



**HAL**  
open science

## “ Mettre du cœur/corps à l’ouvrage ” : une approche psycho-physiologique de la cognition incarnée

Valentin Magnon, Jordan Mille, Frédéric Dutheil, Guillaume T. Vallet

### ► To cite this version:

Valentin Magnon, Jordan Mille, Frédéric Dutheil, Guillaume T. Vallet. “ Mettre du cœur/corps à l’ouvrage ” : une approche psycho-physiologique de la cognition incarnée. *Intellectica - La revue de l’Association pour la Recherche sur les sciences de la Cognition (ARCo)*, 2021, 74, pp.51-78. hal-03403851

**HAL Id: hal-03403851**

**<https://hal.science/hal-03403851>**

Submitted on 26 Oct 2021

**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.

## « Mettre du cœur/corps à l'ouvrage » : une approche psycho-physiologique de la cognition incarnée.

Valentin MAGNON, Jordan MILLE, Frédéric DUTHEIL et Guillaume T. VALLET  
*Université Clermont Auvergne, LAPSCO, CNRS, UMR 6024, Clermont-Ferrand (France)*

5

### Résumé

La cognition est ancrée dans le corps selon l'approche incarnée de la cognition. L'étude du corps dans les travaux s'inscrivant dans cette approche s'est toutefois généralement limitée à le considérer comme un objet moteur (e.g. effet du geste ou de la posture). Les études réalisées dans le champ de la psycho-physiologie qui ont plus spécifiquement exploré le rôle des variables physiologiques dans le fonctionnement du système nerveux central et de la cognition ne s'inscrivent pas dans un cadre de cognition incarnée. Les passerelles entre ces champs pourraient être établies grâce à une approche intégrative de ces données dans un cadre épistémique incarné. Cet article propose ainsi une interprétation intégrative des mécanismes psycho-physiologiques impliqués dans l'autorégulation du système cognitif lors de l'interaction avec le milieu (i.e. autopoïèse). La principale originalité de cette proposition est de défendre l'épigénétique en tant que mémoire corporelle qui serait l'un des principaux moteurs de cette autorégulation du fait de son influence sur la physiologie suite à l'interaction avec le milieu et de la possible répercussion de cette influence sur le système cognitif.

Mot-clés : cognition incarnée, psycho-physiologie, épigénétique, intéroception, neuropsychologie

### 25 Abstract

Cognition is rooted in the body according to embodied cognition view. Research within this approach has studied the body primarily under the scope of motricity (e.g. effect of gesture, posture). Studies in the field of psycho-physiology have investigated the role of physiological variables in the functioning of the central nervous system without proposing an "embodied" reading. Bridges between these fields could be built through an integrative approach of these data within an embodied epistemic framework. This article thus proposes an integrative interpretation of the psycho-physiological mechanisms involved in the self-regulation of the cognitive system during interaction with the environment (i.e. autopoiesis). The main originality of this proposal is to defend epigenetics as a bodily memory that would be one of the main drivers of this self-regulation because of its influence on physiology following the interaction with the environment and the possible repercussion of this influence on the cognitive system.

Keywords : embodied cognition, psycho-physiology, epigenetics, interoception, neuropsychology

40

*Le corps détermine la cognition* : tel est le postulat principal de l'approche incarnée de la cognition (étymologiquement de *caro, carnis* en latin signifiant rentrer *dans la chair*). Ainsi, la capacité à percevoir et à agir sur le monde extérieur, autrement dit à interagir avec lui sont au cœur du fonctionnement cognitif. Or, l'aptitude d'un individu à interagir avec son

45 environnement résulte des caractéristiques physiologiques qui constituent son organisme. Par exemple, une bonne endurance cardiorespiratoire permet à un coureur de parcourir de longues distances. Les paramètres physiologiques déterminent le niveau d'adaptation au milieu, comprenant d'une part les ressources bioénergétiques à disposition (et l'utilisation efficiente de cette bioénergie) et d'autre part les capacités d'action (degré d'action potentiel

50 indépendamment des ressources bioénergétiques). Dans une perspective incarnée, ces paramètres physiologiques devraient jouer un rôle essentiel dans le fonctionnement cognitif, voire même le déterminer. Pourtant, au-delà de la motricité et de la posture corporelle, la place des caractéristiques physiologiques dans la cognition est rarement explorée dans les études s'inscrivant dans le cadre épistémique de la cognition incarnée. Inversement, les travaux en

55 neurobiologie, qui portent sur l'association entre certains paramètres physiologiques (e.g., fonctionnement cardiovasculaire, biomarqueurs du stress, masse musculaire) et le fonctionnement cérébral et par extension la cognition, ne s'inscrivent presque jamais explicitement dans un cadre théorique de cognition incarnée. L'objectif de cet article est alors de proposer une approche incarnée prenant davantage en compte les données psycho-

60 physiologiques des travaux de neurobiologie afin de mieux comprendre le rôle du corps, dans son ensemble, dans le fonctionnement cognitif. Selon cette approche intégrative originale, la cognition résulterait d'un niveau d'adaptation à l'environnement déterminé par les paramètres physiologiques conférant des possibilités d'action dépendant des interactions antérieures avec le milieu. Cette approche offre une grille de lecture originale sur la notion de mémoire (quelle que soit sa forme ou sa nature), ici, tournée vers l'action et s'inscrivant dans le corps. En effet, pour que le corps soit constitutif de la cognition suite à ses interactions avec le milieu, il lui faut se « souvenir » de ses interactions. Ces « souvenirs » pourraient s'appuyer sur des mécanismes épigénétiques, c'est-à-dire l'influence de l'environnement sur l'expression génétique modifiant la physiologie de l'organisme (et ses possibilités d'interagir avec l'environnement) et

70 l'organisation cérébrale (modification des réseaux neuronaux pour une adaptation au milieu). L'épigénétique pourrait être définie comme une mémoire corporelle rendant possible l'émergence de la cognition en fonction du niveau d'adaptation à l'environnement. Les conséquences cliniques d'une telle perspective permettraient de mieux comprendre les effets cognitifs de différents types d'interventions neuropsychologiques et de proposer de nouvelles

75 pistes d'interventions.

## **1. Vers une (re)considération des capacités d'adaptation dans la cognition**

### **1.1. Le corps dans l'approche incarnée de la cognition**

La cognition incarnée fait partie des approches davantage « externalistes » de la cognition

80 pouvant être réunies sous l'appellation « 4E de la cognition ». La cognition n'aurait pas pour seul siège le cerveau, mais elle serait étendue (*Extended*), incarnée (*Embodied*), située (*Embedded*), ou encore édictée (*Enacted*), formant les 4E (voir Carney, 2020), ce qui remet en cause à différents degrés la notion de représentation cognitive. Par exemple, l'approche de l'esprit étendu (*the extended mind*, Clark & Chalmers, 1998) ne rejette pas directement la notion

85 de représentation détachée de ses propriétés constitutives, représentations dites amodales, mais la complexifie en considérant le corps comme une « contribution » au système cognitif et non

un « constituant » de la cognition. L'approche incarnée et située de la cognition, quant à elles, considèrent que la cognition et plus spécifiquement les représentations sont ancrées dans des composantes sensorielles et motrices. Les représentations ne sont pas existantes en soit, mais elles émergent de l'interaction sensorimotrice de l'individu avec l'environnement (cognition incarnée) selon la situation présente (cognition située, Glenberg, Witt, & Metcalfe, 2013). Dans le cadre de ces approches, les représentations cognitives sont dynamiques et ancrées dans leurs propriétés sensori-motrices (voir la théorie des symboles perceptifs de Barsalou, 1999). L'accès à toute connaissance conceptuelle nécessiterait la simulation de ces symboles perceptifs dans les systèmes neuronaux sensoriels (et moteurs) activés lors de l'expérience même d'un percept. D'autres auteurs considèrent également que la fonction des ressources sensorimotrices est de *simuler* le monde physique dans le but de *représenter* une information ou émettre des inférences (e.g., Wilson, 2002). La *simulation* serait le mécanisme par lequel la représentation d'informations est possible lors d'une dynamique immédiate (*on-line*) et lors d'une dynamique antérieure (*off-line*) dépendant de la perception et de l'action. Cet article s'inscrit dans cette perspective.

Dans le cadre de l'approche incarnée, 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. Cette dynamique permet de construire une perception adaptée du monde extérieur en fonction du contexte. Par exemple, la représentation d'une *chaise* serait différente en fonction de la situation (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 perçue comme un moyen pour atteindre l'ampoule. Ainsi, La situation, les objectifs poursuivis par l'individu et son interaction avec l'environnement détermineraient, au moins en partie, la façon dont cet individu perçoit le monde et crée du sens.

L'importance des capacités à interagir avec son environnement pour l'approche incarnée a logiquement conduit à l'étude de la position corporelle, de la motricité et du geste. Par exemple, il semble qu'une position corporelle spécifique (e.g., être assis dans une chaise inclinable) facilite la récupération de souvenirs impliquant une position similaire (e.g., une visite chez le dentiste, voir Dijkstra, Kaschak, & Zwaan, 2007). Bien que les processus impliqués soient différents, la réalisation d'un geste moteur semble également affecter les performances cognitives. Dans une tâche de mémoire de travail visuo-spatiale (i.e., maintenir et manipuler des informations visuelles en mémoire), le fait de pointer du doigt les stimuli visuels (des formes géométriques apparaissant un écran d'ordinateur) a permis une meilleure performance des participants comparativement au fait de réaliser la tâche sans effectuer de geste (Chum, Bekkering, Dodd, & Pratt, 2007). La performance mnésique semble d'autant plus améliorée que le geste est relié à ce qui doit être mémorisé (effet d'enactment, voir Plancher, Mazeres, & Vallet, 2019). Par exemple, des participants avaient une meilleure performance de rappel sériel à court terme lorsqu'ils réalisaient l'action correspondant à la phrase à mémoriser (e.g., éplucher une banane) que lorsqu'ils l'apprenaient verbalement. Au-delà du geste, la conséquence de l'action serait déterminante pour les performances mnésiques. Les conséquences sensorimotrices d'actions antérieures influenceraient les performances de reconnaissance (Brouillet et al., 2015). Dans cette dernière étude, des participants avaient des mots à apprendre dans une première phase, puis ils réalisaient une tâche sur ordinateur consistant à deviner une information en appuyant sur certaines touches du clavier. En fonction de leur réponse, ils obtenaient sur l'écran le feedback « OUI » (réponse correcte) ou « NON » (réponse incorrecte). Ces feedbacks étaient inscrits dans des couleurs différentes. Une fois la tâche terminée, les

135 participants devaient reconnaître les mots appris parmi une liste de nouveaux mots. Les mots  
étaient écrits soit dans la couleur du feedback « OUI » ou dans la couleur du feedback « NON ». Les mots écrits dans la couleur du feedback positif étaient mieux reconnus, et ce plus rapidement que ceux inscrits dans la couleur du feedback négatif. Autrement dit, les conséquences sensorimotrices (i.e., couleur du feedback) suite à une action (i.e., répondre en pressant une touche du clavier) influenceraient la performance à une tâche de reconnaissance  
140 subséquente. Au vu de ces résultats, il semble bien que la position du corps, la réalisation d'un geste moteur et les conséquences d'actions antérieures soient constitutives de la cognition. Les exemples de travaux présentés ci-dessus rapportent des effets relevant de mécanismes et processus différents : proposer une position théorique intégrative expliquant le rôle du corps dans le fonctionnement cognitif devient nécessaire.

