15.1977

Goldstein, R. Z., & Volkow, N. D. (2011). Dysfunction of the prefrontal cortex in addiction : neuroimaging findings and clinical implications. *Nature Reviews Neuroscience*, *12*(11), 652–669. https://doi.org/10.1038/nrn3119

Goswami, A. (1995). Monistic idealism may provide better ontology for cognitive science : A reply to dyer. *The Journal of Mind and Behavior*, *16*(2), 135–150.

https://www.jstor.org/stable/43853677

Graaf, T. A. de, Koivisto, M., Jacobs, C., & Sack, A. T. (2014). The chronometry of visual perception : Review of occipital TMS masking studies. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *45*, 295–304. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2014.06.017

Grace, A. A., & Roden, D. M. (2012). Systems biology and cardiac arrhythmias. *The Lancet*, *380*(9852), 1498–1508. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(12)61462-7

Greenwald, A. G. (1976). Within-Subjects Designs : To Use or Not To Use ? *Psychological Bulletin*, *83*(2), 314–320. https://doi.org/10.1037/0033-2909.83.2.314

Gross, J. J. (1998). Antecedent- and response-focused emotion regulation : divergent consequences for experience, expression, and physiology. *Journal of Personality and Social Psychology*, *74*(1), 224–237. https://doi.org/10.1037//0022-3514.74.1.224

Grossman, P., & Taylor, E. W. (2007). Toward understanding respiratory sinus arrhythmia : relations to cardiac vagal tone, evolution and biobehavioral functions. *Biological Psychology*, *74*(2), 263–285. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2005.11.014

Grund, M., Al, E., Pabst, M., Dabbagh, A., Stephani, T., Nierhaus, T., Gaebler, M., & Villringer, A. (2022). Respiration, Heartbeat, and Conscious Tactile Perception. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *42*(4), 643–656. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0592-21.2021

Guerrero-Bosagna, C. (2017). Evolution with no reason : A neutral view on epigenetic changes, genomic variability, and evolutionary novelty. *BioScience*, *67*(5), 469–476. https://doi.org/10.1093/biosci/bix021

Häfner, M. (2013). When body and mind are talking. Interoception moderates embodied cognition. *Experimental Psychology*, *60*(4), 255–259. https://doi.org/10.1027/1618-3169/a000194

Hagbarth, K. E., & Vallbo, A. B. (1968). Pulse and respiratory grouping of sympathetic impulses in human muscle-nerves. *Acta Physiologica Scandinavica*, *74*(1), 96–108. https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1968.tb04218.x

Hagger, M. S., Chatzisarantis, N. L. D., Alberts, H., Anggono, C. O., Batailler, C., Birt, A. R., Brand, R., Brandt, M. J., Brewer, G., Bruyneel, S., Calvillo, D. P., Campbell, W. K., Cannon, P. R., Carlucci, M., Carruth, N. P., Cheung, T., Crowell, A., De Ridder, D. T. D., Dewitte, S., … Zwienenberg, M. (2016).

A Multilab Preregistered Replication of the Ego-Depletion Effect. *Perspectives on Psychological Science*, *11*(4), 546–573. https://doi.org/10.1177/1745691616652873

Haigh, S. M., Walford, T. P., & Brosseau, P. (2021). Heart Rate Variability in Schizophrenia and Autism. *Frontiers in Psychiatry*, *12*, 760396. https://doi.org/10.3389/fpsyt.2021.760396

Hainsworth, R. (1995). *Cardiovascular Reflexes from Ventricular and Coronary Receptors* (C. T. Kappagoda & M. P. Kaufman, Eds. ; pp. 157–174). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1895-2_15

Hansen, A. L., Johnsen, B. H., & Thayer, J. F. (2003). Vagal influence on working memory and attention. *International Journal of Psychophysiology : Official Journal of the International Organization of Psychophysiology*, *48*(3), 263–274. https://doi.org/10.1016/s0167-8760(03)00073-4

Hartmann, R., Schmidt, F. M., Sander, C., & Hegerl, U. (2019). Heart rate variability as indicator of clinical state in depression. *Frontiers in Psychiatry*, *9*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyt.2018.00735

Haruki, Y., & Ogawa, K. (2021). Role of anatomical insular subdivisions in interoception : Interoceptive attention and accuracy have dissociable substrates. *The European Journal of Neuroscience*, *53*(8), 2669–2680. https://doi.org/10.1111/ejn.15157

Hayano, J., & Yuda, E. (2019). Pitfalls of assessment of autonomic function by heart rate variability. *Journal of Physiological Anthropology*, *38*(1), 3. https://doi.org/10.1186/s40101-019-0193-2

Heatherton, T. F., & Wagner, D. D. (2011). Cognitive neuroscience of self-regulation failure. *Trends in Cognitive Sciences*, *15*(3), 132–139. https://doi.org/10.1016/j.tics.2010.12.005

Hebb, D. O. (1949). *The Organization of Behavior : A Neuropsychological Theory*. Wiley.

Henikoff, S., & Greally, J. M. (2016). Epigenetics, cellular memory and gene regulation. *Current Biology*, *26*(14), R644–R648. https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.011

Herbert, B. M., & Pollatos, O. (2012). The body in the mind : On the relationship between interoception and embodiment. *Topics in Cognitive Science*, *4*(4), 692–704. https://doi.org/10.1111/j.1756-8765.2012.01189.x

Herman, A. M., Esposito, G., & Tsakiris, M. (2021). Body in the face of uncertainty : The role of autonomic arousal and interoception in decision-making under risk and ambiguity. *Psychophysiology*, e13840. https://doi.org/10

.1111/psyp.13840

Hernández-Vicente, A., Hernando, D., Santos-Lozano, A., Rodríguez-Romo, G., Vicente-Rodríguez, G., Pueyo, E., Bailón, R., & Garatachea, N. (2020). Heart rate variability and exceptional longevity. *Frontiers in Physiology*, *11*, 566399. https://doi.org/10.3389/fphys.2020.566399

Hertrich, I., Dietrich, S., Blum, C., & Ackermann, H. (2021). The role of the dorsolateral prefrontal cortex for speech and language processing. *Frontiers in Human Neuroscience*, *15*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnhum.2021.645209

Heyes, C. (2012). New thinking : The evolution of human cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *367*(1599), 2091–2096. https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0111

Hintzman, D. L. (1986). "Schema abstraction" in a multiple-trace memory model. *Psychological Review*, *93*, 411–428. https://doi.org/10.1037/0033-295X.93.4.411

Hiser, J., & Koenigs, M. (2018). The multifaceted role of ventromedial prefrontal cortex in emotion, decision-making, social cognition, and psychopathology. *Biological Psychiatry*, *83*(8), 638–647. https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2017.10.030

Ho, W.-C., & Zhang, J. (2018). Evolutionary adaptations to new environments generally reverse plastic phenotypic changes. *Nature Communications*, *9*(1), 350. https://doi.org/10.1038/s41467-017-02724-5

Hofmann, W., Schmeichel, B. J., & Baddeley, A. D. (2012). Executive functions and self-regulation. *Trends in Cognitive Sciences*, *16*(3), 174–180. https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.01.006

Holzman, J. B., & Bridgett, D. J. (2017). Heart rate variability indices as biomarkers of top-down self-regulatory mechanisms : A meta-analytic review. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *74*, 233–255. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.12.032

Hume, D. (2008). *An Enquiry concerning Human Understanding*. OUP Oxford.

Inzlicht, M., Schmeichel, B. J., & Macrae, C. N. (2014). Why self-control seems (but may not be) limited. *Trends in Cognitive Sciences*, *18*(3), 127–133. https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.12.009

Iodice, P., Calluso, C., Barca, L., Bertollo, M., Ripari, P., & Pezzulo, G. (2017). Fatigue increases the perception of future effort during decision making. *Psychology of Sport and Exercise*, *33*, 150–160. https://doi.org/10.1016/j.psychsport.2017.08.013

Iodice, P., Porciello, G., Bufalari, I., Barca, L., & Pezzulo, G. (2019). An interoceptive illusion of effort induced by false heart-rate feedback. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *116*(28), 13897–13902. https://doi.org/10.1073/pnas.1821032116

Iseger, T. A., Bueren, N. E. R. van, Kenemans, J. L., Gevirtz, R., & Arns, M. (2020). A frontal-vagal network theory for Major Depressive Disorder : Implications for optimizing neuromodulation techniques. *Brain Stimulation*, *13*(1), 1–9. https://doi.org/10.1016/j.brs.2019.10.006

Jablonka, E. (2016). Cultural epigenetics. *The Sociological Review*, *64*(1_suppl), 42–60. https://doi.org/10.1111/2059-7932.12012

Jackson, F. (1986). What mary didn't know. *The Journal of Philosophy*, *83*(5), 291–295. https://doi.org/10.2307/2026143

Jackson, J. H. (1968). Evolution and dissolution of the nervous system. *Cahiers de Psychologie*, *11*, 35–48.

