Mesure de la conscience du corps et de l'impact sur la cognition de l'information corporelle

Charles Verdonk

▶ **To cite this version:**

Charles Verdonk. Mesure de la conscience du corps et de l'impact sur la cognition de l'information corporelle. Psychologie et comportements. Université Paris sciences et lettres, 2021. Français. NNT : 2021UPSLS036 . tel-03215792

HAL Id: tel-03215792
https://pastel.hal.science/tel-03215792

Submitted on 3 May 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.

PSL
UNIVERSITÉ PARIS

THÈSE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITÉ PSL

Préparée à l'Ecole Supérieure de Physique et de Chimie Industrielles
et à l'Institut de Recherche Biomédicale des Armées

Mesure de la conscience du corps et de l'impact sur la cognition de l'information corporelle

Soutenue par
Charles VERDONK
Le 04 mars 2021

Ecole doctorale n° 158
Cerveau, cognition, comportement

Spécialité
Neurosciences

Composition du jury :

Olivier GAPENNE Professeur des universités UTC	*Président*
Antoine LUTZ Directeur de recherche INSERM - CRNL	*Rapporteur*
Thomas SIMILOWSKI Professeur des universités praticien hospitalier Sorbonne Université Médecine	*Rapporteur*
Catherine TALLON-BAUDRY Directrice de recherche CNRS - ENS	*Examinateur*
François VIALATTE Maître de conférences ESPCI Paris - PSL	*Directeur de thèse*
Marion TROUSSELARD Professeure agrégée du Val-de-Grâce IRBA	*Co-directrice de thèse*

IRBA ESPCI PARIS | PSL

Remerciements

Je tiens à témoigner ma reconnaissance à celles et ceux qui ont été à mes côtés pendant ces trois années. Votre présence, votre soutien, vos connaissances et votre savoir-faire m'ont permis de mener à bien ce projet.

Je remercie tout d'abord Marion Trousselard qui m'a fait découvrir avec enthousiasme et énergie la recherche en neurosciences. Je la remercie aussi pour son encadrement bienveillant tout au long de ce travail. Je remercie François Vialatte pour ses conseils sur le plan scientifique et technique. J'adresse aussi mes remerciements à Gérard Dreyfus pour son encadrement dans la seconde partie de mes travaux expérimentaux.

Je remercie mes collègues de l'Unité de Neurophysiologie du stress pour leurs conseils avisés et leur aide durant ces trois années. J'adresse également mes remerciements à toutes les équipes de l'IRBA qui m'ont aidé dans la réalisation de mes travaux expérimentaux, notamment les équipes du Département Innovation numérique et intelligence artificielle et l'Unité Ingénierie et maintenance des moyens d'essais. Je remercie aussi l'Equipe Mémoire, oscillations et états de vigilance de l'ESPCI qui m'a accueilli régulièrement pendant ma troisième année de thèse, et avec qui les échanges scientifiques ont été très riches.

Je remercie chaleureusement ma famille et mes amis pour leur présence et leur soutien indéfectible. Je remercie du fond du cœur ma femme et mes enfants pour tous les efforts qu'ils ont consentis afin que je puisse mener à bien ce travail.

Je tiens aussi à remercier les membres de mon jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail. Soyez assurez de mon profond respect.

ÉCOLE DU VAL DE GRÂCE

À Monsieur le Médecin Chef des Services Hors Classe Éric-Marie KAISER

Directeur de l'École du Val-de-Grâce

INSTITUT DE RECHERCHE BIOMÉDICALE DES ARMÉES

À Madame la Pharmacienne Générale Haude TYMEN

Directrice de l'Institut de Recherche Biomédicale des Armées

À Monsieur le Pharmacien Chef des Services de Classe Normale Frédéric DORANDEU

Directeur adjoint de l'Institut de Recherche Biomédicale des Armées

À Monsieur le Médecin Chef des Services Hors Classe Frédéric CANINI

Directeur scientifique et technique de l'Institut de Recherche Biomédicale des Armées