145

## **1.2. Bioénergie, capacités d'action et physiologie**

Dans le cadre des études rapportées ci-dessus, les caractéristiques davantage physiologiques de l'individu sont moins considérées. Le corps est principalement étudié pour sa position et le geste généralement pour sa conséquence, quelles que soient les caractéristiques physiologiques  
150 du corps maintenant la position ou réalisant le geste. Pourtant, les différents paramètres physiologiques sont constitutifs de l'individu et ils déterminent directement ses capacités d'action de par sa taille, son poids, sa force musculaire, son endurance cardiorespiratoire, etc. Contrairement aux végétaux autotrophes (absence du besoin de consommer d'autres êtres vivants pour survivre), les êtres humains, comme tout métazoaire, sont hétérotrophes (besoin  
155 de consommer d'autres êtres vivants pour survivre) ce qui implique la nécessité de se déplacer et d'agir. Cette capacité à agir, d'interaction entre l'organisme et son milieu, déterminerait la signification attribuée à l'environnement. D'un point de vue fonctionnel, la mémoire (traces des expériences antérieures) et plus largement la cognition (représentation d'une situation donnée) devraient être tournées vers l'action. L'hypothèse que l'interaction sensorimotrice d'un  
160 organisme avec son environnement constitue la cognition est d'ailleurs le cœur de la théorie enactiviste (Thompson & Varela, 2001). Selon cette théorie, la perception correspondrait à une action perceptuellement guidée et la cognition émergerait de schèmes sensorimoteurs permettant à l'action d'être perceptuellement guidée (Varela, Thompson, & Rosch, 1991). Cette théorie s'appuie sur la notion d'autopoïèse, c'est-à-dire que l'organisme, l'environnement et la  
165 cognition formeraient un système qui s'autorégule par interactions mutuelles constantes (Varela, Maturana, & Uribe, 1991). Ce serait l'action qui déterminerait la signification attribuée à l'environnement.

La cognition refléterait alors les possibilités à interagir avec l'environnement. La capacité à agir et plus largement le degré d'interaction possible avec l'environnement dépendent du corps et  
170 des paramètres physiologiques qui le constituent. Les paramètres physiologiques 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), de la capacité cardiorespiratoire (déterminant le niveau d'endurance...) contraignent et constituent les possibilités de l'organisme à interagir avec son environnement. Si la cognition dépend de  
175 l'interaction entre l'organisme et son milieu, alors il est essentiel d'inclure ces paramètres dans l'étude de la cognition.

Très peu d'études semblent avoir été conduites en prenant en compte les caractéristiques physiologiques déterminant les possibilités d'action du corps. Parmi celles-ci, plusieurs équipes

180 se sont intéressé 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 (sur la relation entre la bioénergie et la perception de l'effort  
durant des prises de décision, voir également Iodice et al., 2017). Plus précisément, des adultes  
fatigués (après la réalisation d'un effort physique) percevraient la pente d'une colline comme  
185 étant plus raide comparativement à des adultes non fatigués (Proffitt, 2006). En effet, des  
adultes estimaient l'angle d'une pente, soit verbalement soit visuellement, soit 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 (Proffitt, Bhalla, Gossweiler, & Midgett, 1995). En plus  
des ressources bioénergétiques à disposition, la quantité de bioénergie nécessaire pour produire  
190 une action influencerait également la perception du monde environnant. Par exemple, le fait de  
porter un sac à dos lourd amènerait des adultes à percevoir une pente de colline comme étant  
plus raide comparativement à des adultes ne portant pas une telle charge ; suggérant que  
l'environnement est perçu comme plus ardu lorsque le coût bioénergétique de l'action anticipée  
(ici, gravir une colline) est trop élevé (e.g. suite au port d'une charge lourde) comparativement  
195 aux ressources bioénergétiques à disposition (Bhalla & Proffitt, 1999). D'ailleurs, ce serait bien  
le niveau de bioénergie à un instant précis, et non un ressenti subjectif, qui déterminerait cette  
perception, puisque des adultes fatigués percevraient une pente de colline comme étant plus  
raide que des adultes fatigués qui viennent de consommer une boisson sucrée (Schnall, Zadra,  
& Proffitt, 2010). Ainsi, la bioénergie à disposition (et nécessaire) pour une action donnée, par  
200 l'apport de glucose ici, contraindrait la capacité à agir d'un individu et ainsi affecterait sa  
perception. Bien que les travaux de Proffitt et Witt aient pu recevoir quelques critiques (e.g.  
résultats dus à des effets d'attentes, voir Durgin et al., 2009), l'accumulation des données  
empiriques allant dans le sens d'une influence de la bioénergie et des capacités d'action sur la  
perception ont été largement reproduits (voir Witt, 2017).

205 D'un point de vue évolutionniste, ces résultats peuvent s'expliquer par la théorie de l'économie  
de l'action (Proffitt, 2006) qui propose que chaque action entreprise soit guidée par un rapport  
entre le coût bioénergétique de cette dernière et les avantages possibles qu'elle implique. Un  
prédateur ne devrait pas dépenser plus de bioénergie pour capturer une proie que ce qu'il  
gagnerait en la consommant. La représentation du monde serait congruente avec le résultat de  
210 cette balance entre les ressources bioénergétiques à disposition et le coût de l'action. Ainsi, la  
perception de l'environnement chez un individu fatigué serait plus extrême (e.g. distance à  
parcourir plus longue, une pente de colline plus raide) pour l'inciter à ne pas produire une action  
inadaptée dont le coût bioénergétique serait trop élevé par rapport à ses propres ressources.  
Toutefois, pour interagir de façon adaptée avec son environnement, disposer des ressources  
215 bioénergétiques nécessaires n'est pas suffisant, *les capacités d'action* sont toutes aussi  
essentielles dans l'émergence de la cognition.

Les capacités d'action sont dynamiques et dépendent de nombreux facteurs idiosyncrasiques  
(e.g., la taille, la vitesse, la force, la précision). Un individu percevrait le monde extérieur en  
fonction de ses capacités à interagir avec ce dernier. Par exemple, des joueurs de softball experts  
220 percevraient la balle comme étant plus grande comparativement à des joueurs novices (Witt &  
Proffitt, 2005). Similairement, les experts du *parkour urbain* percevraient les murs comme étant  
plus petits comparativement à des novices (Witt, 2011). En accord avec la perceptive  
évolutionniste proposée précédemment, lorsqu'un individu possède les capacités pour réaliser  
l'action anticipée (e.g. frapper une balle de softball ou franchir un mur) et à interagir de façon  
225 adaptée avec l'environnement, l'émergence de la représentation de la situation est plus

favorable lorsqu'elle est en congruence avec ses habilités d'action. Cette hypothèse rejoint la notion d'affordance (Gibson, 1979). Les affordances reflètent les possibilités d'action intrinsèques ou évoquées pour les objets, façonnant la perception du monde. Un mur peut alors être perçu comme une barrière insurmontable ou comme un obstacle offrant la possibilité d'être franchi par un individu adepte du *parkour*. La perception de l'environnement découlerait naturellement des possibilités d'action (ou affordances) offertes par ce dernier qui sont elles-mêmes déterminées par les capacités d'action d'un individu (ou habilités à agir).

La *bioénergie* constitue donc le carburant permettant l'action et les *capacités* d'action reflètent quant à elles le degré et la facilité de l'interaction possible avec l'environnement. Toutefois, la bioénergie n'est certainement pas le seul facteur impliqué dans ce degré d'interaction. Les paramètres physiologiques, qui reflètent l'*adaptation* de l'organisme à son milieu, devraient également être essentiels. L'utilisation de la bioénergie et les capacités d'action dépendent des caractéristiques de la physiologie de l'organisme. Ce sont les caractéristiques physiologiques qui vont permettre l'utilisation efficace de la bioénergie et déterminer la capacité à agir chez un individu. Par exemple, ce sont les potentiels d'action des motoneurons permettant les contractions de fibres musculaires qui engendrent la possibilité de soulever un objet. Toutefois, la possibilité de soulever un objet d'un poids élevé n'existera que si l'individu dispose de la masse musculaire nécessaire. La masse musculaire déterminerait ici la capacité d'action et possiblement le traitement de l'information environnementale associée. Ainsi, en accord avec le postulat selon lequel le corps aurait un rôle crucial dans l'émergence de la cognition, les paramètres physiologiques - permettant un certain niveau d'adaptation à l'environnement - seraient des déterminants de la représentation du monde extérieur.

L'*adaptation* au milieu reposerait sur deux construits, le premier étant la *bioénergie* comprenant l'ensemble des ressources bioénergétiques à disposition et l'efficacité de l'utilisation de la bioénergie déterminée par certains paramètres physiologiques tels que le métabolisme glycémique et la circulation sanguine. Le second serait les *capacités d'action* qui reflètent le degré d'interaction possible avec l'environnement déterminé par des paramètres physiologiques comme la force musculaire, l'endurance cardiorespiratoire et la taille. Autrement dit, les caractéristiques physiologiques propres à chaque individu (e.g., masse musculaire, capacité cardiorespiratoire, indice de masse corporelle) détermineraient le niveau d'adaptation (dans quelle mesure il est possible et facile d'interagir avec l'environnement) qui sous-tendrait à son tour le fonctionnement cognitif. Ces facteurs apparaissent peu étudiés en psychologie cognitive (les travaux de Witt sur les capacités d'action et ceux de Proffitt sur la bioénergie n'intègrent pas directement les paramètres physiologiques) contrairement à la psycho-physiologie qui ne s'inscrit généralement pas dans le cadre épistémique de la cognition incarnée. L'objectif de cet article est alors de proposer une approche théorique intégrant les données psycho-physiologiques dans un cadre incarné de la cognition permettant une réflexion originale autour de la notion d'adaptation conférée par les caractéristiques physiologiques et son rôle dans l'émergence de la cognition.

265

## **2. Vers une psychophysiologie incarnée**

### **2.1. Variabilité du rythme cardiaque et cognition**

Le rôle des paramètres physiologiques dans la cognition est typiquement exploré dans le cadre de travaux de neurobiologie étudiant la relation entre la physiologie et l'activité du système nerveux. Par exemple, l'adaptation cardiovasculaire qui reflète la capacité du cœur à s'adapter

270

aux besoins bioénergétiques de l'organisme, est un indice fréquemment utilisé dans l'étude du lien entre les capacités d'autorégulation d'un individu et le fonctionnement cognitif (Thayer & Sternberg, 2006). Cet indice est souvent mesuré par la variabilité du rythme cardiaque, une variable physiologique qui correspond à la variation du temps séparant deux battements  
275 cardiaques adjacents (Shaffer, McCraty, & Zerr, 2014). Une haute variabilité du rythme cardiaque reflète un équilibre entre les deux branches du système nerveux autonome<sup>1</sup> (Shaffer & Ginsberg, 2017) : la branche sympathique et la branche parasympathique. La première permet le déclenchement de processus biologiques, l'activation de l'organisme (e.g. état de stress) et va influencer majoritairement le système cardiovasculaire, gastro-intestinal,  
280 respiratoire, rénal, endocrinien tandis que la seconde est impliquée plutôt dans des processus d'inhibition physiologique, notamment de la branche sympathique, favorisant un état de relaxation (Wehrwein, Oser, & Barman, 2016). La théorie polyvagale propose que le système nerveux autonome a évolué pour favoriser une construction du monde adaptée en fonction des caractéristiques situationnelles (Porges, 2007). Selon cette théorie, une plus grande variabilité  
285 du rythme cardiaque devrait ainsi être associée à un traitement cognitif favorisant l'adaptation au monde extérieur. Un environnement menaçant va favoriser une activation sympathique (i.e., mécanisme de stress physiologique) incitant un traitement cognitif des informations pertinentes pour faire face aux potentielles menaces. Au contraire, lorsque l'environnement est sécurisé, l'action du système parasympathique prédomine et facilite l'identification émotionnelle, l'empathie et les interactions sociales. Le couplage entre l'adaptation cardiovasculaire reflétant  
290 l'efficacité du système nerveux autonome et l'environnement déterminerait ainsi, en partie, la perception et l'interprétation du monde extérieur.