Jacobs, H. I. L., Riphagen, J. M., Razat, C. M., Wiese, S., & Sack, A. T. (2015). Transcutaneous vagus nerve stimulation boosts associative memory in older individuals. *Neurobiology of Aging*, *36*(5), 1860–1867. https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2015.02.023

Jakubczyk, A., Skrzeszewski, J., Trucco, E. M., Suszek, H., Zaorska, J., Nowakowska, M., Michalska, A., Wojnar, M., & Kopera, M. (2019). Interoceptive accuracy and interoceptive sensibility in individuals with alcohol use disorder-Different phenomena with different clinical correlations ? *Drug and Alcohol Dependence*, *198*, 34–38. https://doi.org/10.1016/j.drugalcdep.2019.01.036

James, W. (1884). What is an emotion ? *Mind*, *9*(34), 188–205. https://www.jstor.org/stable/2246769

Jänig, W. (2006). *Integrative action of the autonomic nervous system : Neurobiology of homeostasis*. Cambridge University Press. https://doi.org/10.1017/CBO9780511541667

Jänig, W., & McLachlan, E. M. (1992). Characteristics of function-specific pathways in the sympathetic nervous system. *Trends in Neurosciences*, *15*(12), 475–481. https://doi.org/10.1016/0166-2236(92)90092-m

Jessup, R. K., Busemeyer, J. R., & Brown, J. W. (2010). Error Effects in Anterior Cingulate Cortex Reverse when Error Likelihood Is High. *Journal of Neuroscience*, *30*(9), 3467–3472. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4130-09.2010

John, R. M., Tedrow, U. B., Koplan, B. A., Albert, C. M., Epstein, L. M., Sweeney,

M. O., Miller, A. L., Michaud, G. F., & Stevenson, W. G. (2012). Ventricular arrhythmias and sudden cardiac death. *The Lancet*, *380*(9852), 1520–1529. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(12)61413-5

Johnson, M. K., Hashtroudi, S., & Lindsay, D. S. (1993). Source monitoring. *Psychological Bulletin*, *114*, 3–28. https://doi.org/10.1037/0033-2909.114.1.3

Johnstone, T., Reekum, C. M. van, Urry, H. L., Kalin, N. H., & Davidson, R. J. (2007). Failure to regulate : counterproductive recruitment of top-down prefrontal-subcortical circuitry in major depression. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *27*(33), 8877–8884. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2063-07.2007

Jones, G., & Holderied, M. W. (2007). Bat echolocation calls : Adaptation and convergent evolution. *Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences*, *274*(1612), 905–912. https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0200

Jose, A. D., & Collison, D. (1970). The normal range and determinants of the intrinsic heart rate in man. *Cardiovascular Research*, *4*(2), 160–167. https://doi.org/10.1093/cvr/4.2.160

Jose, A. D., & Taylor, R. R. (1969). Autonomic blockade by propranolol and atropine to study intrinsic myocardial function in man. *The Journal of Clinical Investigation*, *48*(11), 2019–2031. https://doi.org/10.1172/JCI106167

Kampourakis, K., & Minelli, A. (2014). Understanding evolution : Why evo-devo matters. *BioScience*, *64*(5), 381–382. https://doi.org/10.1093/biosci/biu040

Kanemura, I., & Kitano, K. (2023). Association between different sensory modalities based on concurrent time series data obtained by a collaborative reservoir computing model. *Scientific Reports*, *13*(1), 173. https://doi.org/10.1038/s41598-023-27385-x

Kant, I. (1999). *Critique of pure reason*. Cambridge University Press.

Karemaker, J. M. (2017). An introduction into autonomic nervous function. *Physiological Measurement*, *38*(5), R89. https://doi.org/10.1088/1361-6579/aa6782

Kass, R. E., & Raftery, A. E. (1995). Bayes factors. *Journal of the American Statistical Association*, *90*(430), 773–795. https://doi.org/10.2307/2291091

Kelley, N. J., Gallucci, A., Riva, P., Romero Lauro, L. J., & Schmeichel, B. J. (2019). Stimulating self-regulation : A review of non-invasive brain stimulation studies of goal-directed behavior. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *12*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnbeh.2018.00337

Kemp, A. H., Quintana, D. S., Felmingham, K. L., Matthews, S., & Jelinek, H. F.

(2012). Depression, Comorbid Anxiety Disorders, and Heart Rate Variability in Physically Healthy, Unmedicated Patients : Implications for Cardiovascular Risk. *PLOS ONE*, *7*(2), e30777. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030777

Kent, B. A., Hvoslef-Eide, M., Saksida, L. M., & Bussey, T. J. (2016). The representational-hierarchical view of pattern separation : Not just hippocampus, not just space, not just memory ? *Neurobiology of Learning and Memory*, *129*, 99–106. https://doi.org/10.1016/j.nlm.2016.01.006

Kenwood, M. M., Kalin, N. H., & Barbas, H. (2022). The prefrontal cortex, pathological anxiety, and anxiety disorders. *Neuropsychopharmacology*, *47*(1), 260–275. https://doi.org/10.1038/s41386-021-01109-z

Kilner, J. M., & Lemon, R. N. (2013). What We Know Currently about Mirror Neurons. *Current Biology*, *23*(23), R1057–R1062. https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.10.051

Kim, H.-G., Cheon, E.-J., Bai, D.-S., Lee, Y. H., & Koo, B.-H. (2018). Stress and heart rate variability : A meta-analysis and review of the literature. *Psychiatry Investigation*, *15*(3), 235–245. https://doi.org/10.30773/pi.2017.08.17

Kimura, M. (1977). Preponderance of synonymous changes as evidence for the neutral theory of molecular evolution. *Nature*, *267*(5608), 275–276. https://doi.org/10.1038/267275a0

Kirwan, C. B., & Stark, C. E. L. (2007). Overcoming interference : An fMRI investigation of pattern separation in the medial temporal lobe. *Learning & Memory*, *14*(9), 625–633. https://doi.org/10.1101/lm.663507

Kleiger, R. E., Stein, P. K., & Bigger, J. T. (2005). Heart rate variability : measurement and clinical utility. *Annals of Noninvasive Electrocardiology : The Official Journal of the International Society for Holter and Noninvasive Electrocardiology, Inc*, *10*(1), 88–101. https://doi.org/10.1111/j.1542-474X.2005.10101.x

Knill, D. C., & Pouget, A. (2004). The Bayesian brain : the role of uncertainty in neural coding and computation. *Trends in Neurosciences*, *27*(12), 712–719. https://doi.org/10.1016/j.tins.2004.10.007

Koch, C., Wilhelm, M., Salzmann, S., Rief, W., & Euteneuer, F. (2019). A meta-analysis of heart rate variability in major depression. *Psychological Medicine*, *49*(12), 1948–1957. https://doi.org/10.1017/S0033291719001351

Koechlin, E. (2014). An evolutionary computational theory of prefrontal executive function in decision-making. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *369*(1655), 20130474. https://doi.org/10.1098/

rstb.2013.0474

Kolpaktchy, G. (2009). *Livre des morts des anciens Égyptiens*. J'ai lu.

Kotabe, H. P., & Hofmann, W. (2015). On Integrating the Components of Self-Control. *Perspectives on Psychological Science*, *10*(5), 618–638. https://doi.org/10.1177/1745691615593382

Kranjec, J., Begu, S., Gerak, G., & Drnovek, J. (2014). Non-contact heart rate and heart rate variability measurements : A review. *Biomedical Signal Processing and Control*, *13*, 102–112. https://doi.org/10.1016/j.bspc.2014.03.004

Kumaran, D., & McClelland, J. L. (2012). Generalization through the recurrent interaction of episodic memories : a model of the hippocampal system. *Psychological Review*, *119*(3), 573–616. https://doi.org/10.1037/a0028681

Kupers, R., Pietrini, P., Ricciardi, E., & Ptito, M. (2011). The nature of consciousness in the visually deprived brain. *Frontiers in Psychology*, *2*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyg.2011.00019

Kurzban, R., Duckworth, A., Kable, J. W., & Myers, J. (2013). An opportunity cost model of subjective effort and task performance. *Behavioral and Brain Sciences*, *36*(6), 661–679. https://doi.org/10.1017/S0140525X12003196

Laborde, S., Furley, P., & Schempp, C. (2015). The relationship between working memory, reinvestment, and heart rate variability. *Physiology & Behavior*, *139*, 430–436. https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2014.11.036

Laborde, S., Lentes, T., Hosang, T. J., Borges, U., Mosley, E., & Dosseville, F. (2019). Influence of slow-paced breathing on inhibition after physical exertion. *Frontiers in Psychology*, *10*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.01923

Laborde, S., Mosley, E., & Mertgen, A. (2018). Vagal tank theory : The three rs of aardiac vagal control functioning – resting, reactivity, and recovery. *Frontiers in Neuroscience*, *12*, 458. https://doi.org/10.3389/fnins.2018.00458

Laborde, S., Mosley, E., & Thayer, J. F. (2017). Heart rate variability and cardiac vagal tone in psychophysiological research – recommendations for experiment planning, data analysis, and data reporting. *Frontiers in Psychology*, *8*, 1–18. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2017.00213

Lacquaniti, F., Ivanenko, Y., D'avella, A., Zelik, K., & Zago, M. (2013). Evolutionary and developmental modules. *Frontiers in Computational Neuroscience*, *7*, 61. https://doi.org/10.3389/fncom.2013.00061

Lafer-Sousa, R., Hermann, K. L., & Conway, B. R. (2015). Striking individual differences in color perception uncovered by 'the dress' photograph. *Current Biology*, *25*(13), R545–R546. https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.04.053

Lamm, C., & Majdandi, J. (2015). The role of shared neural activations, mirror neurons, and morality in empathy – A critical comment. *Neuroscience Research*, *90*, 15–24. https://doi.org/10.1016/j.neures.2014.10.008

Land, E. H. (1977). The retinex theory of color vision. *Scientific American*, *237*(6), 108–129. https://www.jstor.org/stable/24953876

Lavine, M., & Schervish, M. J. (1999). Bayes factors : What they are and what they are not. *The American Statistician*, *53*(2), 119–122. https://doi.org/10.2307/2685729

Lazarus, R. S. (1993). From psychological stress to the emotions : A history of changing outlooks. *Annual Review of Psychology*, *44*(1), 1–22. https://doi.org/10.1146/annurev.ps.44.020193.000245

Lazarus, R. S. (1966). *Psychological stress and the coping process*. McGraw-Hill.