À Monsieur Mounir CHENNAOUI

Chef de la Division Santé du Militaire en Opérations

À Madame Françoise DARSES

Chef du Département Neurosciences et Sciences Cognitives

À Madame la Médecin Chef des Services de Classe Normale Marion TROUSSELARD

Chef du l'Unité Neurophysiologie du Stress

Table des matières

Abréviations 3
Liste des Figures 4
Liste des Tableaux 6
Introduction 7
I. Étude de la conscience du corps dans le cadre de la mindfulness 8
A. La mindfulness : de quoi parle-t-on ? 8
B. Intérêt de l'étude de la mindfulness en médecine militaire 9
C. « Être mindful » : comment cela se caractérise-t-il ? 12
1) Présentation de l'article n°1 12
2) Les points clefs de l'article n°1 33
3) Discussion de l'article n°1 34
II. La conscience du corps 35
A. Définition 35
B. Bases neuroanatomiques 37
1) Interoception : la voie lamina I medullo-thalamo-corticale 37
2) Extéroception 40
(a) Le système somato-sensoriel : la voie lemniscale 41
(b) Le système vestibulaire 42
(c) L'intégration centrale de l'information extéroceptive multisensorielle 45
C. Méthodes de mesure 47
1) Auto-questionnaires 47
2) Les tâches comportementales 51
3) Les marqueurs physiologiques 53
(a) Le potentiel évoqué cardiaque 54
(b) Le signal postural 57
III. Les interactions entre le corps et le cerveau 61
A. Effet de la variation de l'information intéroceptive sur la cognition 63
B. Effet de la variation de l'information extéroceptive sur la cognition 64
Problématiques 67
Résultats expérimentaux 71
I. Évaluation d'un marqueur physiologique de la sensibilité intéroceptive dans le trait mindfulness : le potentiel évoqué cardiaque 72
1) Présentation de l'article n°2 72
2) Les points clefs de l'article n°2 120

3) Discussion de l'article n°2 120
II. Analyse de la posture en machine learning pour évaluer la conscience corporelle extéroceptive associée au trait mindfulness 124
1) Présentation de l'article n°3 124
2) Les points clefs de l'article n°3 183
3) Discussion de l'article n°3 183
III. Étude de l'effet de la variation de l'information vestibulaire sur les fonctions cognitives de prise de décision et d'inhibition 186
1) Présentation de l'article n°4 186
2) Les points clefs de l'article n°4 239
3) Discussion de l'article n°4 239
Discussion et perspectives 244
I. Discussion 245
A. Les résultats principaux 245
B. Limites des travaux expérimentaux 246
1) L'évaluation du HEP en condition « de repos » 246
2) L'interprétation des variables posturales reflétant la conscience corporelle extéroceptive associée au trait mindfulness 249
3) L'approche unimodale dans l'évaluation de l'impact sur la cognition de l'information corporelle 252
II. Perspectives 253
A. Approche computationnelle des neurosciences de la mindfulness et de la conscience du corps 253
1) Proposition de caractérisation du fonctionnement mindful selon la théorie du cerveau bayésien 255
(a) Présentation de l'article n°5 255
(b) Les points clefs de l'article n°5 267
2) Validation d'un modèle computationnel d'inférence active de l'intéroception cardiaque avec la mesure du HEP 267
B. Perspectives d'application médico-militaire 269
1) Aide à la gestion du stress : entraînement de la conscience corporelle 269
2) Ouverture de l'étude de la conscience corporelle à d'autres domaines de la recherche biomédicale de défense 272
(a) Présentation de l'article n°6 272
(b) Les points clefs de l'article n°6 282
Bibliographie 283

Abréviations

CoP	Centre de pression
DDM	Diffusion decision model
ECG	Électrocardiogramme
EEG	Électroencéphalogramme
ERP	Event related potential
HEP	Heartbeat evoked potential
MAIA	Multidimensional assessment of interoceptive awareness
RGI	Résultante gravito-inertielle
TR	Temps de réponse
SNAp	Système nerveux autonome parasympathique
SNAs	Système nerveux autonome sympathique
SNC	Système nerveux central
SSRT	Stop signal reaction time
TOP	Techniques d'Optimisation du Potentiel
ZA	Zénith apparent

Liste des Figures

Figure 1 - Illustration du modèle mécanistique de la mindfulness proposé à partir de notre revue de la littérature sur les ERPs (adapté de Verdonk et al., 2020).....Page 33

Figure 2 – Les bases neuroanatomiques de l'intéroception (adapté de Craig, 2002).....Page 39

Figure 3 – Les bases neuroanatomiques du système somato-sensoriel (adapté de Gray et al., 2000).....Page 42

Figure 4 – Les organes vestibulaires : les otolithes et les canaux semi-circulaires.....Page 44

Figure 5 - Les bases neuroanatomiques du système vestibulaire (adapté de Lopez, 2013).....Page 45

Figure 6 - Le potentiel évoqué cardiaque (adapté de Park et al., 2014b; Schandry et al., 1986).....Page 54

Figure 7 - Le Cardiac Field Artefact dans le calcul du potentiel évoqué cardiaque.....Page 56

Figure 8 – La conscience corporelle et l'équilibre postural (Article *n°6)*.....Page 59