C'est effectivement ce que de nombreux résultats rapportent. Une haute variabilité du rythme cardiaque traduit une capacité optimale du cœur à s'adapter en fonction des besoins  
295 énergétiques déterminés par des contraintes environnementales, sociales ou psychologiques. Par exemple, des individus présentant une faible variabilité du rythme cardiaque auraient de moins bonnes performances à des tâches évaluant la vitesse de traitement, la mémoire de travail et les capacités attentionnelles comparativement à des individus présentant une variabilité du rythme cardiaque élevée (pour une revue, voir Forte, Favieri, & Casagrande, 2019). Une haute  
300 variabilité du rythme cardiaque est associée à une meilleure régulation émotionnelle, à des compétences sociales plus efficaces et à une meilleure résilience psychologique (e.g., McCraty & Zayas, 2014). Une haute variabilité du rythme cardiaque traduit une meilleure adaptation au monde (meilleur apport de bioénergie aux muscles et au cerveau pour une plus grande capacité d'action) et favorise une cognition efficace en accord avec les capacités à  
305 surmonter les contraintes environnementales (e.g., monter des escaliers), sociales (e.g., être socialement évalué) ou psychologiques (e.g., vivre un événement potentiellement traumatique). Il est possible que l'adaptation cardiovasculaire, qui permet une interaction efficace avec l'environnement, notamment social, favorise une construction adaptée du monde environnant et un traitement optimal des informations associées.

310 Ces résultats sont en accord avec le modèle de l'intégration neuro-viscérale (Thayer, Hansen, Saus-Rose, & Johnsen, 2009) qui propose que l'adaptation cardiovasculaire module le fonctionnement de certaines aires cérébrales impliquées dans le réseau de l'attention contrôlée et de la mémoire (cortex préfrontal dorso-latéral), dans la perception émotionnelle (cortex insulaire antérieur) et dans la gestion émotionnelle (cortex cingulaire antérieur et amygdales)  
315 principalement *via* le nerf vague appartenant au système nerveux autonome parasympathique.

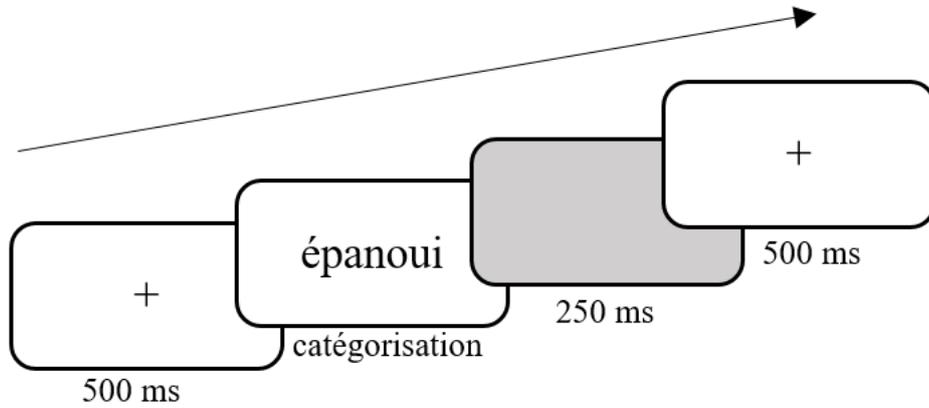
1 Système contrôlant via des processus neuro-endocriniens la régulation des fonctions physiologiques.

Supportant l'association entre adaptation cardiovasculaire et traitement émotionnel, des chercheurs australiens ont ainsi rapporté qu'une variabilité du rythme cardiaque élevée prédisait une meilleure capacité à reconnaître l'émotion associée à des images de regard (Quintana, Guastella, Outhred, Hickie, & Kemp, 2012). Ces résultats ont été étendus à la reconnaissance d'expressions faciales émotionnelles. Par exemple, une haute variabilité du rythme cardiaque prédit une meilleure reconnaissance des visages exprimant la peur (Park, Van Bavel, Vasey, Egan, & Thayer, 2012). Les visages et en particulier les regards sont des informations essentielles pour les interactions sociales chez une espèce telle que l'être humain (Conty et al., 2016). Ces indices sont traités émotionnellement de manière privilégiée (Burke & Sulikowski, 2013). De même, une augmentation du rythme cardiaque induite par un court exercice physique favorise le traitement de visages exprimant la peur spécifiquement (Pezzulo et al., 2018). Ces résultats devraient se transposer à des stimuli moins saillants émotionnellement que les visages, par exemple des mots (stimuli arbitraires). Étant donné que la cognition incarnée suppose que les concepts sont ancrés dans leurs propriétés constitutives, des mots émotionnels devraient alors également être traités plus ou moins rapidement selon la variabilité de la fréquence cardiaque des participants.

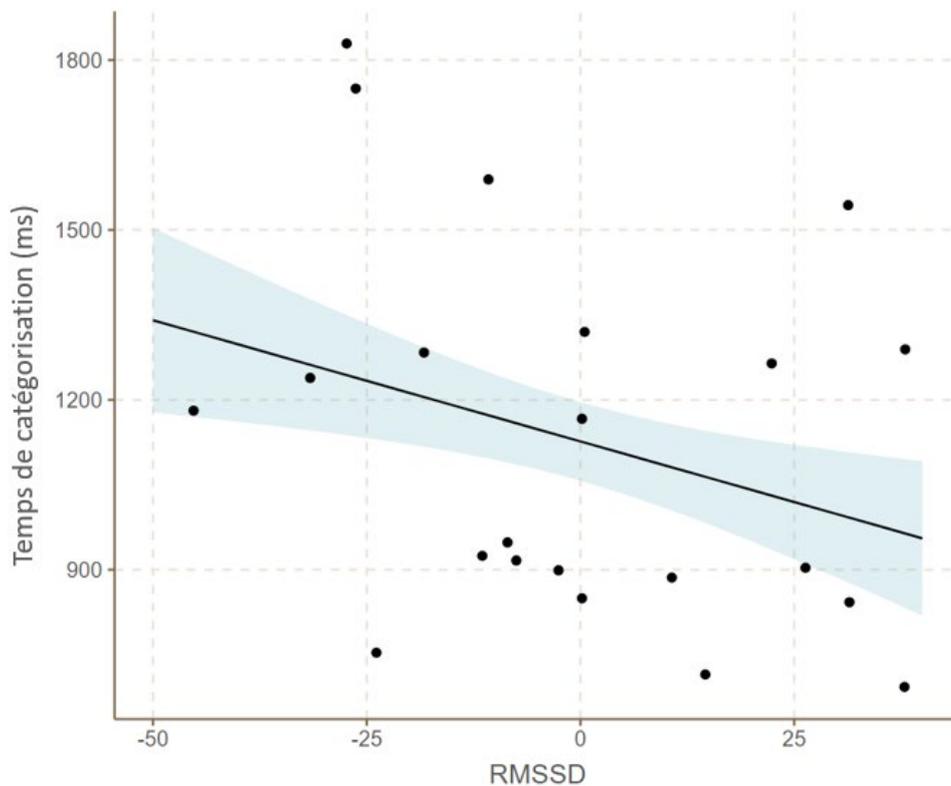
Nous avons récemment réalisé une étude testant la relation entre variabilité du rythme cardiaque et la catégorisation émotionnelle de mots, des stimuli abstraits n'ayant pas une valeur adaptative aussi importante que les visages (Magnon, Mondillon, Picq & Vallet, 2021). Trente-deux participants (20 jeunes et 12 âgés) portaient une montre Empatica E4 (Milan, Italie, voir Schuurmans et al., 2020) qui permettait de mesurer leur rythme cardiaque au poignet durant la totalité de l'expérience. Après un temps de repos (pour mesurer le rythme sinusal au repos), ils devaient catégoriser des mots qui apparaissaient sur un écran d'ordinateur comme étant émotionnels ou neutres (Figure 1). Les mots étaient soit associés à des émotions telles que la peur (e.g., *menace*), le dégoût (e.g., *saleté*), la joie (e.g., *gaieté*), la tristesse (e.g. *démuni*) soit émotionnellement neutre (e.g., *noyau*)<sup>2</sup>. Le temps mis pour catégoriser correctement les mots avait pour principal prédicteur les changements rapides du temps séparant chaque battement cardiaque (mesure *root mean square of successive differences*) induit par le système nerveux autonome (principalement parasympathique, voir Shaffer & Ginsberg, 2017). Les résultats ont montré que plus la variabilité du rythme cardiaque était élevée, plus les participants (indépendamment de l'âge) étaient rapides pour catégoriser les mots associés au dégoût et à la peur uniquement (Figure 2). Ces résultats sont intéressants à plusieurs titres. Tout d'abord, ils vont dans le sens des prédictions du modèle de l'intégration neuro-viscérale (Thayer et al., 2009) qui propose que la variabilité du rythme cardiaque soit étroitement associée à l'activité de certaines zones cérébrales importantes pour le traitement émotionnel tel que l'insula (fortement impliquée dans l'émotion de dégoût) et les amygdales (fortement impliquées dans le traitement de la peur). Ensuite, il s'agit de deux émotions essentielles pour la survie : le dégoût est un moyen de repérer les mets empoisonnés et la peur est une réponse défensive permettant de faire face à l'adversité. Ainsi, l'adaptation cardiovasculaire, qui permet une meilleure adaptation au monde, favorise le traitement de stimuli importants pour la survie comme les visages qui expriment la peur ou le dégoût (Park, Van Bavel, Vasey, Egan, & Thayer, 2012), mais aussi le traitement de stimuli moins saillants tels que des mots (stimuli abstraits et arbitraires, Magnon, Mondillon, Picq & Vallet, 2021). Enfin, ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse centrale

<sup>2</sup> Il y avait 17 mots par émotion et autant de mots neutres en contrepartie. L'ensemble des mots par condition a été apparié sur différentes variables psycholinguistiques telles que leur longueur (nombre de lettres, nombre de syllabes), leur fréquence et, pour les mots émotionnels négatifs, la valence et l'arousal. Le temps mis pour catégoriser correctement les mots était la variable dépendante.

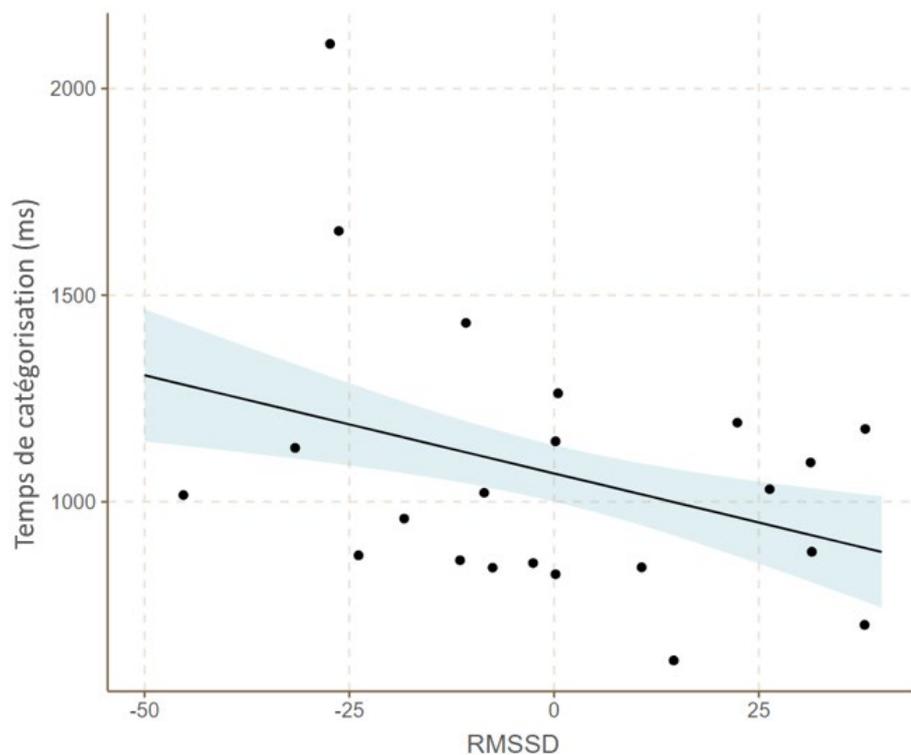
360 d'un ancrage des connaissances dans leurs propriétés corporelles postulées par l'approche incarnée de la cognition.



**Figure 1.** Description chronologique de la tâche de catégorisation émotionnelle. Après un point de fixation, capturant l'attention des participants, un mot à catégoriser apparaissait à l'écran (ici « épanoui »). Le mot était soit associé à la peur, le dégoût, la joie ou la tristesse soit neutre. Ensuite un masque visuel terminait l'essai avant le début d'un nouvel essai (carré gris, extrait de Magnon et al., 2021).