Lazarus, R. S. (1982). Thoughts on the relations between emotion and cognition. *American Psychologist*, *37*, 1019–1024. https://doi.org/10.1037/0003-066X.37.9.1019

LeDoux, J. E., Michel, M., & Lau, H. (2020). A little history goes a long way toward understanding why we study consciousness the way we do today. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *117*(13), 6976–6984. https://doi.org/10.1073/pnas.1921623117

Lee, M. D., & Wagenmakers, E.-J. (2013). *Bayesian cognitive modeling : A practical course*. Cambridge University Press.

Leon, E., Clarke, G., Callaghan, V., & Doctor, F. (2010). Affect-aware behaviour modelling and control inside an intelligent environment. *Pervasive and Mobile Computing*, *6*(5), 559–574. https://doi.org/10.1016/j.pmcj.2009.12.002

Leys, C., Ley, C., Klein, O., Bernard, P., & Licata, L. (2013). Detecting outliers : Do not use standard deviation around the mean, use absolute deviation around the median. *Journal of Experimental Social Psychology*, *49*(4), 764–766. https://doi.org/10.1016/j.jesp.2013.03.013

Li, K., Rüdiger, H., & Ziemssen, T. (2019). Spectral analysis of heart rate variability : Time window matters. *Frontiers in Neurology*, *10*. https://doi.org/10.3389/fneur.2019.00545

Livneh, Y., Sugden, A. U., Madara, J. C., Essner, R. A., Flores, V. I., Sugden, L. A., Resch, J. M., Lowell, B. B., & Andermann, M. L. (2020). Estimation of current and future physiological states in insular cortex. *Neuron*, *105*(6), 1094–1111.e10. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2019.12.027

Locke, J., Berkeley, G., & Hume, D. (1961). *The empiricists*. Anchor.

Logan, G. D. (1988). Toward an instance theory of automatization. *Psychological Review*, *95*, 492–527. https://doi.org/10.1037/0033-295X.95.4.492

Lohnas, L. J., Duncan, K., Doyle, W. K., Thesen, T., Devinsky, O., & Davachi, L. (2018). Time-resolved neural reinstatement and pattern separation during memory decisions in human hippocampus. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*(31), E7418–E7427. https://doi.org/10.1073/pnas.1717088115

Lojowska, M., Mulckhuyse, M., Hermans, E. J., & Roelofs, K. (2019). Unconscious processing of coarse visual information during anticipatory threat. *Consciousness and Cognition*, *70*, 50–56. https://doi.org/10.1016/j.concog.2019.01.018

Machado, A. V., Pereira, M. G., Souza, G. G. L., Xavier, M., Aguiar, C., Oliveira, L. de, & Mocaiber, I. (2021). Association between distinct coping styles and heart rate variability changes to an acute psychosocial stress task. *Scientific Reports*, *11*(1), 24025. https://doi.org/10.1038/s41598-021-03386-6

Machetanz, K., Berelidze, L., Guggenberger, R., & Gharabaghi, A. (2021). Transcutaneous auricular vagus nerve stimulation and heart rate variability : Analysis of parameters and targets. *Autonomic Neuroscience*, *236*, 102894. https://doi.org/10.1016/j.autneu.2021.102894

MacKinnon, S., Gevirtz, R., McCraty, R., & Brown, M. (2013). Utilizing heartbeat evoked potentials to identify cardiac regulation of vagal afferents during emotion and resonant breathing. *Applied Psychophysiology and Biofeedback*, *38*(4), 241–255. https://doi.org/10.1007/s10484-013-9226-5

Macmillan, N. A., & Creelman, C. D. (2005). *Detection theory : A user's guide, 2nd ed.* Lawrence Erlbaum Associates Publishers.

Magnon, V., & Corbara, B. (2022). When the "satisficing" is the new "fittest" : how a proscriptive definition of adaptation can change our view of cognition and culture. *The Science of Nature*, *109*(5), 42. https://doi.org/10.1007/s00114-022-01814-9

Magnon, V., Durand, E., Delorme-Badier, C., Dutheil, F., Izaute, M., & Vallet, G. (2022a). Un exercice de respiration pour améliorer l'accès lexical : rôle de l'anxiété, des fonctions exécutives et de la variabilité de la fréquence cardiaque. *Revue Neurologique*, *178*, S182. https://doi.org/10.1016/j.neurol.2022.02.120

Magnon, V., Dutheil, F., & Auxiette, C. (2018a). Sedentariness : A need for a definition. *Frontiers in Public Health*, *6*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpubh.2018.00372

Magnon, V., Dutheil, F., Chausse, P., & Vallet, G. T. (2022b). Mind your heart to bear the weight : Cardiac interoception predicts action-related visual perception when wearing a heavy backpack. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 17470218221145932. https://doi.org/10.1177/17470218221145932

Magnon, V., Dutheil, F., Tauveron, I., Mille, J., Baker, J. S., Brusseau, V., Silvert, L., Izaute, M., & Vallet, G. T. (2022c). Does an increase in physiological indexes predict better cognitive performance : the PhyCog randomised cross-over protocol in type 2 diabetes. *BMJ Open*, *12*(7), e060057. https://doi.org/10.1136/bmjopen-2021-060057

Magnon, V., Dutheil, F., & Vallet, G. T. (2021a). Benefits from one session of deep and slow breathing on vagal tone and anxiety in young and older adults. *Scientific Reports*, *11*(1), 19267. https://doi.org/10.1038/s41598-021-98736-9

Magnon, V., Dutheil, F., & Vallet, G. T. (2022d). The heart to make the right choice : Vagal (re)activity and recovery predict advantageous decision-making. *Physiology & Behavior*, *254*, 113911. https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2022.113911

Magnon, V., Mille, J., Dutheil, F., & Vallet, G. (2021b). "Mettre du cur/corps à l'ouvrage" : Une approche psycho-physiologique de la cognition incarnée. *Intellectica*, *74*.

Magnon, V., Mille, J., Purkart, R., Izaute, M., Chausse, P., Dutheil, F., & Vallet, G. T. (2022e). When does vagal activity benefit to the discrimination of highly overlapping memory traces ? *International Journal of Psychophysiology : Official Journal of the International Organization of Psychophysiology*, *177*, 61–66. https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2022.04.009

Magnon, V., Vallet, G. T., & Auxiette, C. (2018b). Sedentary behavior at work and cognitive functioning : A systematic review. *Frontiers in Public Health*, *6*, 1–14. https://doi.org/10.3389/fpubh.2018.00239

Magnon, V., Vallet, G. T., Benson, A., Mermillod, M., Chausse, P., Lacroix, A., Bouillon-Minois, J.-B., & Dutheil, F. (2022f). Does heart rate variability predict better executive functioning ? A systematic review and meta-analysis. *Cortex*, *155*, 218–236. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2022.07.008

Magnon, V., Vallet, G. T., Dutheil, F., & Auxiette, C. (2021c). Sedentary lifestyle matters as past sedentariness, not current sedentariness, predicts cognitive inhibition performance among college students : An exploratory study. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, *18*(14), 7649. https://doi.org/10.3390/ijerph18147649

Malekshahi, R., Seth, A., Papanikolaou, A., Mathews, Z., Birbaumer, N., Verschure,

P. F. M. J., & Caria, A. (2016). Differential neural mechanisms for early and late prediction error detection. *Scientific Reports*, *6*(1), 24350. https://doi.org/10.1038/srep24350

Maloney, J. C. (1985). Methodological Solipsism Reconsidered as a Research Strategy in Cognitive Psychology. *Philosophy of Science*, *52*(3), 451–469. https://doi.org/10.1086/289260

Manser, P., Thalmann, M., Adcock, M., Knols, R. H., & Bruin, E. D. de. (2021). Can Reactivity of Heart Rate Variability Be a Potential Biomarker and Monitoring Tool to Promote Healthy Aging ? A Systematic Review With Meta-Analyses. *Frontiers in Physiology*, *12*, 686129. https://doi.org/10.3389/fphys.2021.686129

Marko, M., Michalko, D., & Rieanský, I. (2019). Remote associates test : An empirical proof of concept. *Behavior Research Methods*, *51*(6), 2700–2711. https://doi.org/10.3758/s13428-018-1131-7

Mason, J. W., Ramseth, D. J., Chanter, D. O., Moon, T. E., Goodman, D. B., & Mendzelevski, B. (2007). Electrocardiographic reference ranges derived from 79,743 ambulatory subjects. *Journal of Electrocardiology*, *40*(3), 228–234. https://doi.org/10.1016/j.jelectrocard.2006.09.003

Mather, M., & Thayer, J. (2018). How heart rate variability affects emotion regulation brain networks. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *19*, 98–104. https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.12.017

Matthias, E., Schandry, R., Duschek, S., & Pollatos, O. (2009). On the relationship between interoceptive awareness and the attentional processing of visual stimuli. *International Journal of Psychophysiology*, *72*(2), 154–159. https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2008.12.001

Maturana, H. R., & Varela, F. J. (1991). *Autopoiesis and Cognition : The Realization of the Living*. Springer Science & Business Media.