Figure 9 - Le modèle biomécanique de la posture statique.....Page 60

Figure 10 - La posturographie.....Page 61

Figure 11 - Sélection des modèles de machine learning (adapté de Dreyfus, 2005)..... Page 127

Figure 12 - Modèles computationnels utilisés pour évaluer l'inhibition et la prise de décision (Article n°4).....Page 188

Figure 13 – La tâche de signal Stop classique (Stop-C) et la tâche de signal Stop modifiée dite « sensorielle » (Stop-S) (Article n°4)……Page 189

Figure 14 - Protocole de la partie expérimentale III..... Page 191

Figure 15 – Etude de l'intéroception cardiaque par l'administration d'isoprotérénol (adapté de Hassanpour et al., 2018)……Page 249

Figure 16 - Modèle théorique des mécanismes neurocomputationnels de la Mindfulness Based Cognitive Therapy dans le traitement de la dépression (adapté de Manjaly et al., 2020).....Page 255

Figure 17 - Les Techniques d'Optimisation du Potentiel…… Page 271

Figure 18 - La résultante gravito-inertielle..…… Annexe C

Liste des Tableaux

Tableau 1 – Les auto-questionnaires de mesure de la conscience corporelle……Page 49

Tableau 2 - Les tâches comportementales de mesure de la conscience corporelle (adapté de Treves et al., 2019)……Page 52

Tableau 3 – Variables posturales pertinentes pour estimer le trait mindfulness (adapté de l'Article n°3)……Page 250

Introduction

I. Étude de la conscience du corps dans le cadre de la mindfulness

A. La mindfulness : de quoi parle-t-on ?

Historiquement associée à la tradition bouddhiste vieille de plus de deux millénaires, la mindfulness a vu sa popularité croître ces trente dernières années dans plusieurs domaines séculiers, comme par exemple la médecine, la recherche en neuroscience ou le management en entreprise (Good *et al.*, 2016; Ludwig *et al.*, 2008; Tang *et al.*, 2015). Dans ce travail, l'étude de la mindfulness s'inscrit dans le cadre d'un projet de recherche en neuroscience, mais ses perspectives d'application concernent la médecine militaire.

Pour introduire le concept de mindfulness nous choisissons la définition du Professeur Kabat-Zinn, médecin américain qui a été pionner dans le recours à la mindfulness en pratique clinique : « la mindfulness est un état de conscience qui résulte du fait de porter son attention, intentionnellement, au moment présent, sans jugement, sur l'expérience qui se déploie moment après moment » (Kabat-Zinn, 2003; Trousselard *et al.*, 2014). En d'autres mots, la mindfulness renvoie à une attention portée sur l'instant présent, sans jugement, et dans laquelle la perception consciente des expériences sensorielles est cultivée à chaque instant. Dans ce travail, nous choisissons d'utiliser le terme *mindfulness*[1] plutôt que sa traduction française de *pleine conscience*, afin de faciliter la discussion sur les données de la littérature qui utilisent préférentiellement le terme mindfulness.

Dans la littérature, le terme mindfulness désigne à la fois un état psychologique transitoire (état mindful), un trait stable de la personnalité (trait mindfulness) et la méthode utilisée (ex : pratique de méditation, programme clinique, etc.) pour atteindre un état mindful ou cultiver le trait mindfulness (Grossman, 2008; Tang *et al.*, 2016). Il est donc nécessaire de préciser que, dans le cadre de ce travail expérimental, la dimension de la mindfulness qui est étudiée est le trait mindfulness. En particulier, nous nous intéressons au trait mindfulness comme une *disposition*, qui se définit comme la capacité d'un individu à être mindful dans la vie de tous les jours en l'absence de tout d'entraînement à la mindfulness (Brown *et al.*, 2003). Néanmoins, la dimension d'entraînement à la mindfulness sera tout de même évoquée dans

[1] Dans ce document, l'italique est employé pour mettre en avant une partie du texte sur laquelle nous souhaitons attirer l'attention du lecteur.

l'introduction et la discussion de ce travail, afin de présenter de manière exhaustive les données de la littérature et les perspectives d'application des résultats expérimentaux.