365 A



B

370 **Figure 2.** Temps pour catégoriser les mots associés au dégoût (A) et à la peur (B) en  
fonction de la variabilité du rythme cardiaque (RMSSD, *root mean square of*  
*successive differences*, extrait de Magnon et al., 2021).

### 2.1. Le rôle de l'intéroception

375 L'émergence de la cognition peut refléter le niveau d'adaptation, et donc la capacité à interagir  
avec le monde extérieur, seulement s'il y a une intégration cérébrale et cognitive efficace des  
paramètres physiologiques. Cette intégration pourrait prendre place au niveau du cortex  
insulaire, une région cérébrale déjà évoquée dans le modèle de l'intégration neuroviscérale,  
dont l'activation dépendrait du système nerveux autonome. Cette région serait fortement  
380 impliquée dans le traitement émotionnel et serait également responsable des capacités  
intéroceptives (Pollatos, Gramann, & Schandry, 2007). Sur un plan théorique, l'intéroception  
serait le processus par lequel le système nerveux central intègre les signaux qui proviennent du  
corps qui permet de « cartographier » en temps réel l'état corporel actuel (Damasio & Carvalho,  
2013). Toutefois, la mesure de l'intéroception suppose, sur le plan méthodologique,  
385 d'opérationnaliser ce construit comme la capacité d'un individu à percevoir les afférences  
(notamment thermoceptives, nociceptives, viscéroceptives, proprioceptives, voir Ceunen,  
Vlaeyen, & Van Diest, 2016) qui proviennent de son propre corps. L'intéroception serait  
essentielle pour une bonne régulation émotionnelle et une bonne santé mentale (Damasio &  
Carvalho, 2013). Ainsi, le dysfonctionnement intéroceptif est reconnu comme une  
390 caractéristique centrale présente dans de nombreux troubles psychiatriques tels que les troubles  
anxieux, les troubles du comportement alimentaire, les troubles de l'humeur ou encore les

troubles addictifs (Khalsa et al., 2018). Inversement, des capacités intéroceptives efficaces seraient fondamentales pour la motivation, le traitement émotionnel, la cognition sociale et la conscience de soi (pour une revue, voir Tsakiris & Critchley, 2016).

395 Ces données sont en accord avec la théorie des marqueurs somatiques (Damasio, 1996). Cette  
théorie propose que le vécu corporel (i.e., ressenti de marqueurs physiologiques tels qu'un  
rythme cardiaque accéléré, des sensations abdominales), à l'origine des émotions, « marquent »  
une situation donnée. Ensuite, dans une situation similaire, les marqueurs somatiques se  
« réactivent » et influencent la cognition, plus particulièrement la prise de décision. Une  
400 situation positive sera plus facilement reproduite alors qu'une situation négative sera évitée.  
Une intégration intéroceptive des marqueurs somatiques serait essentielle pour une prise de  
décision qui induit des conséquences émotionnelles bénéfiques. En accord avec cette  
hypothèse, des patients alexithymiques (du grec *a(non)-lexis(mots)-thymos(émotions)*,  
littéralement "pas de mots pour les émotions"), se caractérisent par un dysfonctionnement de  
405 l'intéroception (Murphy, Catmur, & Bird, 2018). Ils obtiennent un score de rationalité  
(décisions qui conduisent à des gains plus importants) plus faible à des tâches de prise de  
décision que des participants contrôles qui ne présentent pas d'alexithymie (Zhang et al., 2017).  
À l'inverse, un entraînement améliorant les capacités intéroceptives chez des adultes est associé  
à des décisions plus avantageuses lors d'une tâche de prise de décision (Sugawara, Terasawa,  
410 Katsunuma, & Sekiguchi, 2020).

Au-delà de la prise de décision, d'autres résultats suggèrent également que certains effets  
classiques tels que l'influence de la chaise sur laquelle un individu est assis (dure ou souple)  
sur son jugement d'autrui (perçu comme froid ou flexible) seraient médiatisés par  
l'intéroception, voir Häfner (2013). De plus, l'intéroception jouerait un rôle déterminant dans  
415 la relation entre le corps et l'émergence de la mémoire prospective (i.e., se souvenir d'une  
intention future). Un stress physiologique (augmentation du rythme cardiaque) serait associé à  
une meilleure performance à une tâche de mémoire prospective uniquement chez les  
participants qui présentent une intéroception élevée (Umeda, Tochizawa, Shibata, & Terasawa,  
2016). Par la « cartographie cérébrale » des signaux physiologiques, l'intéroception servirait  
420 d'indicateur de l'état corporel actuel afin de permettre des comportements d'autorégulation  
dans le but serait de maintenir l'homéostasie (processus qui permet le maintien et la stabilité  
des fonctions vitales, voir Herbert & Pollatos, 2012). Plus précisément, le nerf vague serait la  
principale voie de communication des signaux physiologiques vers le cerveau (principalement  
au niveau du cortex insulaire puis préfrontal) ce qui influencerait les processus cognitifs et  
425 affectifs (Paciorek & Skora, 2020). L'intéroception favoriserait l'émergence de la cognition en  
accord avec les paramètres physiologiques (Zhou, Critchley, Garfinkel, & Gao, 2021) et le  
niveau d'adaptation qu'ils offrent. En conduisant à une meilleure intégration cérébrale des  
caractéristiques physiologiques, les capacités intéroceptives optimales favoriseraient un  
traitement cognitif selon le niveau d'adaptation procuré par ces caractéristiques.

430 L'interaction d'un organisme avec l'environnement module elle-même la physiologie et  
détermine la capacité à interagir de ce dernier. La perception de l'environnement dépendrait des  
possibilités d'interaction avec ce dernier, possibilités elles-mêmes modulées par les interactions  
antérieures. L'autorégulation de la perception en fonction de l'action et *vice versa* reflète  
l'autopoïèse décrite par Varela et collaborateurs (1974). La question est alors de savoir par quels  
435 mécanismes l'autorégulation de l'émergence de la cognition d'un organisme en accord avec  
son niveau d'adaptation conféré par les paramètres physiologiques à l'instant précis est

possible. Une seconde question serait de déterminer comment les variations de ces paramètres modulent le niveau d'adaptation et sont gardées en mémoire par le corps.

### 440 3. L'épigénétique comme mémoire corporelle.

#### 3.1. Génétique et épigénétique

Les paramètres physiologiques abordés jusqu'à présent correspondent à des phénotypes en biologie. Un phénotype correspond aux caractéristiques physiologiques observables ou mesurables (i.e., masse musculaire, capacités cardiovasculaires et cardiorespiratoires) qui  
445 découlent de facteurs génétiques, environnementaux et de leurs interactions. Le terme phénotype peut être rapproché des caractères évoqués par Darwin qui décrit des paramètres physiologiques plus ou moins bien adaptés aux pressions de sélection environnementale (Darwin, 1859). Comme nous l'avons vu, la capacité du cœur à s'adapter en temps réel aux besoins énergétiques du corps permet la réalisation d'actions adaptées (e.g., l'augmentation  
450 rapide du rythme cardiaque chez un jaguar qui débute un *sprint* afin d'attraper sa proie). La notion de phénotype désigne aussi plus largement l'ensemble des caractéristiques biologiques déterminées par l'expression des gènes, tant sur le plan moléculaire (e.g., sécrétion d'hormones, création de synapses ou de neurones), cellulaire (e.g., la création et l'utilisation de bioénergie) que sur l'organisme (e.g., masse musculaire). Pendant longtemps, les gènes étaient perçus  
455 comme des réceptacles de l'information génétique, immuables et invariables, qui se transmettent phylogénétiquement. Selon la théorie néo-darwiniste du « gène égoïste » (Dawkins, 1976), les gènes seraient donnés au début de la vie et ne subiraient quasiment aucune modification avec le temps. En opposition avec cette vue réductrice des gènes et de leurs fonctions, le courant *post-génomique* a émergé afin de proposer une vision plus dynamique  
460 (Keller, 2014).

Le courant post-génomique repose sur 3 trois postulats : 1) la *spatialisation* se focalise sur les mécanismes et éléments qui interagissent avec les gènes plutôt que sur les gènes uniquement ; 2) la *temporalisation* suppose que les gènes sont susceptibles de subir des modifications tant au niveau de leur structure que de leurs fonctions ; 3) la *redécouverte du matériel* génétique en  
465 considérant les mécanismes épigénétiques qui modifient en temps réel l'expression des gènes. Le terme *épigénétique* renvoie non seulement à l'influence de facteurs environnementaux, mais aussi à l'impact des expériences phénoménologiques : du stress ressenti à la consommation de certains aliments en passant par la pratique de certaines activités, sur la régulation génétique.

Le néologisme épigénétique, qui vient d'*épigénèse* et de *génétique* (du grec *épi* « au-dessus »,  
470 signifiant « au-dessus des gènes ») proposé pour la première fois en 1940 par le biologiste Conrad H. Waddington, fait souvent référence à l'activation ou désactivation de gènes sans une modification intrinsèque de la séquence d'ADN<sup>3</sup>. L'expression génétique se réalise lorsqu'une séquence d'ADN est transcrite en ARN (acide ribonucléique, copie d'une partie de l'ADN qui peut sortir du noyau de la cellule) qui est ensuite traduite en protéine par un élément  
475 cellulaire (organite les ribosomes). L'épigénétique peut optimiser ou inhiber, par l'ajout de groupement chimique au segment d'ADN, la transcription de certains gènes et par conséquent la création de protéines qui déterminent les caractéristiques et fonctions d'une cellule et donc des phénotypes. À titre d'illustration des mécanismes épigénétiques prenons l'exemple de la consommation de gelée royale chez une larve d'abeille sur la fécondité de l'adulte à venir (*apis*

<sup>3</sup> Acide désoxyribonucléique

480 *mellifera*). Une consommation importante de gelée royale entraîne un phénotype fécond  
spécifiques des reines (i.e., des ovaires fonctionnels). Les ouvrières qui ont consommé moins  
de gelée royale durant leur développement (au stade larvaire) sont stériles (Kucharski,  
Maleszka, Foret, & Maleszka, 2008). Au-delà de l'alimentation, la température détermine le  
485 sexe de la progéniture lors de l'incubation de l'œuf chez les tortues (Ge et al., 2018). Chez l'être  
humain, la consommation de certaines drogues déclencherait des mécanismes épigénétiques,  
tels que la méthylation de l'ADN (i.e., ajout de groupement de méthyles aux bases  
nucléotidiques de l'ADN) ou la modification de la chromatine (i.e., complexe nucléique qui  
contient l'ADN et des protéines histones). Ces modifications épigénétiques interviennent dans  
le développement du système de la récompense et de l'activité psychomotrice, participant au  
490 *craving*<sup>4</sup>, au risque de rechute et *in fine* au développement d'un trouble addictif (Nielsen,  
Utrankar, Reyes, Simons, & Kosten, 2012; Robison & Nestler, 2011). Plus largement, des  
mécanismes épigénétiques seraient impliqués dans plusieurs pathologies (pour une revue, voir  
Cavalli & Heard, 2019) telles que la maladie d'Alzheimer (Liu, Jiao, & Shen, 2018), les  
syndromes métaboliques (Ling & Rönn, 2019) et certains cancers (Fardi, Solali, & Farshdousti  
495 Hagh, 2018). Le vécu d'un individu, ses expériences de vie et l'interaction avec son  
environnement modifieraient ainsi l'expression génétique et les phénotypes associés. Ce  
processus est comparable à une mémoire corporelle qui permettrait une modification des  
phénotypes en fonction des expériences antérieures, chaque expérience serait « ancrée » dans  
le corps au niveau du matériel génétique modifiant son niveau d'adaptation au milieu.