May, R., McBerty, V., Zaky, A., & Gianotti, M. (2017). Vigorous physical activity predicts higher heart rate variability among younger adults. *Journal of Physiological Anthropology*, *36*(1), 24. https://doi.org/10.1186/s40101-017-0140-z

McCraty, R. (2022). Following the Rhythm of the Heart : HeartMath Institute's Path to HRV Biofeedback. *Applied Psychophysiology and Biofeedback*. https://doi.org/10.1007/s10484-022-09554-2

McCraty, R., Atkinson, M., Tiller, W. A., Rein, G., & Watkins, A. D. (1995). The effects of emotions on short-term power spectrum analysis of heart rate variability. *The American Journal of Cardiology*, *76*(14), 1089–1093. https:

//doi.org/10.1016/s0002-9149(99)80309-9

McCraty, R., & Childre, D. (2010). Coherence : Bridging personal, social, and global health. *Altern Ther Health Med*, *16*(4), 1024.

McCraty, R., & Shaffer, F. (2015). Heart rate variability : New perspectives on physiological mechanisms, assessment of self-regulatory capacity, and health risk. *Global Advances in Health and Medicine*, *4*(1), 46–61. https://doi.org/10.7453/gahmj.2014.073

McCraty, R., & Zayas, M. A. (2014). Cardiac coherence, self-regulation, autonomic stability, and psychosocial well-being. *Frontiers in Psychology*, *5*(1090), 1–13. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.01090

Meessen, J., Sütterlin, S., Gauggel, S., & Forkmann, T. (2018). Learning by heart-the relationship between resting vagal tone and metacognitive judgments : a pilot study. *Cognitive Processing*, *19*(4), 557–561. https://doi.org/10.1007/s10339-018-0865-6

Megías-Robles, A., Gutiérrez-Cobo, M. J., Cabello, R., Gómez-Leal, R., Baron-Cohen, S., & Fernández-Berrocal, P. (2020). The 'reading the mind in the eyes' test and emotional intelligence. *Royal Society Open Science*, *7*(9), 201305. https://doi.org/10.1098/rsos.201305

Mermillod, M., Vuilleumier, P., Peyrin, C., Alleysson, D., & Marendaz, C. (2009). The importance of low spatial frequency information for recognising fearful facial expressions. *Connection Science*, *21*(1), 75–83. https://doi.org/10.1080/09540090802213974

Mille, J., Brambati, S. M., Izaute, M., & Vallet, G. T. (2021a). Low-resolution neurocognitive aging and cognition : An embodied perspective. *Frontiers in Systems Neuroscience*, *15*, 78. https://doi.org/10.3389/fnsys.2021.687393

Mille, J., Magnon, V., Izaute, M., Chausse, P., Dutheil, F., & Vallet, G. (n.d.). First steps toward the french validation of the memory binding test (fMBT) : Adaptation,convergent validity and application to normal aging. *Topics in Cognitive Science*.

Mille, J., Magnon, V., Versace, R., & Vallet, G. (2021b). Les ń sens ż de la mémoire. *Intellectica*, *2021/1*(74), 185–209. https://intellectica.org/fr/les-sens-de-la-memoire

Miller, J. G., Xia, G., & Hastings, P. D. (2019). Resting heart rate variability is negatively associated with mirror neuron and limbic response to emotional faces. *Biological Psychology*, *146*, 107717. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2019.107717

Mirescu, ., & Harden, S. (2012). Photoplethysmography as a potential alternative to

electrocardiography for recording heart rate intervals used in variability analysis. *Journal of Medicine and Life*, *5*(Spec Issue), 123–128. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6880222/

Mitchell, K. J., & Johnson, M. K. (2009). Source monitoring 15 years later : What have we learned from fMRI about the neural mechanisms of source memory ? *Psychological Bulletin*, *135*(4), 638–677. https://doi.org/10.1037/a0015849

Miyake, A., & Friedman, N. P. (2012). The Nature and Organization of Individual Differences in Executive Functions : Four General Conclusions. *Current Directions in Psychological Science*, *21*(1), 8–14. https://doi.org/10.1177/0963721411429458

Miyake, A., Friedman, N. P., Emerson, M. J., Witzki, A. H., Howerter, A., & Wager, T. D. (2000). The unity and diversity of executive functions and their contributions to complex "Frontal Lobe" tasks : A latent variable analysis. *Cognitive Psychology*, *41*(1), 49–100. https://doi.org/10.1006/cogp.1999.0734

Morey, R. D., Rouder, J. N., Jamil, T., Urbanek, S., Forner, K., & Ly, A. (2021). *BayesFactor : Computation of bayes factors for common designs*. https://CRAN.R-project.org/package=BayesFactor

Moss, R., Sachse, F. B., Moreno-Galindo, E. G., Navarro-Polanco, R. A., Tristani-Firouzi, M., & Seemann, G. (2018). Modeling effects of voltage dependent properties of the cardiac muscarinic receptor on human sinus node function. *PLOS Computational Biology*, *14*(10), e1006438. https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006438

Mulder, J., & Olsson-Collentine, A. (2019). Simple Bayesian testing of scientific expectations in linear regression models. *Behavior Research Methods*, *51*(3), 1117–1130. https://doi.org/10.3758/s13428-018-01196-9

Mumford, D. (1991). On the computational architecture of the neocortex. *Biological Cybernetics*, *65*(2), 135–145. https://doi.org/10.1007/BF00202389

Nagel, T. (1998). Conceiving the Impossible and the Mind-Body Problem. *Philosophy*, *73*(3), 337–352. https://doi.org/10.1017/S0031819198000035

Nagel, T. (1974). What is it like to be a bat ? *Philosophical Review*, *83*(October), 43550. https://doi.org/10.2307/2183914

Nasreddine, Z. S., & Patel, B. B. (2016). Validation of Montreal Cognitive Assessment, MoCA, Alternate French Versions. *Canadian Journal of Neurological Sciences*, *43*(5), 665–671. https://doi.org/10.1017/cjn.2016.273

Nasreddine, Z. S., Phillips, N. A., Bédirian, V., Charbonneau, S., Whitehead, V., Collin, I., Cummings, J. L., & Chertkow, H. (2005). The montreal cognitive assessment, MoCA : A brief screening tool for mild cognitive impairment. *Jour-*

nal of the American Geriatrics Society, *53*(4), 695–699. https://doi.org/10.1111/j.1532-5415.2005.53221.x

Neves, G., Cooke, S. F., & Bliss, T. V. P. (2008). Synaptic plasticity, memory and the hippocampus : a neural network approach to causality. *Nature Reviews Neuroscience*, *9*(1), 65–75. https://doi.org/10.1038/nrn2303

Norman, K. A., & O'Reilly, R. C. (2003). Modeling hippocampal and neocortical contributions to recognition memory : a complementary-learning-systems approach. *Psychological Review*, *110*(4), 611–646. https://doi.org/10.1037/0033-295X.110.4.611

Nunan, D., Sandercock, G. R. H., & Brodie, D. A. (2010). A Quantitative Systematic Review of Normal Values for Short-Term Heart Rate Variability in Healthy Adults. *Pacing and Clinical Electrophysiology*, *33*(11), 1407–1417. https://doi.org/10.1111/j.1540-8159.2010.02841.x

Núñez, R., Allen, M., Gao, R., Miller Rigoli, C., Relaford-Doyle, J., & Semenuks, A. (2019). What happened to cognitive science ? *Nature Human Behaviour*, *3*(8), 782–791. https://doi.org/10.1038/s41562-019-0626-2

O'Leary, O. F., Ogbonnaya, E. S., Felice, D., Levone, B. R., C. Conroy, L., Fitzgerald, P., Bravo, J. A., Forsythe, P., Bienenstock, J., Dinan, T. G., & Cryan, J. F. (2018). The vagus nerve modulates BDNF expression and neurogenesis in the hippocampus. *European Neuropsychopharmacology*, *28*(2), 307–316. https://doi.org/10.1016/j.euroneuro.2017.12.004

Ogletree-Hughes, M. L., Stull, L. B., Sweet, W. E., Smedira, N. G., McCarthy, P. M., & Moravec, C. S. (2001a). Mechanical unloading restores beta-adrenergic responsiveness and reverses receptor downregulation in the failing human heart. *Circulation*, *104*(8), 881–886. https://doi.org/10.1161/hc3301.094911

Ogletree-Hughes, M. L., Stull, L. B., Sweet, W. E., Smedira, N. G., McCarthy, P. M., & Moravec, C. S. (2001b). Mechanical unloading restores beta-adrenergic responsiveness and reverses receptor downregulation in the failing human heart. *Circulation*, *104*(8), 881–886. https://doi.org/10.1161/hc3301.094911