B. Intérêt de l'étude de la mindfulness en médecine militaire

La médecine militaire a comme cœur de métier de préserver la bonne santé du combattant. Celui-ci est exposé, dans le cadre de ses missions sur le territoire national ou à l'étranger dans des pays en guerre, à un grand nombre de risques physiologiques et psycho-cognitifs. Brièvement, les risques sont de nature émotionnelle (ex : l'anxiété liée à la menace, l'éloignement familial pendant les opérations à l'étranger), cognitive (ex : la complexité des règles d'engagement du tir, la pression temporelle inhérente aux opérations de combat), physiologique (ex : la privation de sommeil, la fatigue musculaire), sensorielle (ex : les environnements isolés et confinés) et environnementale (ex : les températures extrêmes, le terrain accidenté). L'exposition du combattant à ces risques peut engendrer l'apparition de symptômes somatiques et psychologiques (Verdonk *et al.*, 2021), qui peuvent aboutir au développement de pathologies organiques et psychiatriques. Dans le cadre de ce travail, nous choisissons l'exemple de la pathologie du trouble de stress post-traumatique (TSPT) pour illustrer l'intérêt d'étudier la mindfulness pour améliorer la prise en charge de la santé du combattant et enrichir la médecine militaire. En effet, le TSPT est une pathologie fréquente dans la population militaire (dont la prévalence peut atteindre 25% dans certaines études ; Vasterling *et al.*, 2016) et qui se caractérise par des conséquences socio-professionnelles particulièrement invalidantes (Belrose *et al.*, 2019).

Préserver la santé d'un individu passe par la mise en œuvre de stratégies de prévention destinées à éviter le développement de la maladie. Classiquement, on distingue la prévention primaire, qui agit en amont de la maladie, des préventions secondaires et tertiaires qui agissent après l'apparition de la maladie. Les stratégies de prévention primaire consistent à agir sur les facteurs de risque de la maladie, avec l'objectif de diminuer leur influence sur la survenue de la maladie. Dans le cas du TSPT, les facteurs de risques (le genre, l'âge, le niveau socio-économique, le soutien social et les antécédents psychopathologiques) ont la caractéristique de ne pas être accessibles à une intervention de prévention. De plus, le risque d'exposition à un évènement traumatique (ex : explosion d'une mine, blessure par balle, etc.) est très élevé lors des opérations menées dans les pays en guerre, et vient s'ajouter aux

risques physiologiques et psycho-cognitifs évoqués plus haut et qui sont consubstantiels au métier de militaire.

Un des enjeux de la médecine militaire est donc le développement de nouvelles stratégies de prévention primaire du TSPT. Dans cette perspective, des travaux de recherche sont menés depuis une dizaine d'année par l'Unité Neurophysiologie du stress de l'Institut de Recherche Biomédicale des Armées (Brétigny-sur-Orge, France). Le cadre théorique dans lequel s'inscrivent ces travaux est celui du *modèle de santé positive* qui cible le développement des ressources de l'individu, plutôt que la réduction des facteurs de risques, pour éviter l'apparition d'une maladie (Seeman, 1989). Cette approche de santé positive est particulièrement intéressante dans la prévention du TSPT au sein de la population militaire car les facteurs de risque du TSPT ne sont pas modifiables (le genre, l'âge, le niveau socio-économique) ou difficilement (le soutien social, les antécédents psychopathologiques). L'enjeu de ces travaux de recherche, dans le cadre de la prévention primaire du TSPT, est d'identifier quelles ressources du combattant pourraient être développées pour limiter le risque de pathologie.

Le trait mindfulness est considéré comme une ressource cible et un premier travail de recherche a conduit à la validation, au sein de la population militaire, d'un auto-questionnaire de mesure (version traduite du Freiburg Mindfulness Inventory (FMI) ; Annexe A). Le score moyen obtenu dans la population militaire est supérieur à celui observé dans la population civile de référence (score respectivement égal à 39 et 37) (Trousselard *et al.*, 2010; Walach *et al.*, 2006). Plusieurs travaux montrent que le trait mindfulness est associé à une meilleure adaptation aux risques opérationnels et à un meilleur état de santé chez les militaires français (Verdonk, 2013; Lafontaine, 2019). Ces données sont concordantes avec la littérature qui montre que la mindfulness est associée à une amélioration de la santé physique et mentale, ainsi que du bien-être. L'entraînement à la mindfulness diminue l'intensité des symptômes dans les pathologies inflammatoires (Black *et al.*, 2016) et douloureuses chroniques (Hilton *et al.*, 2017). L'entraînement à la mindfulness est associé à une réduction des symptômes dans plusieurs pathologies psychiatriques (ex : la dépression, les troubles anxieux, le TSPT) ainsi qu'à une diminution du risque de rechute (Goldberg *et al.*, 2018; Hopwood *et al.*, 2017). Par ailleurs, le trait mindfulness est associé à des symptômes de plus faible intensité dans la dépression (Tomlinson *et al.*, 2018). Une étude portant sur les victimes des attaques terroristes de 2015 en France montre que le trait mindfulness est un facteur de protection