### 500 3.2. Épigenétique et cognition incarnée

L'épigénétique pourrait expliquer le rôle fondamental du corps dans l'émergence de la  
cognition, postulat central dans l'approche incarnée (Meloni & Reynolds, 2020). Avant  
d'aborder la place de l'épigénétique dans l'autorégulation autopoïétique décrite précédemment,  
il est pertinent, dans un premier temps, de s'intéresser au processus d'émergence de la cognition  
505 sans considérer comment la modification des phénotypes vient influencer ce processus. Dans  
le cadre du paradigme de la cognition incarnée et située, une idée centrale du modèle de  
mémoire Act-In (Activation et Intégration, voir Versace et al., 2014) est que les expériences  
sensorimotrices antérieures détermineraient le traitement cognitif présent selon les contraintes  
de la situation actuelle. Autrement dit, l'émergence des connaissances, qu'elles soient générales  
510 ou spécifiques, serait possible à la suite du couplage des expériences présentes et des traces  
sensorimotrices d'expériences antérieures. Ainsi, chaque interaction sensorimotrice entre le  
corps et le monde extérieur se traduirait par la création de traces mnésiques à l'origine de  
l'émergence de la cognition.

Le substrat neuronal associé à ces traces est dynamique et susceptible d'être modifié par les  
515 expériences de vie. Plus particulièrement, lors d'une expérience sensorimotrice, de nouvelles  
connexions synaptiques se créent au niveau de l'hippocampe, une structure cérébrale  
particulièrement impliquée dans les processus mnésiques et d'apprentissage. L'association des  
afférences sensorielles (externes et internes) et des informations motrices qui permettent  
l'émergence d'un souvenir serait contenue dans un réseau de neurones interconnectés appelé  
520 « engramme » (Allport, 1985). La formation de ce réseau de neurones est possible grâce à un  
mécanisme de plasticité cérébrale (synaptogenèse lors de la potentialisation à long terme). Cette  
plasticité cérébrale dépend de mécanismes épigénétiques, car la connectivité des réseaux  
neuronaux est modifiée par l'impact du vécu sensorimoteur sur la régulation génétique *via* les

<sup>4</sup> Besoin irrépressible de consommation dans le cadre d'une addiction.

525 processus de méthylation de l'ADN et de l'acétylation des protéines histones (pour une revue, voir Sultan & Day, 2011). Ainsi, chaque expérience sensorimotrice laisserait des traces mnésiques à l'origine de l'émergence de la cognition, dont le substrat neuronal serait sous-tendu par des mécanismes épigénétiques.

530 En plus de jouer un rôle clé dans l'émergence de la cognition, l'épigénétique constituerait le mécanisme qui permet à la cognition de refléter le niveau d'adaptation au milieu conféré par les paramètres physiologiques, eux même modulés épigénétiquement par les interactions précédentes avec l'environnement. Ces paramètres peuvent varier en fonction du vécu et modulent ainsi le niveau d'adaptation qu'ils confèrent. Un exemple intéressant est celui de l'activité physique qui est susceptible de favoriser des caractéristiques physiologiques (e.g. la masse musculaire, le fonctionnement cardiorespiratoire) importantes pour faciliter l'interaction avec le monde (e.g., la force, l'endurance) qui peut conduire à des bénéfices cognitifs. Comme évoqué précédemment, l'activité physique est associée à une neurogenèse (Firth et al., 2018) et de meilleures performances cognitives (Hötting & Röder, 2013). Des mécanismes épigénétiques seraient bel et bien à l'origine des bénéfices cognitifs et cérébraux de l'activité physique. Plus précisément, la réalisation d'un effort physique augmenterait, par méthylation de l'ADN, l'expression de gènes qui favorisent la connectivité neuronale tels que le *Brain-derived neurotrophic factor* (BDNF) et *Insulin-like growth factor 1* (IGF-1) et inhiberait l'expression de gènes participants à la répression de la potentialisation à long terme, tels que le *Type 1 protein phosphatase* (PP1) et le *calcineurin* (Fernandes, Arida, & Gomez-Pinilla, 2017). Dans le cadre d'une approche évolutionniste, ces mécanismes épigénétiques pourraient traduire une mémoire du besoin de motricité pour la recherche de ressources alimentaires chez nos ancêtres chasseurs-cueilleurs pour favoriser leur survie illustrant la citation suivante : « la pensée serait l'internalisation évolutionniste du mouvement » (Vaynman & Gomez-Pinilla, 2006). Il a même été suggéré que le cerveau, et par extension, la cognition (e.g., prise de décision) aurait évolué au service de la motricité, dans le but de produire des mouvements complexes et adaptés (Wolpert & Landy, 2012). Ainsi, par la maximisation des caractéristiques physiologiques et des possibilités d'action, l'activité physique augmenterait le niveau d'adaptation au milieu et conduirait à une amélioration de la dynamique neuronale possiblement impliquée dans l'intégration et l'activation des traces mnésiques ergo à une émergence de la cognition favorisée via des processus épigénétiques.

555 À l'inverse, certains facteurs pourraient influencer négativement le niveau d'adaptation au milieu et donc perturberaient les processus cognitifs. Par exemple, le stress psychologique et psychosocial chronique est reconnu pour ses effets néfastes sur la santé physique et mentale. Nous allons voir que ces effets néfastes seraient possiblement causés par des mécanismes épigénétiques (tels qu'une acétylation d'histones des récepteurs modulant le signal glucocorticoïdique, Lee & Sawa, 2014). Le stress se réfère à une réponse non spécifique de l'organisme aux exigences de l'environnement (Selye, 1936). Dans le cas d'un stress occasionnel, cette réponse physiologique permet de surmonter l'adversité (Adolphs, 2013) pour rétablir l'homéostasie. Le stress occasionnel serait le mécanisme clé essentiel pour s'adapter aux changements (environnementaux, sociaux et psychologiques) en favorisant une maximisation des paramètres physiologiques importants pour l'adaptation (accélération du rythme cardiaque, glycogénolyse...) ce qui conduirait à une amélioration des performances cognitives (voir par exemple Domes, Heinrichs, Reichwald, & Hautzinger, 2002; Smeets, Giesbrecht, Jelicic, & Merckelbach, 2007). En revanche, lors d'une exposition à une situation de stress chronique, la réponse de stress provoque une immunodéficience (effet des glucocorticoïdes sur le long terme, voir Mawdsley & Rampton, 2005) et augmente le risque de

développer entre autres des pathologies cardiovasculaires, un syndrome métabolique (diabète de type 2, obésité) ainsi que certains cancers. De par ses conséquences physiologiques délétères, le stress chronique minimiserait le niveau d'adaptation au milieu et favoriserait des atteintes psychologiques notamment cognitives. En accord avec cette hypothèse, des travaux suggèrent  
575 que les difficultés cognitives associées avec l'avancée en âge sur le plan des capacités attentionnelles et mnésiques seraient dues à l'accumulation du stress au cours de la vie plutôt qu'au vieillissement biologique (Lupien, McEwen, Gunnar, & Heim, 2009). Les conséquences négatives du stress sur le plan cérébral, et par extension sur la cognition, seraient dues à des mécanismes épigénétiques tels qu'une modification de la méthylation de gènes responsables de  
580 la production de facteurs de croissance cérébrale (facteurs neurotrophiques, e.g., BDNF, *tyrosine hydroxylase*) qui jouent un rôle essentiel pour le fonctionnement neuronal (Roth, Lubin, Funk, & Sweatt, 2009; Niwa et al., 2013). Le stress chronique, contrairement au stress occasionnel, aurait un impact délétère sur des paramètres physiologiques importants pour l'adaptation et conduirait à des difficultés cognitives. Vivre des expériences stressantes  
585 conduirait alors à une réduction du niveau d'adaptation à l'environnement qui se traduirait par une atteinte épigénétique du substrat cérébral impliqué dans les propriétés émergentes des réseaux neuronaux et, par extension, de la cognition.

Un autre exemple de l'influence des expériences de vie sur certains paramètres physiologiques importants pour l'adaptation *via* la mémoire corporelle épigénétique, est la régulation du taux  
590 de sucre dans le sang (métabolisme glycémique). Comme vu précédemment, la cognition semble en partie contrainte par les ressources énergétiques (Proffitt, 2006). L'efficacité du métabolisme permet à un individu de disposer de la bioénergie nécessaire pour interagir de façon adaptée à l'environnement et peut influencer *in fine* la cognition. À l'appui de cette hypothèse, un métabolisme optimal favorise un bon fonctionnement cognitif par modulation de  
595 l'inclusion sous forme de chromatine des gènes (tels que le gène BDNF et l'histone désacétylase *sirtuin silent information regulator 1*, pour une revue, voir Dauncey, 2014). Un dysfonctionnement du métabolisme énergétique devrait influencer négativement le fonctionnement cognitif. Dans le cadre du diabète de type 2, les patients souffrent d'une hypoactivité de l'insuline qui perturbe le bon stockage du glucose dans les muscles et le foie. Il  
600 s'avère que les personnes qui souffrent d'un diabète de type 2 présentent souvent des difficultés cognitives qui seraient en partie dues à des mécanismes épigénétiques causés par ce dysfonctionnement métabolique. Par exemple, la présence d'une expression élevée d'histones désacétylases chez des patients diabétiques interférerait avec le fonctionnement synaptique (voir Wang et al., 2014). Ainsi, un dysfonctionnement métabolique qui altère l'utilisation  
605 efficiente de la bioénergie, et réduit la capacité d'interagir de façon adaptée avec l'environnement, et engendrerait un dysfonctionnement cognitif.

À travers ces trois exemples (l'activité physique, le stress et le métabolisme glycémique), les modifications épigénétiques pourraient être le mécanisme au niveau cellulaire qui permettent de faire le lien entre l'influence des expériences de vie sur la physiologie et les processus  
610 cognitifs. L'épigénétique serait d'une part l'un des principaux mécanismes explicatifs de l'influence du mode de vie sur les caractéristiques physiologiques, qui déterminent le niveau d'adaptation à l'environnement, et d'autre part de l'émergence de la cognition guidant l'interaction possible avec l'environnement. D'autres expériences, comportements et activités sont susceptibles d'avoir une influence épigénétique sur le fonctionnement cognitif en accord  
615 avec le niveau d'adaptation qu'elles offrent. Selon la théorie de l'échafaudage (Reuter-Lorenz & Park, 2014), une hygiène de vie caractérisée par des comportements qui bénéficient à l'activité neuronale telle que la réalisation d'activité physique, la pratique d'un instrument de

620 musique, l'apprentissage d'une nouvelle langue, avoir un régime alimentaire sain ou une bonne  
qualité de sommeil suffisamment permettrait un meilleur vieillissement cognitif  
comparativement à un mode de vie comprenant un régime alimentaire peu équilibré ou trop  
calorique, de l'inactivité physique et des comportements sédentaires. Possiblement, certaines  
625 activités qui bénéficient au fonctionnement cérébral est qu'elles offrent de nouvelles capacités  
d'action (e.g., parcourir de grandes distances, créer de la musique, parler une autre langue) que  
le corps « garde en mémoire ». Ces nouvelles capacités d'action permettraient une meilleure  
adaptation à l'environnement (notamment social) qui favoriserait une représentation du monde  
et une création de sens congruente avec ce niveau d'adaptation. *In fine*, les mécanismes  
épigénétiques seraient centraux car ils permettraient à un individu de voir et traiter les  
630 informations environnementales en accord avec son degré d'adaptation à l'environnement.  
Suivant cette hypothèse, la cognition dépendrait principalement des phénotypes et du niveau  
d'adaptation au milieu qu'ils confèrent. L'amélioration de ces paramètres physiologiques, qui  
favorise un meilleur niveau d'adaptation, semble aussi avoir un impact neuronal. Cette  
modification épigénétique neuronale conduirait à une perception, congruente au niveau  
635 d'adaptation au milieu, qui guiderait les actions possibles. L'épigénétique, qui permet la  
modulation de la physiologie suite aux interactions antérieures avec l'environnement et une  
modulation de la dynamique neuronale qui découle de ces interactions, serait alors l'élément  
participant à l'autopoïèse. Dans un cadre préventif et sanitaire, cette hypothèse offre des  
possibilités d'interventions neuropsychologiques intéressantes pour améliorer ou préserver le  
fonctionnement cognitif en se centrant sur l'individu et ses paramètres physiologiques.