Ogoh, S., & Tarumi, T. (2019). Cerebral blood flow regulation and cognitive function : a role of arterial baroreflex function. *The Journal of Physiological Sciences*, *69*(6), 813–823. https://doi.org/10.1007/s12576-019-00704-6

Oh, A., Duerden, E. G., & Pang, E. W. (2014). The role of the insula in speech and language processing. *Brain and Language*, *135*, 96–103. https://doi.org/10.1016/j.bandl.2014.06.003

Olsen, L. K., Moore, R. J., Bechmann, N. A., Ethridge, V. T., Gargas, N. M., Cunningham, S. D., Kuang, Z., Whicker, J. K., Rohan, J. G., & Hatcher-

Solis, C. N. (2022). Vagus nerve stimulation-induced cognitive enhancement : Hippocampal neuroplasticity in healthy male rats. *Brain Stimulation : Basic, Translational, and Clinical Research in Neuromodulation*, *15*(5), 1101–1110. https://doi.org/10.1016/j.brs.2022.08.001

Ottaviani, C., Zingaretti, P., Petta, A. M., Antonucci, G., Thayer, J. F., & Spitoni, G. F. (2019). Resting heart rate variability predicts inhibitory control above and beyond impulsivity. *Journal of Psychophysiology*, *33*(3), 198–206. https://doi.org/10.1027/0269-8803/a000222

Oveis, C., Cohen, A. B., Gruber, J., Shiota, M. N., Haidt, J., & Keltner, D. (2009). Resting respiratory sinus arrhythmia is associated with tonic positive emotionality. *Emotion (Washington, D.C.)*, *9*(2), 265–270. https://doi.org/10.1037/a0015383

Pace-Schott, E. F., Amole, M. C., Aue, T., Balconi, M., Bylsma, L. M., Critchley, H., Demaree, H. A., Friedman, B. H., Gooding, A. E. K., Gosseries, O., Jovanovic, T., Kirby, L. A. J., Kozlowska, K., Laureys, S., Lowe, L., Magee, K., Marin, M.-F., Merner, A. R., Robinson, J. L., … VanElzakker, M. B. (2019). Physiological feelings. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *103*, 267–304. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2019.05.002

Paparella, N., Alboni, P., Pirani, R., Cappato, R., Tomasi, A. M., & Masoni, A. (1986). Effects of autonomic blockade on dual atrioventricular nodal pathways pattern. *Journal of Electrocardiology*, *19*(3), 269–274. https://doi.org/10.1016/s0022-0736(86)80036-x

Park, G., Moon, E., Kim, D.-W., & Lee, S.-H. (2012a). Individual differences in cardiac vagal tone are associated with differential neural responses to facial expressions at different spatial frequencies : an ERP and sLORETA study. *Cognitive, Affective & Behavioral Neuroscience*, *12*(4), 777–793. https://doi.org/10.3758/s13415-012-0111-0

Park, G., & Thayer, J. F. (2014). From the heart to the mind : Cardiac vagal tone modulates top-down and bottom-up visual perception and attention to emotional stimuli. *Front Psychol*, *5*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00278

Park, G., Van Bavel, J. J., Vasey, M. W., Egan, E. J. L., & Thayer, J. F. (2012b). From the heart to the mind's eye : Cardiac vagal tone is related to visual perception of fearful faces at high spatial frequency. *Biological Psychology*, *90*(2), 171–178. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2012.02.012

Park, G., Van Bavel, J. J., Vasey, M. W., & Thayer, J. F. (2012c). Cardiac vagal tone predicts inhibited attention to fearful faces. *Emotion*, *12*, 1292–1302. https://doi.org/10.1037/a0028528

Park, G., Van Bavel, J. J., Vasey, M. W., & Thayer, J. F. (2013a). Cardiac vagal tone predicts attentional engagement to and disengagement from fearful faces. *Emotion*, *13*, 645–656. https://doi.org/10.1037/a0032971

Park, G., Vasey, M. W., Bavel, J. J. V., & Thayer, J. F. (2014). When tonic cardiac vagal tone predicts changes in phasic vagal tone : The role of fear and perceptual load. *Psychophysiology*, *51*(5), 419–426. https://doi.org/10.1111/psyp.12186

Park, G., Vasey, M. W., Van Bavel, J. J., & Thayer, J. F. (2013b). Cardiac vagal tone is correlated with selective attention to neutral distractors under load. *Psychophysiology*, *50*(4), 398–406. https://doi.org/10.1111/psyp.12029

Pascal, B. (2000). *Pensées*. Le Livre de Poche.

Pastore, R. E., Crawley, E., Skelly, M. A., & Berens, M. S. (2003). Signal detection theory analyses of semantic priming in word recognition. *Journal of Experimental Psychology : Human Perception and Performance*, *29*(6), 1251–1266. https://doi.org/10.1037/0096-1523.29.6.1251

Pezzulo, G., & Cisek, P. (2016). Navigating the affordance landscape : Feedback control as a process model of behavior and cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, *20*(6), 414–424. https://doi.org/10.1016/j.tics.2016.03.013

Pezzulo, G., Rigoli, F., & Friston, K. (2015). Active Inference, homeostatic regulation and adaptive behavioural control. *Progress in Neurobiology*, *134*, 17–35. https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2015.09.001

Pezzulo, G., Zorzi, M., & Corbetta, M. (2021). The secret life of predictive brains : What's spontaneous activity for ? *Trends in Cognitive Sciences*, *0*(0). https://doi.org/10.1016/j.tics.2021.05.007

Picciotto, M. R., Higley, M. J., & Mineur, Y. S. (2012). Acetylcholine as a neuromodulator : Cholinergic signaling shapes nervous system function and behavior. *Neuron*, *76*(1), 116–129. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.08.036

Pizzagalli, D. A., & Roberts, A. C. (2022). Prefrontal cortex and depression. *Neuropsychopharmacology*, *47*(1), 225–246. https://doi.org/10.1038/s41386-021-01101-7

Porges, S. W. (2009). The polyvagal theory : New insights into adaptive reactions of the autonomic nervous system. *Cleveland Clinic Journal of Medicine*, *76*(4 suppl 2), S86–S90. https://doi.org/10.3949/ccjm.76.s2.17

Porges, S. W. (2007). The polyvagal perspective. *Biological Psychology*, *74*(2), 116–143. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2006.06.009

Porges, S. W. (2003). The Polyvagal Theory : phylogenetic contributions to social behavior. *Physiology & Behavior*, *79*(3), 503–513. https://doi.org/10.101

6/s0031-9384(03)00156-2

Porges, S. W. (2001). The polyvagal theory : Phylogenetic substrates of a social nervous system. *International Journal of Psychophysiology*, *42*, 123–146. https://doi.org/10.1016/S0167-8760(01)00162-3

Porges, S. W., Doussard-Roosevelt, J. A., & Maiti, A. K. (1994). Vagal tone and the physiological regulation of emotion. *Monographs of the Society for Research in Child Development*, *59*(2-3), 167–186.

Preece, D. A., Becerra, R., Robinson, K., & Gross, J. J. (2020). The emotion regulation questionnaire : Psychometric properties in general community samples. *Journal of Personality Assessment*, *102*(3), 348–356. https://doi.org/10.1080/00223891.2018.1564319

Proffitt, D. R. (2006). Embodied perception and the economy of action. *Perspect Psychol Sci*, *1*(2), 110122. https://doi.org/10.1111/j.1745-6916.2006.00008.x

Proffitt, D. R. (2009). Affordances matter in geographical slant perception. *Psychonomic Bulletin & Review*, *16*(5), 970–972. https://doi.org/10.3758/PBR.16.5.970

Proffitt, D. R., Bhalla, M., Gossweiler, R., & Midgett, J. (1995). Perceiving geographical slant. *Psychon Bull Rev*, *2*(4), 409428. https://doi.org/10.3758/BF03210980

Proffitt, D. R., Creem, S. H., & Zosh, W. D. (2001). Seeing mountains in mole hills : Geographical-slant perceptions. *Psychological Science*, *12*(5), 418–423. https://doi.org/10.1111/1467-9280.00377

Purkart, R., Mille, J., Versace, R., & Vallet, G. T. (2021). Playing "guess who ?" : When an episodic specificity induction increases trace distinctiveness and reduces memory errors during event reconstruction. *Memory*, *0*(0), 1–14. https://doi.org/10.1080/09658211.2021.2014527

Quintana, D. S., Elstad, M., Kaufmann, T., Brandt, C. L., Haatveit, B., Haram, M., Nerhus, M., Westlye, L. T., & Andreassen, O. A. (2016). Resting-state high-frequency heart rate variability is related to respiratory frequency in individuals with severe mental illness but not healthy controls. *Scientific Reports*, *6*(1), 37212. https://doi.org/10.1038/srep37212

Quintana, D. S., Guastella, A. J., Outhred, T., Hickie, I. B., & Kemp, A. H. (2012). Heart rate variability is associated with emotion recognition : Direct evidence for a relationship between the autonomic nervous system and social cognition. *International Journal of Psychophysiology : Official Journal of the International Organization of Psychophysiology*, *86*(2), 168–172. https://doi.org/10.101

6/j.ijpsycho.2012.08.012

Quintana, D. S., & Heathers, J. A. J. (2014). Considerations in the assessment of heart rate variability in biobehavioral research. *Frontiers in Psychology*, *5*, 805. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00805