contre l'émergence du TSPT jusqu'à quatre ans après le traumatisme (Gibert *et al.*, 2020a; Gibert *et al.*, 2020b). Il est aussi montré que le trait mindfulness est positivement corrélé au score de bien-être (Brown *et al.*, 2003). De façon très intéressante, le trait mindfulness peut être renforcé par un entraînement à la mindfulness (Brown *et al.*, 2003; Kiken *et al.*, 2015). L'ensemble de ces éléments suggèrent que le trait mindfulness pourrait être la cible d'une stratégie de prévention primaire visant à optimiser les ressources psychologiques du combattant, dans l'objectif de réduire le risque de pathologies liées au stress (ex : le TSPT). Un travail de l'armée américaine montre l'efficacité d'un entraînement à la mindfulness (durée : 8 semaines) sur la récupération physiologique après l'exposition à un stress au cours d'un entraînement au combat. Les combattants qui bénéficient de l'entraînement à la mindfulness présentent une normalisation plus rapide des variables cardio-respiratoires (fréquences cardiaque et respiratoire) dans l'heure qui suit l'évènement stressant, par comparaison au groupe contrôle. Cet effet de la mindfulness sur l'adaptation au stress s'associe à une diminution de l'activation de deux régions cérébrales, l'insula droit et le cortex cingulaire antérieur, qui jouent un rôle important dans le traitement de l'information corporelle en réponse à un stress (Johnson *et al.*, 2014). Les résultats de ce travail sont concordants avec la littérature qui montre que la mindfulness est associée à une réponse au stress plus ajustée, à la fois en termes de réponse biologique (ex : la diminution de la réactivité de l'amygdale et de la réponse inflammatoire, (Black *et al.*, 2016; Kral *et al.*, 2018; Pascoe *et al.*, 2017)) et de réponse psychologique (ex : la diminution du stress perçu, (Khoury *et al.*, 2015)).

Un outil innovant d'intervention, qui se trouve à la croisée des champs de recherche sur la mindfulness et le TSPT, est le neurobiofeedback. Brièvement, le neurobiofeedback a pour objectif d'entraîner le sujet à contrôler l'activité de régions spécifiques de son cerveau, en utilisant le signal issu de sa propre activité cérébrale. Pour cela, le signal cérébral (ex : le signal électroencéphalographique (EEG)) du participant est recueilli et traité « en temps réel », et des descripteurs sont extraits (ex : la densité de puissance spectrale du signal EEG dans une bande de fréquence spécifique) pour fournir au participant une information quantitative (un « feedback ») sur le fonctionnement cognitif souhaité (Sitaram *et al.*, 2017). Dans le champ de la mindfulness, le neurobiofeedback permet d'optimiser et d'individualiser l'entraînement à la mindfulness en l'ajustant au niveau de progression du participant (Tang *et al.*, 2015). Dans le champ du TSPT, le neurobiofeedback constitute un outil d'intérêt pour la prévention et le traitement de cette pathologie (Chiba *et al.*, 2019). Par exemple, l'utilisation du

neurobiofeedback permet d'entraîner des sujets (en bonne santé) à diminuer l'activité de leur amygdale, structure cérébrale qui joue un rôle primordial dans la réponse au stress (Keynan *et al.*, 2019). Au regard de ces éléments, renforcer le trait mindfulness des combattants avec l'aide du neurobiofeedback pourrait constituer une stratégie d'intérêt dans la prévention du TSPT. Cette perspective constitue une des motivations de ce travail de thèse, qui s'inscrit ainsi dans la recherche biomédicale du Service de Santé des Armées (SSA) : identifier les ressources qui influencent la santé du combattant, valider des interventions pour les optimiser et *in fine* déployer les contre-mesures qui permettent au combattant d'évoluer dans son environnement opérationnel en limitant les risques pour sa santé.

C. « Être mindful » : comment cela se caractérise-t-il ?

1) Présentation de l'article n°1

La littérature abonde d'études qui démontrent les bénéfices de la mindfulness sur la santé physique et mentale (pour une revue de la littérature, voir Chiesa *et al.*, 2011; Goldberg *et al.*, 2018). Cependant, même si la réponse à la question « *Est-ce que la mindfulness marche ?* » est de toute évidence affirmative, il n'en est pas de même pour la question « *Comment marche la mindfulness ?* » qui demeure une question ouverte à ce jour.