#### 640 **4. La relation entre phénotypes et cognition dans un cadre préventif et sanitaire.**

Les programmes d'intervention afin de stimuler le fonctionnement cognitif reposent le plus  
souvent sur l'entraînement, par la répétition, d'une ou plusieurs fonctions cognitives (Tardif &  
Simard, 2011). Cela peut aller de la pratique de mots croisés à la réalisation de tâches sur  
appareils connectés (ordinateur, tablettes...) en passant par la participation à des jeux de société.  
645 Toutefois, les effets sont souvent limités à la fonction entraînée et parfois même au type  
d'exercice effectué sans qu'il y ait de transfert des effets positifs aux activités du quotidien ou  
à d'autres domaines cognitifs (Sala & Gobet, 2019). Plus récemment, à l'inverse de la  
stimulation cognitive, les interventions qui reposent sur l'activité physique ont montré des effets  
bénéfiques plus globaux et robustes sur le fonctionnement cognitif (Hötting & Röder, 2013).  
650 Ce moyen interventionnel est régulièrement utilisé pour prévenir les difficultés cognitives  
associées à l'âge (Gheysen et al., 2018) ou à des maladies chroniques comme le diabète de type  
2 (Callisaya & Nosaka, 2017). Les bénéfices observés sont le plus souvent attribués à une  
simple amélioration du fonctionnement cardiovasculaire qui en raison de l'irrigation du cerveau  
améliorerait la cognition (voir, Bherer, Erickson, & Liu-Ambrose, 2013).

655 Le cadre théorique développé dans cet article, selon lequel le fonctionnement cognitif reflète le  
niveau d'adaptation à l'environnement conféré par les caractéristiques physiologiques, offre  
une grille de lecture assez différente. Le vécu antérieur de l'individu serait essentiel, car les  
expériences antérieures (telles que la pratique d'activité physique au quotidien, une  
alimentation saine) auraient influencé épigénétiquement les phénotypes et donc le degré  
660 d'adaptation au milieu façonnant l'émergence de la cognition. L'activité physique, qui est une  
activité idéale pour améliorer le niveau d'adaptation au milieu, en maximisant de nombreuses  
caractéristiques physiologiques (la masse musculaire, la motricité, et le fonctionnement  
cardiovasculaire, voir Reiner, Niermann, Jekauc, & Woll, 2013), favoriserait un meilleur

665 fonctionnement cognitif que la stimulation cognitive, car la stimulation cognitive n'aurait pas  
(ou peu) ces bénéfiques physiologiques adaptatifs. Autrement dit, ce serait la modulation des  
phénotypes qui aurait un impact direct sur la cognition en accord avec la possibilité à interagir  
avec l'environnement. L'amélioration de caractéristiques physiologiques importantes pour  
l'adaptation au milieu devrait bénéficier au fonctionnement cognitif indépendamment de  
670 l'activité ayant causé cette amélioration. Selon cette perspective, ce n'est pas l'activité physique  
en elle-même qui améliore la cognition, mais l'amélioration des caractéristiques physiologiques  
par l'activité physique. L'activité physique ne serait alors qu'un moyen qui permet de  
maximiser certains phénotypes (i.e., amélioration de la musculature lors d'une activité de  
renforcement et amélioration des capacités cardiorespiratoires lors d'une activité d'endurance).

Un autre exemple d'intervention, plutôt utilisée dans le cadre de la gestion du stress, est la  
675 relaxation par respiration abdominale. Cette technique de relaxation ancestrale était utilisée  
(notamment par les civilisations indiennes) pour préparer les guerriers à l'affrontement ou  
encore pour favoriser l'accès à la pensée logique et opératoire laissant place afin de laisser place  
à une action efficace (Sengupta, 2012). La relaxation est aussi utilisée par les sportifs de haut  
niveau dans le but d'améliorer leur performance et de favoriser la récupération physiologique  
680 suite à l'exercice (Pelka et al., 2016). Ce type de technique serait aussi à même d'augmenter la  
variabilité du rythme cardiaque, l'indice physiologique qui reflète l'adaptation cardiovasculaire  
(pour une revue, voir Russo, Santarelli, & O'Rourke, 2017). Comme rapporté précédemment  
en lien avec le modèle de l'intégration neuro-viscérale (Thayer et al., 2009), une augmentation  
de la variabilité du rythme cardiaque améliorerait l'activité de certaines aires cérébrales et, par  
685 extension, le fonctionnement cognitif (pour une revue, voir Zaccaro et al., 2018). Les bénéfiques  
cognitifs de la respiration abdominale liés à des variations épigénétiques sont possiblement dus  
à une meilleure adaptation cardiovasculaire entraîne une capacité d'action efficiente sur  
l'environnement qui améliorerait le fonctionnement cognitif.

Les interventions citées au-dessus ciblent les capacités physiologiques d'adaptation au milieu.  
690 En améliorant différents phénotypes, la cognition émergerait en accord avec les nouvelles  
possibilités d'action offertes par ces améliorations suite à une modulation épigénétique  
neuronale induisant un changement physiologique. Nous avons également mentionné le  
potentiel rôle central de l'intéroception dans cette autorégulation de la cognition en cohérence  
avec le niveau d'adaptation. L'intéroception semble particulièrement centrale dans la pratique  
695 de la médiation de pleine conscience (ici le terme *conscience* se réfère à une attention accrue  
aux expériences corporelles, la pratique de pleine conscience a aussi été qualifiée de « pratique  
de l'attention vigilante », voir Varela, Thompson, & Rosch, 1991). Reconnue pour ses bénéfiques  
psychologiques (Brown & Ryan, 2003), la méditation de pleine conscience est inspirée du  
Bouddhisme (Hanh, 1996). Cette technique de méditation se traduit par le fait de porter  
700 intentionnellement et sans jugement, son attention au moment présent, et à l'expérience  
physiologique, corporelle ou sensorielle qui se déploie moment après moment (Kabat Zinn,  
2003). La pratique de la pleine conscience suppose un entraînement des capacités  
attentionnelles à percevoir les signaux physiologiques. Autrement dit, la pleine conscience  
améliorerait les capacités intéroceptives (Gibson, 2019). Cette amélioration aurait des  
705 répercussions sur les performances cognitives à des tâches qui évaluent la mémoire et les  
capacités attentionnelles (pour une revue, voir Chiesa, Calati, & Serretti, 2011). Alors que les  
mécanismes qui sous-tendent les effets de la méditation pleine conscience restent à déterminer,  
la grille de lecture proposée dans cet article offrirait une piste explicative possible à travers le  
rôle de l'intéroception. Cette pratique méditative semble améliorer les capacités intéroceptives  
710 suite à une attention portée sur les signaux corporels de façon répétée (pour une méta-analyse,

voir Treves, Tello, Davidson, & Goldberg, 2019) qui peut expliquer les bénéfices psychologiques, notamment cognitifs, associés à la pleine conscience. Il est aisé d’imaginer une intervention qui cible l’intéroception qui pourrait être directement comparée à la médiation pleine conscience. Par exemple, un entraînement par biofeedback qui consiste à prêter attention et à essayer de réguler volontairement un signal physiologique (e.g. la discrimination de battements cardiaques) améliorerait l’intéroception et conduirait à une meilleure performance à une tâche de prise de décision (Sugawara et al., 2020). Ainsi, quelle que soit l’activité (activité physique, respiration abdominale ou méditation de la pleine conscience par exemple), l’amélioration de paramètres physiologiques déterminants pour l’adaptation au milieu (ou de l’amélioration de l’intéroception qui permet l’adéquation entre l’émergence de la cognition et le niveau d’adaptation) conduirait à un meilleur fonctionnement cognitif.

Dans le monde médical actuel, la norme est de réaliser des interventions préventives standardisées (Reitz, 2016). À l’inverse, l’hypothèse de l’importance adaptative des caractéristiques physiologiques dans l’émergence de la cognition offre de nouvelles opportunités interventionnelles. Suivant ce cadre théorique, les interventions standardisées qui propose de l’activité physique ou d’autres activités avec la même intensité, durée et fréquence pour tous sont problématiques. Si les paramètres physiologiques déterminent la cognition en fonction du niveau d’adaptation qu’ils confèrent, alors il serait nécessaire de proposer une intervention individualisée, non standardisée, ciblée sur ces paramètres, pour favoriser de meilleures performances cognitives. Autrement dit, centrer la prise en charge sur l’individu et l’amélioration de ses caractéristiques physiologiques idiosyncrasiques inadaptées permettrait de maximiser son niveau d’adaptation au milieu et *in fine* un fonctionnement cognitif efficient (voir Shetty & Youngberg, 2018). Par exemple, un individu qui présente une force musculaire suffisante, mais peu d’endurance profiterait davantage des activités améliorant les capacités cardiovasculaires et cardiorespiratoires que d’activités de renforcement musculaire. D’ailleurs, certaines interventions personnalisées ont donné lieu à des résultats très encourageants. Par exemple, des interventions personnalisées réalisées auprès de patients avec troubles cognitifs (attentionnels et mnésiques) à différents stades de la maladie d’Alzheimer serait à même de ralentir, voire d’améliorer, le déclin cognitif (Bredesen et al., 2016). Cette intervention consiste à déterminer les caractéristiques métaboliques individuelles afin de permettre une optimisation métabolique, notamment au niveau synaptique. Selon les premiers résultats prometteurs, le nombre de patients qui ont connu une amélioration cognitive dépasserait la centaine à ce jour (Bredesen et al., 2018). D’autres interventions personnalisées pour prévenir les difficultés cognitives qui utilisent des moyens interventionnels maximisant des paramètres physiologiques importants pour favoriser une meilleure adaptation au monde pourraient aboutir à des résultats positifs similaires. Ce type d’intervention présente un coût financier et nécessite une expertise pour la mise en œuvre et l’interprétation qui constitue un frein possible à leur mise en place.

## 5. Conclusion

Les études qui s’inscrivent dans une approche incarnée de la cognition ont jusqu’ici principalement étudié le corps comme un objet inerte ou comme « moteur » d’actions spécifiques sans véritablement prendre en compte l’ensemble des paramètres physiologiques qui font du corps un organisme vivant. Dans cet article, nous avons proposé une grille de lecture alternative selon laquelle la cognition reflète le niveau d’adaptation au milieu conférée par les caractéristiques physiologiques du corps. Bien que d’autres auteurs ont abordé le rôle la physiologie dans la cognition (Badcock, Friston, Ramstead, Ploeger, & Hohwy, 2019; Pezzulo & Cisek, 2016) et de l’influence de l’intéroception dans cette relation (Barrett & Simmons,

2015; Seth, 2013; Seth & Friston, 2016), cet article propose une lecture originale de ces relations en offrant un cadre intégratif plus global. En effet, prendre en considération les travaux de neurobiologistes sur les indicateurs psycho-physiologiques tout en s'inscrivant épistémiquement dans la théorie énonciviste (Thompson & Varela, 2001) offrirait une nouvelle réflexion sur le rôle du corps, y compris les caractéristiques physiologiques le composant, dans l'émergence de la cognition. Selon cette perspective psycho-physiologique incarnée (intégrant les données de travaux psycho-physiologiques dans un cadre incarné de la cognition), le principal mécanisme par lequel l'émergence d'une cognition en cohérence avec le niveau d'adaptation au milieu est possible serait l'influence épigénétique qui permettrait à l'organisme « de garder en mémoire » les interactions antérieures avec le monde en modulant 1) les paramètres physiologiques (phénotypes) et les possibilités d'interaction avec l'environnement qu'ils offrent ; 2) la dynamique neuronale en accord avec le niveau d'adaptation déterminé par les paramètres physiologiques à un instant donné. Les expériences de vie qui modulent l'expression génétique des phénotypes importants pour l'adaptation au milieu (musculature, endurance cardiorespiratoire...) moduleraient épigénétiquement le fonctionnement cérébral et, par extension, la cognition. La mémoire pourrait correspondre à un ancrage épigénétique des expériences passées et présentes dans notre corps qui permettrait l'émergence de la cognition. Dans un cadre préventif, sociétal et sanitaire, cette approche suggère des possibilités d'interventions orientées par et sur les caractéristiques physiologiques du patient ce qui implique des prises en charge individualisées plutôt que standardisées. Chaque expérience de vie au quotidien est importante et serait déterminante pour notre santé physique et psychologique (les deux sont alors dépendantes) et sur l'évolution du fonctionnement cognitif à long terme. Ainsi, notre habilité à se mouvoir, à surmonter, à traverser, à soulever, à parler, à agir, à interagir avec le monde qu'il soit environnemental ou social serait la source de la création de sens, c'est-à-dire le pouvoir à être en synergie avec notre milieu qui découle de notre évolution en tant qu'espèce sociale. L'esprit humain aurait cette faculté à nous montrer le champ des possibles en accord avec nos capacités à agir, à construire une représentation et une signification en accord avec notre corps. Cet article prône pour une nouvelle maxime : « Un esprit sain *provenant* d'un corps sain ».