Rainville, P., Bechara, A., Naqvi, N., & Damasio, A. R. (2006). Basic emotions are associated with distinct patterns of cardiorespiratory activity. *International Journal of Psychophysiology*, *61*(1), 5–18. https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2005.10.024

Ramírez, E., Ortega, A. R., & Reyes Del Paso, G. A. (2015). Anxiety, attention, and decision making : The moderating role of heart rate variability. *International Journal of Psychophysiology*, *98*(3, Part 1), 490–496. https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2015.10.007

Rao, R. P. N., & Ballard, D. H. (1999). Predictive coding in the visual cortex : a functional interpretation of some extra-classical receptive-field effects. *Nature Neuroscience*, *2*(1), 79–87. https://doi.org/10.1038/4580

Reagh, Z. M., Roberts, J. M., Ly, M., DiProspero, N., Murray, E., & Yassa, M. A. (2014). Spatial discrimination deficits as a function of mnemonic interference in aged adults with and without memory impairment. *Hippocampus*, *24*(3), 303–314. https://doi.org/10.1002/hipo.22224

Reichardt, R., Polner, B., & Simor, P. (2020). Novelty manipulations, memory performance, and predictive coding : The role of unexpectedness. *Frontiers in Human Neuroscience*, *14*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnhum.2020.00152

Rey, A. E., Dabic, S., Versace, R., & Navarro, J. (2016). The Reactivation of Motion influences Size Categorization in a Visuo-Haptic Illusion. *The American Journal of Psychology*, *129*, 235–243. https://doi.org/10.5406/amerjpsyc.129.3.0235

Reynard, A., Gevirtz, R., Berlow, R., Brown, M., & Boutelle, K. (2011). Heart rate variability as a marker of self-regulation. *Applied Psychophysiology and Biofeedback*, *36*(3), 209–215. https://doi.org/10.1007/s10484-011-9162-1

Riou, B., Rey, A. E., Vallet, G. T., Cuny, C., & Versace, R. (2015). Perceptual processing affects the reactivation of a sensory dimension during a categorization task. *Quarterly Journal of Experimental Psychology (2006)*, *68*(6), 1223–1230. https://doi.org/10.1080/17470218.2014.978876

Ripley, B., Venables, B., Bates, D. M., ca 1998), K. H. (partial. port, ca 1998), A. G. (partial. port, & Firth, D. (2022). *MASS : Support functions and datasets for venables and ripley's MASS*. https://CRAN.R-project.org/package=MASS

Roediger, H. L., & McDermott, K. B. (1995). Creating false memories : Remembering words not presented in lists. *Journal of Experimental Psychology : Learning, Memory, and Cognition*, *21*(4), 803–814. https://doi.org/10.1037/0278-7393.21.4.803

Rolls, E. (2013). The mechanisms for pattern completion and pattern separation in the hippocampus. *Frontiers in Systems Neuroscience*, *7*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnsys.2013.00074

Rosas-Ballina, M., Olofsson, P. S., Ochani, M., Valdés-Ferrer, S. I., Levine, Y. A., Reardon, C., Tusche, M. W., Pavlov, V. A., Andersson, U., Chavan, S., Mak, T. W., & Tracey, K. J. (2011). Acetylcholine-synthesizing T cells relay neural signals in a vagus nerve circuit. *Science*, *334*(6052), 98–101. https://doi.org/10.1126/science.1209985

RStudio Team. (2020). *RStudio : Integrated development environment for r*. RStudio, PBC. http://www.rstudio.com/

Russo, M. A., Santarelli, D. M., & O'Rourke, D. (2017). The physiological effects of slow breathing in the healthy human. *Breathe (Sheff)*, *13*(4), 298309. https://doi.org/10.1183/20734735.009817

Salehinejad, M. A., Ghanavati, E., Rashid, M. H. A., & Nitsche, M. A. (2021). Hot and cold executive functions in the brain : A prefrontal-cingular network. *Brain and Neuroscience Advances*, *5*, 23982128211007769. https://doi.org/10.1177/23982128211007769

Salomon, R., Ronchi, R., Dönz, J., Bello-Ruiz, J., Herbelin, B., Martet, R., Faivre, N., Schaller, K., & Blanke, O. (2016). The Insula Mediates access to awareness of visual stimuli presented synchronously to the heartbeat. *The Journal of Neuroscience : The Official Journal of the Society for Neuroscience*, *36*(18), 5115–5127. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4262-15.2016

Same, R. V., Feldman, D. I., Shah, N., Martin, S. S., Al Rifai, M., Blaha, M. J., Graham, G., & Ahmed, H. M. (2015). Relationship between sedentary behavior and cardiovascular risk. *Current Cardiology Reports*, *18*(1), 6. https://doi.org/10.1007/s11886-015-0678-5

Samuels, M. A. (2007). The brain–heart connection. *Circulation*, *116*(1), 77–84. https://doi.org/10.1161/CIRCULATIONAHA.106.678995

Sanders, T. H., Weiss, J., Hogewood, L., Chen, L., Paton, C., McMahan, R. L., & Sweatt, J. D. (2019). Cognition-Enhancing Vagus Nerve Stimulation Alters the Epigenetic Landscape. *Journal of Neuroscience*, *39*(18), 3454–3469. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2407-18.2019

Saul, J. (1990). Beat-to-beat variations of heart rate reflect modulation of cardiac

autonomic outflow. *Physiology*, *5*(1), 32–37. https://doi.org/10.1152/physiologyonline.1990.5.1.32

Schachter, S., & Singer, J. E. (1962). Cognitive, social, and physiological determinants of emotional state. *Psychological Review*, *69*, 379–399. https://doi.org/10.1037/h0046234

Schiebener, J., Wegmann, E., Gathmann, B., Laier, C., Pawlikowski, M., & Brand, M. (2014). Among three different executive functions, general executive control ability is a key predictor of decision making under objective risk. *Frontiers in Psychology*, *5*. https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpsyg.2014.01386

Schlichting, C. D., & Wund, M. A. (2014). Phenotypic plasticity and epigenetic marking : An assessment of evidence for genetic accommodation. *Evolution ; International Journal of Organic Evolution*, *68*(3), 656–672. https://doi.org/10.1111/evo.12348

Schnall, S., Zadra, J. R., & Proffitt, D. R. (2010). Direct evidence for the economy of action : Glucose and the perception of geographical slant. *Perception*, *39*(4), 464482. https://doi.org/10.1068/p6445

Schrödinger, E. (1967). *What is life ? The physical aspect of the living cell & mind and matter*. Cambridge at the University Press.

Schultz, S. (1996). Homeostasis, humpty dumpty, and integrative biology. *Physiology*, *11*(5), 238–246. https://doi.org/10.1152/physiologyonline.1996.11.5.238

Schuurmans, A. A. T., Looff, P. de, Nijhof, K. S., Rosada, C., Scholte, R. H. J., Popma, A., & Otten, R. (2020). Validity of the Empatica E4 wristband to measure heart rate variability (HRV) parameters : A comparison to electrocardiography (ECG). *Journal of Medical Systems*, *44*(11), 190. https://doi.org/10.1007/s10916-020-01648-w

Scofield, J. E., Buchanan, E. M., & Kostic, B. (2018). A meta-analysis of the survival-processing advantage in memory. *Psychonomic Bulletin & Review*, *25*(3), 997–1012. https://doi.org/10.3758/s13423-017-1346-0

Scrocco, C., Bezzina, C. R., Ackerman, M. J., & Behr, E. R. (2021). Genetics and genomics of arrhythmic risk : current and future strategies to prevent sudden cardiac death. *Nature Reviews Cardiology*, *18*(11), 774–784. https://doi.org/10.1038/s41569-021-00555-y

Segerstrom, S. C., & Nes, L. S. (2007). Heart rate variability reflects self-regulatory strength, effort, and fatigue. *Psychological Science*, *18*(3), 275–281. https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2007.01888.x

Sekar, B., Critchley, W. R., Williams, S. G., & Shaw, S. M. (2013). Should We Consider Heart Rate Reduction in Cardiac Transplant Recipients ? *Clinical Cardiology*, *36*(2), 68–73. https://doi.org/10.1002/clc.22048

Selemon, L. D., & Zecevic, N. (2015). Schizophrenia : a tale of two critical periods for prefrontal cortical development. *Translational Psychiatry*, *5*(8), e623–e623. https://doi.org/10.1038/tp.2015.115

Selye, H. (1936). A syndrome produced by diverse nocuous agents. *Nature*, *138*(3479), 32. https://doi.org/10.1038/138032a0

Seth, A. K. (2013). Interoceptive inference, emotion, and the embodied self. *Trends in Cognitive Sciences*, *17*(11), 565–573. https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.09.007

Seth, A. K., & Friston, K. J. (2016). Active interoceptive inference and the emotional brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, *371*(1708). https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0007

Sevoz-Couche, C., & Laborde, S. (2022). Heart rate variability and slow-paced breathing :when coherence meets resonance. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *135*, 104576. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2022.104576

Shaffer, F., & Ginsberg, J. P. (2017). An overview of heart rate variability metrics and norms. *Frontiers in Public Health*, *5*, 258. https://doi.org/10.3389/fpubh.2017.00258