En 2011, Hölzel *et al* ont proposé un modèle mécanistique de la mindfulness à partir d'une revue des données de neuro-imagerie, comportementales et psychométriques (auto-questionnaires) de la littérature. Quatre principaux mécanismes cognitifs sous-tendant les bénéfices de la mindfulness ont été identifiés : (1) la régulation de l'attention, (2) l'amélioration de la métacognition (qui est la connaissance qu'un individu a sur son propre fonctionnement cognitif), (3) l'augmentation du niveau de conscience du corps, et (4) l'amélioration de la régulation des émotions (Hölzel *et al.*, 2011). Le *fonctionnement mindful*, *i.e.* le fonctionnement cognitif qui caractérise un individu mindful, peut être décrit par ces quatre mécanismes cognitifs. La régulation attentionnelle permet à l'individu mindful d'accéder à une expérience sensorielle riche et dénuée de tout jugement (Lutz *et al.*, 2015). L'attention portée sur contenu de la pensée permet d'améliorer la métacognition (Hölzel *et al.*, 2011). L'augmentation de la conscience corporelle résulte de l'attention qui est portée sur le corps, et ce mécanisme est particulièrement travaillé au cours de l'entraînement à la

mindfulness (la cible de l'attention étant le plus souvent la respiration ; Kabat-Zinn, 2003). Enfin, l'amélioration de la régulation émotionnelle passe par la mise en place de stratégies visant à limiter l'impact des émotions négatives par leur acceptation (stratégie d'extinction), et la réévaluation constructive des contextes à forte valence émotionnelle (stratégie de réévaluation cognitive) (Chambers *et al.*, 2009b).

Dans ce travail, préalablement à la mise en œuvre de la partie expérimentale, nous avons effectué une revue de la littérature afin de déterminer si la validité de ce modèle de la mindfulness pouvait être étendue aux données électroneurophysiologiques. Pour cela, nous avons examiné les travaux des 30 dernières années qui se sont intéressés au lien entre la mindfulness et les potentiels évoqués cérébraux (ERPs, pour *Event-related potentials* qui est le terme le plus fréquemment utilisé dans la littérature). Les ERPs correspondent à l'activité cérébrale particulière qu'on observe en synchronisant le signal EEG sur un évènement particulier (ex : la présentation d'un stimulus, la réponse motrice du sujet, etc.). Les ERPs reflètent, avec une excellente résolution temporelle (de l'ordre de la milliseconde), l'activité des neurones corticaux en réponse à un évènement particulier (Gosseries *et al.*, 2008). Au regard des perspectives que nous avons évoquées plus haut, une revue des ERPs associés au fonctionnement mindful apparait pertinente pour nous aider à identifier les marqueurs candidats au développement d'un outil de neurobiofeedback pour renforcer le trait mindfulness.

Il faut noter que, dans l'article de revue qui est présenté ci-après, nous proposons un mécanisme complémentaire pour décrire la mindfulness : le fonctionnement mindful pourrait être caractérisé par le traitement *conscient* de l'information en provenance du corps et de l'environnement. Le seuil de la conscience, tel qu'il est modélisé dans la théorie de l'espace global de travail, pourrait être diminué grâce au mécanisme de régulation attentionnelle associé à la mindfulness (Dehaene *et al.*, 2011). Le traitement conscient de l'information pourrait favoriser la conscience du corps et la conscience de la situation, améliorant ainsi la régulation des émotions et le contrôle des fonctions cognitives (Verdonk *et al.*, 2020). Cette hypothèse n'est pas testée dans la partie expérimentale de ce travail en raison des contraintes temporelles inhérentes à la thèse. L'évaluation expérimentale de cette hypothèse fera l'objet de travaux ultérieurs au sein de l'Unité Neurophysiologie du stress.

Article n°1

publié dans la revue *Perspectives on Psychological Science* le 08 juin 2020

Check for updates

aps ASSOCIATION FOR PSYCHOLOGICAL SCIENCE

Perspectives on Psychological Science
2020, Vol. 15(4) 1095–1112
© The Author(s) 2020
Article reuse guidelines:
sagepub.com/journals-permissions
DOI: 10.1177/1745691620906444
www.psychologicalscience.org/PPS
SAGE

Toward a Refined Mindfulness Model Related to Consciousness and Based on Event-Related Potentials

Charles Verdonk[1,2], Marion Trousselard[1,3], Frédéric Canini[1,3], Francois Vialatte[2], and Céline Ramdani[1]

[1]Neurophysiology of Stress Unit, Neurosciences and Cognitive Sciences Department, French Armed Forces Biomedical Research Institute, Brétigny-sur-Orge, France; [2]Plasticité du Cerveau, Ecole Supérieure de Physique et de Chimie Industrielles (ESPCI) Paris, Université Paris Sciences et Lettres (PSL), CNRS; and [3]French Military Health Service Academy, Paris, France