### **Remerciements**

Valentin Magnon, Jordan Mille et Guillaume T. Vallet sont subventionnés pour leur implication dans le projet Vieillesse, Maladie Chronique et stimulation Cognitive (ViMaCC) par la région Auvergne-Rhône-Alpes. Le projet ViMaCC est cofinancé par l'Union européenne dans le cadre du Fonds Européen de Développement Régional (FEDER).

## Références bibliographiques

- Adolphs, R. (2013). The biology of fear. *Current Biology*, 23(2), R79-R93. doi: 10.1016/j.cub.2012.11.055
- 795 Allport, D. A. (1985). Distributed memory, modular subsystems and dysphasia. In *Current perspectives in dysphasia* (S. K. New-man & R. Epstein (Eds.), p. 32-60). Edinburgh: Churchill Livingstone.
- Barsalou. (1999). Perceptual symbol systems. *The Behavioral and Brain Sciences*, 22(4), 577-609; discussion 610-660.
- 800 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. doi: 10.3758/s13415-019-00721-3
- 805 Barrett, L. F., & Simmons, W. K. (2015). Interoceptive predictions in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 16(7), 419-429. doi: 10.1038/nrn3950
- Barsalou, L. W. (2010). Grounded cognition : Past, present, and future. *Topics in Cognitive Science*, 2(4), 716-724. doi: 10.1111/j.1756-8765.2010.01115.x
- 810 Bhalla, M., & Proffitt, D. R. (1999). Visual-motor recalibration in geographical slant perception. *Journal of Experimental Psychology. Human Perception and Performance*, 25(4), 1076-1096. doi: 10.1037//0096-1523.25.4.1076
- 815 Bherer, L., Erickson, K. I., & Liu-Ambrose, T. (2013). A review of the effects of physical activity and exercise on cognitive and brain functions in older adults. *Journal of Aging Research*, 2013, 657508. doi: 10.1155/2013/657508
- Bredesen, D. E., Amos, E. C., Canick, J., Ackerley, M., Raji, C., Fiala, M., & Ahdidan, J. (2016). Reversal of cognitive decline in Alzheimer's disease. *Aging (Albany NY)*, 8(6), 1250-1258. doi: 10.18632/aging.100981
- 820 Bredesen, D. E., Sharlin, K., Jenkins, D., Okuno, M., Youngberg, W., Cohen, S. H., ... Braud, M. (2018). Reversal of cognitive decline : 100 patients. *Journal of Alzheimer's Disease & Parkinsonism*, 08(05). doi: 10.4172/2161-0460.1000450
- Brouillet, D., Vagnot, C., Milhau, A., Brunel, L., Briglia, J., Versace, R., & Rousset, S. (2015). Sensory-motor properties of past actions bias memory in a recognition task. *Psychological Research*, 79(4), 678-686. doi: 10.1007/s00426-014-0600-6
- 825 Brown, K. W., & Ryan, R. M. (2003). The benefits of being present : Mindfulness and its role in psychological well-being. *Journal of Personality and Social Psychology*, 84(4), 822-848.
- 830 Burke, D., & Sulikowski, D. (2013). The Evolution of Holistic Processing of Faces. *Frontiers in Psychology*, 4. doi: 10.3389/fpsyg.2013.00011
- Callisaya, M., & Nosaka, K. (2017). Effects of exercise on type 2 diabetes mellitus-related cognitive impairment and dementia. *Journal of Alzheimer's Disease: JAD*, 59(2), 503-513. doi: 10.3233/JAD-161154

- 835 Cavalli, G., & Heard, E. (2019). Advances in epigenetics link genetics to the environment and disease. *Nature*, *571*(7766), 489-499. doi: 10.1038/s41586-019-1411-0
- Ceunen, E., Vlaeyen, J. W. S., & Van Diest, I. (2016). On the origin of interoception. *Frontiers in Psychology*, *7*. doi: 10.3389/fpsyg.2016.00743
- 840 Chiesa, A., Calati, R., & Serretti, A. (2011). Does mindfulness training improve cognitive abilities? A systematic review of neuropsychological findings. *Clinical Psychology Review*, *31*(3), 449-464. doi: 10.1016/j.cpr.2010.11.003
- Conty, L., George, N., & Hietanen, J. K. (2016). Watching Eyes effects : When others meet the self. *Consciousness and Cognition*, *45*, 184-197. doi: 10.1016/j.concog.2016.08.016
- 845 Cordain, L., Gotshall, R. W., Eaton, S. B., & Eaton, S. B. (1998). Physical activity, energy expenditure and fitness : An evolutionary perspective. *International Journal of Sports Medicine*, *19*(5), 328-335. doi: 10.1055/s-2007-971926
- 850 Chum, M., Bekkering, H., Dodd, M. D., & Pratt, J. (2007). Motor and visual codes interact to facilitate visuospatial memory performance. *Psychonomic Bulletin & Review*, *14*(6), 1189-1193. doi: 10.3758/BF03193111
- 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. doi: 10.1098/rstb.1996.0125
- 855 Damasio, A., & Carvalho, G. B. (2013). The nature of feelings : Evolutionary and neurobiological origins. *Nature Reviews Neuroscience*, *14*(2), 143-152. doi: 10.1038/nrn3403
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*. London: Penguin.
- 860 Dauncey, M. J. (2014). Nutrition, the brain and cognitive decline : Insights from epigenetics. *European Journal of Clinical Nutrition*, *68*(11), 1179-1185. doi: 10.1038/ejcn.2014.173
- Dawkins, R. (1976). *The selfish gene*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- 865 Dijkstra, K., Kaschak, M. P., & Zwaan, R. A. (2007). Body posture facilitates retrieval of autobiographical memories. *Cognition*, *102*(1), 139-149. doi: 10.1016/j.cognition.2005.12.009
- 870 Domes, G., Heinrichs, M., Reichwald, U., & Hautzinger, M. (2002). Hypothalamic-pituitary-adrenal axis reactivity to psychological stress and memory in middle-aged women : High responders exhibit enhanced declarative memory performance. *Psychoneuroendocrinology*, *27*(7), 843-853. doi: 10.1016/S0306-4530(01)00085-3
- 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. doi: [10.3758/PBR.16.5.964](https://doi.org/10.3758/PBR.16.5.964)
- 875 Fardi, M., Solali, S., & Farshdousti Hagh, M. (2018). Epigenetic mechanisms as a new approach in cancer treatment : An updated review. *Genes & Diseases*, *5*(4), 304-311. doi: 10.1016/j.gendis.2018.06.003

- 880 Fernandes, J., Arida, R. M., & Gomez-Pinilla, F. (2017). Physical exercise as an epigenetic modulator of brain plasticity and cognition. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, *80*, 443-456. doi: 10.1016/j.neubiorev.2017.06.012
- Firth, J., Stubbs, B., Vancampfort, D., Schuch, F., Lagopoulos, J., Rosenbaum, S., & Ward, P. B. (2018). Effect of aerobic exercise on hippocampal volume in humans : A systematic review and meta-analysis. *NeuroImage*, *166*, 230-238. doi: 10.1016/j.neuroimage.2017.11.007
- 885 Fodor, J. A. (1983). *The modularity of mind*. MIT Press.
- Forte, G., Favieri, F., & Casagrande, M. (2019). Heart rate variability and cognitive function : A systematic review. *Frontiers in Neuroscience*, *13*. doi: 10.3389/fnins.2019.00710
- 890 Ge, C., Ye, J., Weber, C., Sun, W., Zhang, H., Zhou, Y., ... Capel, B. (2018). The histone demethylase KDM6B regulates temperature-dependent sex determination in a turtle species. *Science (New York, N.Y.)*, *360*(6389), 645-648. doi: 10.1126/science.aap8328
- 895 Gheysen, F., Poppe, L., DeSmet, A., Swinnen, S., Cardon, G., De Bourdeaudhuij, I., ... Fias, W. (2018). Physical activity to improve cognition in older adults : Can physical activity programs enriched with cognitive challenges enhance the effects? A systematic review and meta-analysis. *The International Journal of Behavioral Nutrition and Physical Activity*, *15*. doi: 10.1186/s12966-018-0697-x
- 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>
- 900 Gibson, J. J. (1979). *The ecological approach to visual perception*. Houghton Mifflin.
- Gibson, J. (2019). Mindfulness, interoception, and the body : A contemporary perspective. *Frontiers in Psychology*, *10*. doi: [10.3389/fpsyg.2019.02012](https://doi.org/10.3389/fpsyg.2019.02012)
- 905 Häfner, M. (2013). When body and mind are talking. Interoception moderates embodied cognition. *Experimental Psychology*, *60*(4), 255-259. doi: 10.1027/1618-3169/a000194
- Hanh, T. N. (1996). *The miracle of mindfulness : An introduction to the practice of meditation*. Boston: Beacon Press.
- 910 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. doi: 10.1111/j.1756-8765.2012.01189.x
- Hötting, K., & Röder, B. (2013). Beneficial effects of physical exercise on neuroplasticity and cognition. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *37*(9), 2243-2257. doi: 10.1016/j.neubiorev.2013.04.005
- 915 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. doi: 10.1016/j.psychsport.2017.08.013
- 920 Kabat-Zinn, J. (2003). Mindfulness-based interventions in context : Past, present, and future. *Clinical Psychology: Science and Practice*, *10*(2), 144-156. doi: 10.1093/clipsy.bpg016

- Keller, E. F. (2014). From gene action to reactive genomes. *The Journal of Physiology*, 592(Pt 11), 2423-2429. doi: 10.1113/jphysiol.2014.270991
- 925 Khalsa, S. S., Adolphs, R., Cameron, O. G., Critchley, H. D., Davenport, P. W., Feinstein, J. S., ... Zucker, N. (2018). Interoception and mental health: A roadmap. *Biological Psychiatry: Cognitive Neuroscience and Neuroimaging*, 3(6), 501-513. doi: 10.1016/j.bpsc.2017.12.004
- Kucharski, R., Maleszka, J., Foret, S., & Maleszka, R. (2008). Nutritional control of reproductive status in honeybees via DNA methylation. *Science (New York, N.Y.)*, 319(5871), 1827-1830. doi: 10.1126/science.1153069
- 930 Lee, R., & Sawa, A. (2014). Environmental stressors and epigenetic control of the hypothalamic-pituitary-adrenal-axis (HPA-axis). *Neuroendocrinology*, 100(4), 278-287. doi: 10.1159/000369585
- Ling, C., & Rönn, T. (2019). Epigenetics in human obesity and type 2 diabetes. *Cell Metabolism*, 29(5), 1028-1044. doi: 10.1016/j.cmet.2019.03.009
- 935 Liu, X., Jiao, B., & Shen, L. (2018). The Epigenetics of Alzheimer's Disease: Factors and Therapeutic Implications. *Frontiers in Genetics*, 9. doi: 10.3389/fgene.2018.00579
- Lupien, S. J., McEwen, B. S., Gunnar, M. R., & Heim, C. (2009). Effects of stress throughout the lifespan on the brain, behaviour and cognition. *Nature Reviews. Neuroscience*, 10(6), 434-445. doi: 10.1038/nrn2639
- 940 Magnon, V., Mondillon, L., Picq, S., & Vallet, G. T. (2021, Octobre). Prendre des mots à cœur : l'influence du fonctionnement cardiovasculaire dans le traitement émotionnel [communication]. Human Embodied COgnition (HECO), Montpellier, France. doi: 10.13140/RG.2.2.16849.86888
- 945 Mawdsley, J. E., & Rampton, D. S. (2005). Psychological stress in IBD: New insights into pathogenic and therapeutic implications. *Gut*, 54(10), 1481-1491. doi: 10.1136/gut.2005.064261
- McCraty, R., & Zayas, M. A. (2014). Cardiac coherence, self-regulation, autonomic stability, and psychosocial well-being. *Frontiers in Psychology*, 5(1090), 1-13. doi: 10.3389/fpsyg.2014.01090
- McCulloch, W. S., & Pitts, W. (1943). A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity. *The Bulletin of Mathematical Biophysics*, 5(4), 115-133. doi: 10.1007/BF02478259
- 955 Meloni, M., & Reynolds, J. (2020). Thinking embodiment with genetics: Epigenetics and postgenomic biology in embodied cognition and enactivism. *Synthese*. doi: 10.1007/s11229-020-02748-3
- Murphy, J., Catmur, C., & Bird, G. (2018). Alexithymia is associated with a multidomain, multidimensional failure of interoception: Evidence from novel tests. *Journal of Experimental Psychology. General*, 147(3), 398-408. doi: 10.1037/xge0000366
- 960 Neisser, U. (1967). *Cognitive Psychology*. Appleton-Century-Crofts.