Shaffer, F., McCraty, R., & Zerr, C. L. (2014). A healthy heart is not a metronome : An integrative review of the heart's anatomy and heart rate variability. *Frontiers in Psychology*, *5*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.01040

Shahane, A. D., LeRoy, A. S., Denny, B. T., & Fagundes, C. P. (2020). Connecting cognition, cardiology, and chromosomes : Cognitive reappraisal impacts the relationship between heart rate variability and telomere length in CD8+CD28– cells. *Psychoneuroendocrinology*, *112*, 104517. https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2019.104517

Shapley, R., & Hawken, M. J. (2011). Color in the Cortex : single- and double-opponent cells. *Vision Research*, *51*(7), 701–717. https://doi.org/10.1016/j.visres.2011.02.012

Shiroma Eric J., & Lee I-Min. (2010). Physical activity and cardiovascular health. *Circulation*, *122*(7), 743752. https://doi.org/10.1161/CIRCULATIONAHA.109.914721

Silvani, A., Calandra-Buonaura, G., Dampney, R. A. L., & Cortelli, P. (2016). Brain–heart interactions : Physiology and clinical implications. *Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering*

Sciences, *374*(2067), 20150181. https://doi.org/10.1098/rsta.2015.0181

Sklerov, M., Dayan, E., & Browner, N. (2019). Functional neuroimaging of the central autonomic network : recent developments and clinical implications. *Clinical Autonomic Research : Official Journal of the Clinical Autonomic Research Society*, *29*(6), 555–566. https://doi.org/10.1007/s10286-018-0577-0

Smith, R., Thayer, J. F., Khalsa, S. S., & Lane, R. D. (2017). The hierarchical basis of neurovisceral integration. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *75*, 274–296. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.02.003

Smith, T. W., Deits-Lebehn, C., Williams, P. G., Baucom, B. R. W., & Uchino, B. N. (2020). Toward a social psychophysiology of vagally mediated heart rate variability : Concepts and methods in self-regulation, emotion, and interpersonal processes. *Social and Personality Psychology Compass*, *14*(3), e12516. https://doi.org/10.1111/spc3.12516

Smucny, J., Dienel, S. J., Lewis, D. A., & Carter, C. S. (2022). Mechanisms underlying dorsolateral prefrontal cortex contributions to cognitive dysfunction in schizophrenia. *Neuropsychopharmacology*, *47*(1), 292–308. https://doi.org/10.1038/s41386-021-01089-0

Song, Y., Yao, M., Kemprecos, H., Byrne, Á., Xiao, Z., Zhang, Q., Singh, A., Wang, J., & Chen, Z. S. (2021). Predictive coding models for pain perception. *Journal of Computational Neuroscience*, *49*(2), 107–127. https://doi.org/10.1007/s10827-021-00780-x

Spangler, D. P., Gamble, K. R., McGinley, J. J., Thayer, J. F., & Brooks, J. R. (2018a). Intra-individual variability in vagal control is associated with response inhibition under stress. *Frontiers in Human Neuroscience*, *12*, 475. https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00475

Spangler, D. P., & McGinley, J. J. (2020). Vagal flexibility mediates the association between resting vagal activity and cognitive performance stability across varying socioemotional demands. *Frontiers in Psychology*, *11*. https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpsyg.2020.02093

Spangler, D. P., Williams, D. P., Speller, L. F., Brooks, J. R., & Thayer, J. F. (2018b). Resting heart rate variability is associated with ex-Gaussian metrics of intra-individual reaction time variability. *International Journal of Psychophysiology*, *125*, 10–16. https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2018.01.009

Stanislaw, H., & Todorov, N. (1999). Calculation of signal detection theory measures. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, *31*(1), 137–149. https://doi.org/10.3758/BF03207704

Stanley, J., Peake, J. M., & Buchheit, M. (2013). Cardiac parasympathetic reactiva-

tion following exercise : implications for training prescription. *Sports Medicine (Auckland, N.Z.)*, *43*(12), 1259–1277. https://doi.org/10.1007/s40279-013-0083-4

Starcke, K., & Brand, M. (2012). Decision making under stress : A selective review. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *36*(4), 1228–1248. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2012.02.003

Sterzer, P., & Kleinschmidt, A. (2010). Anterior insula activations in perceptual paradigms : often observed but barely understood. *Brain Structure & Function*, *214*(5-6), 611–622. https://doi.org/10.1007/s00429-010-0252-2

Stevenson, R. F., Reagh, Z. M., Chun, A. P., Murray, E. A., & Yassa, M. A. (2020). Pattern separation and source memory engage distinct hippocampal and neocortical regions during retrieval. *Journal of Neuroscience*, *40*(4), 843–851. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0564-19.2019

Streeter, A. J., Lin, N. X., Crathorne, L., Haasova, M., Hyde, C., Melzer, D., & Henley, W. E. (2017). Adjusting for unmeasured confounding in nonrandomized longitudinal studies : a methodological review. *Journal of Clinical Epidemiology*, *87*, 23–34. https://doi.org/10.1016/j.jclinepi.2017.04.022

Tahsili-Fahadan, P., & Geocadin, R. G. (2017). Heart–brain axis. *Circulation Research*, *120*(3), 559–572. https://doi.org/10.1161/CIRCRESAHA.116.308446

Tallon-Baudry, C., Campana, F., Park, H.-D., & Babo-Rebelo, M. (2018). The neural monitoring of visceral inputs, rather than attention, accounts for first-person perspective in conscious vision. *Cortex*, *102*, 139–149. https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.05.019

Tan, J. P. H., Beilharz, J. E., Vollmer-Conna, U., & Cvejic, E. (2019). Heart rate variability as a marker of healthy ageing. *International Journal of Cardiology*, *275*, 101–103. https://doi.org/10.1016/j.ijcard.2018.08.005

Tarvainen, M. P., Niskanen, J.-P., Lipponen, J. A., Ranta-Aho, P. O., & Karjalainen, P. A. (2014). Kubios HRV-heart rate variability analysis software. *Computer Methods and Programs in Biomedicine*, *113*(1), 210–220. https://doi.org/10.1016/j.cmpb.2013.07.024

Task Force Report. (1996). Heart rate variability : Standards of measurement, physiological interpretation, and clinical use. *Circulation*, *93*(5), 1043–1065. https://doi.org/10.1161/01.CIR.93.5.1043

Tay, P. K. C. (2015). The adaptive value associated with expressing and perceiving angry-male and happy-female faces. *Frontiers in Psychology*, *6*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyg.2015.00851

Thayer, J. F., Åhs, F., Fredrikson, M., Sollers, J. J., & Wager, T. D. (2012). A

meta-analysis of heart rate variability and neuroimaging studies : Implications for heart rate variability as a marker of stress and health. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *36*(2), 747–756. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.11.009

Thayer, J. F., Hansen, A. L., Saus-Rose, E., & Johnsen, B. H. (2009). Heart rate variability, prefrontal neural function, and cognitive performance : The neurovisceral integration perspective on self-regulation, adaptation, and health. *Annals of Behavioral Medicine : A Publication of the Society of Behavioral Medicine*, *37*(2), 141–153. https://doi.org/10.1007/s12160-009-9101-z

Thayer, J. F., & Lane, R. D. (2000). A model of neurovisceral integration in emotion regulation and dysregulation. *Journal of Affective Disorders*, *61*(3), 201–216. https://doi.org/10.1016/s0165-0327(00)00338-4

Thayer, J. F., & Sternberg, E. (2006). Beyond heart rate variability : Vagal regulation of allostatic systems. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1088*, 361–372. https://doi.org/10.1196/annals.1366.014

Thompson, E. (2005). Sensorimotor subjectivity and the enactive approach to experience. *Phenomenology and the Cognitive Sciences*, *4*(4), 407–427. https://doi.org/10.1007/s11097-005-9003-x

Thompson, E., & Varela, F. J. (2001). Radical embodiment : Neural dynamics and consciousness. *Trends in Cognitive Sciences*, *5*(10), 418–425. https://doi.org/10.1016/s1364-6613(00)01750-2

Tiller, W. A., McCraty, R., & Atkinson, M. (1996). Cardiac coherence : a new, noninvasive measure of autonomic nervous system order. *Alternative Therapies in Health and Medicine*, *2*(1), 52–65.

Toplak, M. E., Sorge, G. B., Benoit, A., West, R. F., & Stanovich, K. E. (2010). Decision-making and cognitive abilities : A review of associations between Iowa Gambling Task performance, executive functions, and intelligence. *Clinical Psychology Review*, *30*(5), 562–581. https://doi.org/10.1016/j.cpr.2010.04.002

Tzakis, N., & Holahan, M. R. (2019). Social memory and the role of the hippocampal CA2 region. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, *13*, 233. https://doi.org/10.3389/fnbeh.2019.00233

Umeda, S., Tochizawa, S., Shibata, M., & Terasawa, Y. (2016). Prospective memory mediated by interoceptive accuracy : A psychophysiological approach. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *371*(1708). https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0005

Uttal, W. R. (2004). *Dualism : The original sin of cognitivism*. Lawrence Erlbaum

Associates Publishers.