Abstract

Neuroimaging, behavioral, and self-report evidence suggests that there are four main cognitive mechanisms that support mindfulness: (a) self-regulation of attention, (b) improved body awareness, (c) improved emotion regulation, and (d) change in perspective on the self. In this article, we discuss these mechanisms on the basis of the event-related potential (ERP). We reviewed the ERP literature related to mindfulness and examined a data set of 29 articles. Our findings show that the neural features of mindfulness are consistently associated with the self-regulation of attention and, in most cases, reduced reactivity to emotional stimuli and improved cognitive control. On the other hand, there appear to be no studies of body awareness. We link these electrophysiological findings to models of consciousness and introduce a unified, mechanistic mindfulness model. The main idea in this refined model is that mindfulness decreases the threshold of conscious access. We end with several working hypotheses that could direct future mindfulness research and clarify our results.

Keywords

mindfulness, event-related potential, consciousness threshold, self-regulation of attention, emotion regulation, cognitive control, body awareness

Over the past three decades, researchers have highlighted the benefits of mindfulness on health and well-being, and the number of studies on the topic has increased. A search for the term *mindfulness* in the PubMed database found more than 5,800 references, the first dating from 1982. A search restricted to 2010 to 2018 found more than 5,300 references, which reflects the substantial increase in interest in recent years. Most researchers have investigated the impact of mindfulness meditation (MM) on clinical populations, drawing on programs such as mindfulness-based stress reduction (MBSR) or mindfulness-based cognitive therapy (MBCT) intended to reduce psychological distress and disease-related physical symptoms such as pain (Kabat-Zinn, 1990; Segal, Williams, & Teasdale, 2012). These studies have consistently reported an improvement in health (with decreased psychological and physical symptoms) and an increase in well-being (Chiesa & Serretti, 2011; Fjorback, Arendt, Ørnbøl, Fink, & Walach, 2011; Goldberg et al., 2018). If the answer to the question "Does mindfulness work?" is clearly positive, the answer to the question "How does mindfulness work?" remains at the frontier of science.

Therefore, in this article, we discuss potential mindfulness mechanisms. In particular, we propose a mindfulness model that focuses on conscious access to information. The starting point is Hölzel's model, which is based on neuroimaging, behavioral, and self-reported evidence. The latter model describes four main cognitive mechanisms through which mindfulness may work: (a) the self-regulation of attention, (b) change in perspective on the self, (c) enhanced body awareness,

Corresponding Author:
Charles Verdonk, French Armed Forces Biomedical Research Institute, Department of Neurosciences and Cognitive Sciences, Unit of Neurophysiology of Stress, BP73, 91223 Brétigny-sur-Orge Cedex, France
E-mail: verdonk.charles@gmail.com

and (d) improved emotion regulation (Hölzel et al., 2011).

The aim of our work was to refine this initial model and, in particular, to articulate these four mechanisms with respect to each other. Our refined model suggests that mindfulness (a) lowers the threshold of conscious access as a function of attentional mechanisms (self-regulation of attention in Hölzel's model) and (b) facilitates the conscious processing of information that comes from within (body awareness and self-awareness) and outside the body (world awareness). The enhanced body awareness and change in perspective on the self found in Hölzel's model may result from improved conscious processing of information from within, whereas better emotion regulation may be due to improved conscious processing of self-awareness and world awareness.

Finally, we evaluate our mindfulness model with respect to the current event-related potential (ERP) and mindfulness literature.

The Significance of Studies of Event-Related Potential

There are two ways to investigate mindfulness mechanisms: ERP and neuroimaging. In this study, we used ERP because the temporal resolution of electroencephalography renders the method particularly suitable for investigating the very early cognitive mechanisms (from 100 to 600 ms after information onset) involved in the processing of incoming information (Gosseries et al., 2008). Moreover, conscious access to information seems to occur in a similar temporal window of around 270 to 300 ms (Gaillard et al., 2009).

ERP is computed by recording electrical brain activity locked to a specific event (e.g., the presentation of a stimulus or the participant's motor response). It reflects activity in ensembles of cortical neurons that has a fixed temporal relation to a specific event. Thus, ERP provides information about the participant's cognitive response to a specific event.

Most ERP-based studies of mindfulness have investigated healthy populations, notably MM practitioners and individuals with dispositional mindfulness (i.e., people who are naturally mindful and do not have a specific MM practice). In theory, this focus on healthy populations makes it possible to investigate mindfulness mechanisms in an, a priori, unaltered brain.