- 965 Nielsen, D. A., Utrankar, A., Reyes, J. A., Simons, D. D., & Kosten, T. R. (2012). Epigenetics of drug abuse : Predisposition or response. *Pharmacogenomics*, *13*(10), 1149-1160. doi: 10.2217/pgs.12.94
- Niwa, M., Jaaro-Peled, H., Tankou, S., Seshadri, S., Hikida, T., Matsumoto, Y., ... Sawa, A. (2013). Adolescent stress-induced epigenetic control of dopaminergic neurons via glucocorticoids. *Science (New York, N.Y.)*, *339*(6117), 335-339. doi: 10.1126/science.1226931
- 970 Paciorek, A., & Skora, L. (2020). Vagus Nerve Stimulation as a Gateway to Interoception. *Frontiers in Psychology*, *11*. doi: 10.3389/fpsyg.2020.01659
- 975 Park, G., Van Bavel, J. J., Vasey, M. W., Egan, E. J. L., & Thayer, J. F. (2012). 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. doi: 10.1016/j.biopsycho.2012.02.012
- Pelka, M., Heidari, J., Ferrauti, A., Meyer, T., Pfeiffer, M., & Kellmann, M. (2016). Relaxation techniques in sports: A systematic review on acute effects on performance. *Performance Enhancement & Health*, *5*(2), 47-59. doi: 10.1016/j.peh.2016.05.003
- 980 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. doi: 10.1016/j.tics.2016.03.013
- 985 Pezzulo, G., Iodice, P., Barca, L., Chausse, P., Monceau, S., & Mermillod, M. (2018). Increased heart rate after exercise facilitates the processing of fearful but not disgusted faces. *Scientific Reports*, *8*(1), 398. doi: 10.1038/s41598-017-18761-5
- Plancher, G., Mazeres, F., & Vallet, G. T. (2019). When motion improves working memory. *Memory*, *27*(3), 410-416. doi: 10.1080/09658211.2018.1510012
- 990 Pollatos, O., Gramann, K., & Schandry, R. (2007). Neural systems connecting interoceptive awareness and feelings. *Human Brain Mapping*, *28*(1), 9-18. doi: 10.1002/hbm.20258
- Porges, S. W. (2007). The polyvagal perspective. *Biological psychology*, *74*(2), 116-143. doi: 10.1016/j.biopsycho.2006.06.009
- Proffitt, D. R., Bhalla, M., Gossweiler, R., & Midgett, J. (1995). Perceiving geographical slant. *Psychonomic Bulletin & Review*, *2*(4), 409-428. doi: [10.3758/BF03210980](https://doi.org/10.3758/BF03210980)
- 995 Proffitt, D. R. (2006). Embodied perception and the economy of action. *Perspectives on Psychological Science: A Journal of the Association for Psychological Science*, *1*(2), 110-122. doi: 10.1111/j.1745-6916.2006.00008.x
- 1000 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. doi: 10.1016/j.ijpsycho.2012.08.012

- 1005 Reiner, M., Niermann, C., Jekauc, D., & Woll, A. (2013). Long-term health benefits of physical activity – A systematic review of longitudinal studies. *BMC Public Health*, *13*(1), 813. doi: 10.1186/1471-2458-13-813
- Reitz, C. (2016). Toward precision medicine in Alzheimer’s disease. *Annals of Translational Medicine*, *4*(6). doi: 10.21037/atm.2016.03.05
- 1010 Reuter-Lorenz, P. A., & Park, D. C. (2014). How does it STAC up? Revisiting the scaffolding theory of aging and cognition. *Neuropsychology Review*, *24*(3), 355-370. doi: 10.1007/s11065-014-9270-9
- Robison, A. J., & Nestler, E. J. (2011). Transcriptional and epigenetic mechanisms of addiction. *Nature Reviews Neuroscience*, *12*(11), 623-637. doi: 10.1038/nrn3111
- 1015 Roth, T. L., Lubin, F. D., Funk, A. J., & Sweatt, J. D. (2009). Lasting epigenetic influence of early-life adversity on the BDNF gene. *Biological Psychiatry*, *65*(9), 760-769. doi: 10.1016/j.biopsych.2008.11.028
- Russo, M. A., Santarelli, D. M., & O’Rourke, D. (2017). The physiological effects of slow breathing in the healthy human. *Breathe*, *13*(4), 298-309. doi: 10.1183/20734735.009817
- 1020 Sala, G., & Gobet, F. (2019). Cognitive training does not enhance general cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, *23*(1), 9-20. doi: 10.1016/j.tics.2018.10.004
- 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), 464–482. doi: 10.1068/p6445
- 1025 Schuurmans, A. A. T., de Loeff, P., 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. doi: 10.1007/s10916-020-01648-w
- 1030 Selye, H. (1936). A syndrome produced by diverse nocuous agents. *Nature*, *138*(3479), 32. doi: 10.1038/138032a0
- Sengupta, P. (2012). Health impacts of yoga and pranayama : A state-of-the-art review. *International journal of preventive medicine*. doi: 10.13016/LXQD-LC00
- 1035 Seth, A. K. (2013). Interoceptive inference, emotion, and the embodied self. *Trends in Cognitive Sciences*, *17*(11), 565-573. doi: 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). doi: 10.1098/rstb.2016.0007
- 1040 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*. doi: 10.3389/fpsyg.2014.01040
- Shaffer, F., & Ginsberg, J. P. (2017). An overview of heart rate variability metrics and norms. *Frontiers in Public Health*, *5*, 258. doi: 10.3389/fpubh.2017.00258

- 1045 Shetty, P., & Youngberg, W. (2018). Clinical lifestyle medicine strategies for preventing and reversing memory loss in Alzheimer's. *American Journal of Lifestyle Medicine*, 12(5), 391-395. doi: 10.1177/1559827618766468
- 1050 Smeets, T., Giesbrecht, T., Jelicic, M., & Merckelbach, H. (2007). Context-dependent enhancement of declarative memory performance following acute psychosocial stress. *Biological Psychology*, 76(1-2), 116-123. doi: 10.1016/j.biopsycho.2007.07.001
- Sugawara, A., Terasawa, Y., Katsunuma, R., & Sekiguchi, A. (2020). Effects of interoceptive training on decision making, anxiety, and somatic symptoms. *BioPsychoSocial Medicine*, 14(1), 7. doi: 10.1186/s13030-020-00179-7
- 1055 Sultan, F. A., & Day, J. J. (2011). Epigenetic mechanisms in memory and synaptic function. *Epigenomics*, 3(2), 157-181.
- 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. doi: [10.1016/j.cortex.2017.05.019](https://doi.org/10.1016/j.cortex.2017.05.019)
- 1060 Tardif, S., & Simard, M. (2011). Cognitive stimulation programs in healthy elderly : A review. *International Journal of Alzheimer's Disease*, 2011, e378934. doi: <https://doi.org/10.4061/2011/378934>
- 1065 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. doi: 10.1196/annals.1366.014
- 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. doi: 10.1007/s12160-009-9101-z
- 1070
- Thompson, E., & Varela, F. J. (2001). Radical embodiment : Neural dynamics and consciousness. *Trends in Cognitive Sciences*, 5(10), 418-425. doi: 10.1016/s1364-6613(00)01750-2
- 1075
- Treves, I. N., Tello, L. Y., Davidson, R. J., & Goldberg, S. B. (2019). The relationship between mindfulness and objective measures of body awareness : A meta-analysis. *Scientific Reports*, 9(1), 17386. doi: 10.1038/s41598-019-53978-6
- 1080
- Tsakiris, M., & Critchley, H. (2016). Interoception beyond homeostasis : Affect, cognition and mental health. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1708). doi: 10.1098/rstb.2016.0002
- 1085 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). doi: 10.1098/rstb.2016.0005

- Varela FG, Maturana HR, Uribe R. (1974). Autopoiesis: the organization of living systems, its characterization and a model. *Current in Modern Biology*, 5(4):187-96. doi: 10.1016/0303-2647(74)90031-8
- 1090 Varela, F. J., Thompson, E., & Rosch, E. (1991). *The embodied mind : Cognitive science and human experience*. MIT Press.
- Vaynman, S., & Gomez-Pinilla, F. (2006). Revenge of the « sit » : How lifestyle impacts neuronal and cognitive health through molecular systems that interface energy metabolism with neuronal plasticity. *Journal of Neuroscience Research*, 84(4), 699-715. doi: 10.1002/jnr.20979
- 1095
- 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. doi: 10.1080/20445911.2014.892113
- 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). doi: 10.1098/rstb.2012.0267
- 1100
- Wang, J., Gong, B., Zhao, W., Tang, C., Varghese, M., Nguyen, T., ... Pasinetti, G. M. (2014). Epigenetic mechanisms linking diabetes and synaptic impairments. *Diabetes*, 63(2), 645-654. doi: 10.2337/db13-1063
- 1105
- Wehrwein, E. A., Orer, H. S., & Barman, S. M. (2016). Overview of the anatomy, physiology, and pharmacology of the autonomic nervous system. *Comprehensive Physiology*, 6(3), 1239-1278. doi: 10.1002/cphy.c150037
- 1110
- Wilson, M. (2002). Six views of embodied cognition. *Psychonomic Bulletin & Review*, 9(4), 625-636. doi: [10.3758/BF03196322](https://doi.org/10.3758/BF03196322)
- Witt, J. K. (2011). Action's effect on perception. *Current Directions in Psychological Science*, 20(3), 201-206. doi: 10.1177/0963721411408770
- 1115 Witt, J. K. (2017). Action potential influences spatial perception : Evidence for genuine top-down effects on perception. *Psychonomic Bulletin & Review*, 24(4), 999-1021. doi: [10.3758/s13423-016-1184-5](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. doi: 10.1111/j.1467-9280.2005.01640.x
- 1120
- 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 psychophysiological correlates of slow breathing. *Frontiers in Human Neuroscience*, 12. doi: 10.3389/fnhum.2018.00353
- 1125 Zhang, L., Wang, X., Zhu, Y., Li, H., Zhu, C., Yu, F., & Wang, K. (2017). Selective impairment of decision making under ambiguity in alexithymia. *BMC Psychiatry*, 17. doi: 10.1186/s12888-017-1537-2
- Zhou, P., Critchley, H., Garfinkel, S., & Gao, Y. (2021). The conceptualization of emotions

1130 across cultures: A model based on interoceptive neuroscience. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 125, 314-327. doi: 10.1016/j.neubiorev.2021.02.023