Vallet, G. T. (2015). Embodied cognition of aging. *Frontiers in Psychology*, *6*. https://doi.org/10.3389/fpsyg.2015.00463

Van Diest, I., Verstappen, K., Aubert, A. E., Widjaja, D., Vansteenwegen, D., & Vlemincx, E. (2014). Inhalation/Exhalation ratio modulates the effect of slow breathing on heart rate variability and relaxation. *Applied Psychophysiology and Biofeedback*, *39*(3), 171–180. https://doi.org/10.1007/s10484-014-9253-x

Varela, F. G., Maturana, H. R., & Uribe, R. (1974). Autopoiesis : The organization of living systems, its characterization and a model. *Biosystems*, *5*(4), 187–196. https://doi.org/10.1016/0303-2647(74)90031-8

Varela, F. J., & Thompson, E. (1990). Color vision : A case study in the Foundations of Cognitive Science. *Revue de Synthèse*, *111*(1), 129–138. https://doi.org/10.1007/BF03181032

Varela, F. J., Thompson, E., & Rosch, E. (1991). *The embodied mind : Cognitive science and human experience*. MIT Press.

Veroniki, A. A., Jackson, D., Viechtbauer, W., Bender, R., Bowden, J., Knapp, G., Kuss, O., Higgins, J. P., Langan, D., & Salanti, G. (2016). Methods to estimate the between-study variance and its uncertainty in meta-analysis. *Research Synthesis Methods*, *7*(1), 55–79. https://doi.org/10.1002/jrsm.1164

Versace, R. (2021). L'espace-temps cognitif. Introduction au volume. *Intellectica*, *2021/1*(74), 7–22. https://intellectica.org/fr/l-espace-temps-cognitif-introduction-au-volume

Versace, R., Brouillet, D., & Vallet, G. (2018). *Cognition incarnée : Une cognition située et projetée*. Mardaga.

Versace, R., Vallet, G. T., Riou, B., Lesourd, M., Labeye, É., & Brunel, L. (2014). Act-in : An integrated view of memory mechanisms. *Journal of Cognitive Psychology*, *26*(3), 280–306. https://doi.org/10.1080/20445911.2014.892113

Vuilleumier, P., Armony, J. L., Driver, J., & Dolan, R. J. (2003). Distinct spatial frequency sensitivities for processing faces and emotional expressions. *Nature Neuroscience*, *6*(6), 624–631. https://doi.org/10.1038/nn1057

Wagenmakers, E.-J., Marsman, M., Jamil, T., Ly, A., Verhagen, J., Love, J., Selker, R., Gronau, Q. F., míra, M., Epskamp, S., Matzke, D., Rouder, J. N., & Morey, R. D. (2018). Bayesian inference for psychology. Part I : Theoretical advantages and practical ramifications. *Psychonomic Bulletin & Review*, *25*(1), 35–57. https://doi.org/10.3758/s13423-017-1343-3

Wagner-Skacel, J., Riedl, D., Kampling, H., & Lampe, A. (2022). Mentalization and dissociation after adverse childhood experiences. *Scientific Reports*, *12*(1),

6809. https://doi.org/10.1038/s41598-022-10787-8

Wallace, D. C. (2013). Bioenergetics in human evolution and disease : Implications for the origins of biological complexity and the missing genetic variation of common diseases. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, *368*(1622). https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0267

Wamain, Y., Corveleyn, X., Ott, L., & Coello, Y. (2019). Does the motor system contribute to the perception of changes in objects visual attributes ? The neural dynamics of sensory binding by action. *Neuropsychologia*, *132*, 107121. https://doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2019.107121

Wassmann, C. (2010). Reflections on the "body loop" : Carl georg lange's theory of emotion. *Cognition and Emotion*, *24*(6), 974–990. https://doi.org/10.1080/02699930903052744

Watt, I. N., Montgomery, M. G., Runswick, M. J., Leslie, A. G. W., & Walker, J. E. (2010). Bioenergetic cost of making an adenosine triphosphate molecule in animal mitochondria. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(39), 16823–16827. https://doi.org/10.1073/pnas.1011099107

Wehrwein, E. A., Orer, H. S., & Barman, S. M. (2016). Overview of the anatomy, physiology, and pharmacology of the autonomic nervous. *Comprehensive Physiology*, *6*(3), 1239–1278. https://doi.org/10.1002/cphy.c150037

Whitehurst, L. N., Cellini, N., McDevitt, E. A., Duggan, K. A., & Mednick, S. C. (2016). Autonomic activity during sleep predicts memory consolidation in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(26), 7272–7277. https://doi.org/10.1073/pnas.1518202113

Whittlesea, B. W., & Cantwell, A. L. (1987). Enduring influence of the purpose of experiences : Encoding-retrieval interactions in word and pseudoword perception. *Memory & Cognition*, *15*, 465–472. https://doi.org/10.3758/BF03198380

Williams, D. P., Cash, C., Rankin, C., Bernardi, A., Koenig, J., & Thayer, J. F. (2015). Resting heart rate variability predicts self-reported difficulties in emotion regulation : A focus on different facets of emotion regulation. *Frontiers in Psychology*, *6*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyg.2015.00261

Williams, H. (2021). Husserlian empathy and embodied simulation. *Theory & Psychology*, *31*(2), 290–309. https://doi.org/10.1177/0959354320966640

Williams, P. G., Cribbet, M. R., Tinajero, R., Rau, H. K., Thayer, J. F., & Suchy, Y. (2019). The association between individual differences in executive functioning and resting high-frequency heart rate variability. *Biological Psychology*, *148*,

107772. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2019.107772

Wilson, M. (2002). Six views of embodied cognition. *Psychonomic Bulletin & Review*, *9*(4), 625–636. https://doi.org/10.3758/BF03196322

Witt, J. K. (2011). Action's effect on perception. *Current Directions in Psychological Science*, *20*(3), 201–206. https://doi.org/10.1177/0963721411408770

Witt, J. K. (2017). Action potential influences spatial perception : Evidence for genuine top-down effects on perception. *Psychonomic Bulletin & Review*, *24*(4), 999–1021. https://doi.org/10.3758/s13423-016-1184-5

Witt, J. K., & Proffitt, D. R. (2005). See the ball, hit the ball : Apparent ball size is correlated with batting average. *Psychological Science*, *16*(12), 937–938. https://doi.org/10.1111/j.1467-9280.2005.01640.x

Wolf, V., Kühnel, A., Teckentrup, V., Koenig, J., & Kroemer, N. B. (2021). Does transcutaneous auricular vagus nerve stimulation affect vagally mediated heart rate variability ? A living and interactive Bayesian meta-analysis. *Psychophysiology*, *58*(11), e13933. https://doi.org/10.1111/psyp.13933

Wong, P. C. M., Parsons, L. M., Martinez, M., & Diehl, R. L. (2004). The Role of the Insular Cortex in Pitch Pattern Perception : The Effect of Linguistic Contexts. *Journal of Neuroscience*, *24*(41), 9153–9160. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2225-04.2004

Wu, Y., Gu, R., Yang, Q., & Luo, Y. (2019). How do amusement, anger and fear influence heart rate and heart rate variability ? *Frontiers in Neuroscience*, *13*. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnins.2019.01131

Xing, W., Lü, W., & Wang, Z. (2020). Trait impulsiveness and response inhibition in young adults : Moderating role of resting respiratory sinus arrhythmia. *International Journal of Psychophysiology*, *149*, 1–7. https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2019.12.013

Yassa, M. A., & Stark, C. E. L. (2011). Pattern separation in the hippocampus. *Trends in Neurosciences*, *34*(10), 515–525. https://doi.org/10.1016/j.tins.2011.06.006

Yu, C., & Yao, W. (2017). Robust linear regression : A review and comparison. *Communications in Statistics - Simulation and Computation*, *46*(8), 6261–6282. https://doi.org/10.1080/03610918.2016.1202271

Zaccaro, A., Piarulli, A., Laurino, M., Garbella, E., Menicucci, D., Neri, B., & Gemignani, A. (2018). How breath-control can change your life : A systematic review on psycho-physiological correlates of slow breathing. *Frontiers in Human Neuroscience*, *12*. https://doi.org/10.3389/fnhum.2018.00353

Zahn, D., Adams, J., Krohn, J., Wenzel, M., Mann, C. G., Gomille, L. K., Jacobi-

Scherbening, V., & Kubiak, T. (2016). Heart rate variability and self-control—A meta-analysis. *Biological Psychology*, *115*, 9–26. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2015.12.007

Zamariola, G., Vlemincx, E., Corneille, O., & Luminet, O. (2018). Relationship between interoceptive accuracy, interoceptive sensibility, and alexithymia. *Personality and Individual Differences*, *125*, 14–20. https://doi.org/10.1016/j.paid.2017.12.024

Zhou, Y., Fan, L., Qiu, C., & Jiang, T. (2015). Prefrontal cortex and the dysconnectivity hypothesis of schizophrenia. *Neuroscience Bulletin*, *31*(2), 207–219. https://doi.org/10.1007/s12264-014-1502-8

Zhu, J., Ji, L., & Liu, C. (2019). Heart rate variability monitoring for emotion and disorders of emotion. *Physiological Measurement*, *40*(6), 064004. https://doi.org/10.1088/1361-6579/ab1887

Zigmond, A. S., & Snaith, R. P. (1983). The hospital anxiety and depression scale. *Acta Psychiatr Scand*, *67*(6), 361370. https://doi.org/10.1111/j.1600-0447.1983.tb09716.x