Potential Connections Between Mindfulness Models and Consciousness Models

Developing a joint mindfulness/consciousness model makes sense given that mindfulness and consciousness (within the meaning of conscious awareness) seem to be closely linked. For example, neuroimaging data suggest that some of the brain areas involved in MM and consciousness (notably the anterior cingulate cortex, the insula, the posterior cingulate cortex, some regions of the prefrontal cortex, and the thalamus) could overlap (Manuello, Vercelli, Nani, Costa, & Cauda, 2016).

Models of consciousness

Models of consciousness suggest that the conscious visual perception of a stimulus involves two main processes. The first is bottom-up: the propagation of sensory signals through the visual hierarchy; the second is top-down: attention amplification by late, higher-level integrative processes. Sensory information is continuously processed in an unconscious manner, whereas conscious access is thought to start when attention amplifies a given piece of information, which allows it to access a network of high-level brain regions that are broadly interconnected by long-range connections (Baars, 1993; Dehaene, 2011; Dehaene & Changeux, 2011; De Lafuente & Romo, 2006). This so-called global neuronal workspace integrates incoming information into the current, conscious context, where it becomes available to other neural processes. Conscious access to incoming sensory evidence has been linked to a "decision to engage" the global workspace (Dehaene, Izard, Spelke, & Pica, 2008; Shadlen & Kiani, 2011).

According to these theoretical models, an elevated consciousness threshold could result from a bottom-up perceptual impairment (the object remains subliminal) or a lack of top-down attentional amplification (the object remains preconscious; Dehaene, Changeux, Naccache, Sackur, & Sergent, 2006), both of which prevent conscious access to information (Berkovitch, Del Cul, Maheu, & Dehaene, 2018). Conversely, it seems reasonable to assume that attentional amplification could result in a lower consciousness threshold. Given that mindfulness aims to enhance attentional skills (notably the self-regulation of attention, which includes focused attention), we suggest that the consciousness threshold can be adjusted by modulating the process of attention amplification, as described in theoretical models of conscious processing (Dehaene & Changeux, 2003, 2011). By promoting attentional skills, mindfulness could lower the consciousness threshold and consequently facilitate world awareness (awareness of the external world), self-awareness (awareness of thoughts and emotions), and body awareness (interoception). In other words, mindfulness could help to overcome the situation in which information from the world, the self, and the body remains preconscious by facilitating the conscious processing of this information.

In the next section, we link the mechanisms presented in Hölzel's mindfulness model (Hölzel et al., 2011) to our refined model.

Self-regulation of attention

The practice of mindfulness aims to enhance the self-regulation of attention. The latter relies on two cognitive abilities: focused attention or open monitoring (Lutz, Jha, Dunne, & Saron, 2015). Focused attention enables individuals to deliberately access an extensive sensory experience and is primarily based on breathing. Open monitoring enhances the ability of individuals to adopt a nonjudgmental attitude to anything that they experience (Lutz, Slagter, Dunne, & Davidson, 2008; Malinowski, 2013). We suggest that the self-regulation of attention per se could support the top-down process of attentional amplification, as described in models of consciousness.

Change in perspective on the self

As Hölzel et al. (2011) stated, change in perspective on the self is difficult to define. The authors described the *self* as "being the one who inhabits the body, being the one who is thinking the thoughts, being the one experiencing emotions, and being the agent of actions" (p. 547). It can be considered to emerge from a specific brain activity that produces thoughts, emotions, and actions.

The perception of a self leads to the development of meta-awareness. Meta-awareness, in turn, contributes to cognitive control by orienting attention toward the contents of conscious experience and associated processes (Hölzel et al., 2011; Schooler, 2002).

In mindfulness, change in perspective on the self could result from focused attention on self-activities. By bringing the content of experience (i.e., thoughts and emotions) to consciousness, mindful functioning could improve cognitive control through the selection of the most relevant information. Such information could contribute to resolving conflicts, leading to action, and response inhibition or adjustment.

Enhanced body awareness

Mindfulness practice relies on training the mind to pay sustained attention to the body experience, primarily the breath, and deliberately returning attention to it whenever distracted (Lutz et al., 2015). Body awareness refers to the ability to feel engaged by information coming from the body and to notice subtle changes (Mehling et al., 2009). Such information informs individuals about both their internal physiological state (interoception) and their body in relation to space and movement (exteroception; Craig, 2002; Mehling et al., 2009; Valenzuela-Moguillansky, Reyes-Reyes, & Gaete, 2017).

The enhanced body awareness resulting from mindfulness could be due to focusing the attention on the body, which facilitates conscious access to increasingly subtle physical sensations. Body awareness has been found to increase after mindfulness practice and is associated with dispositional mindfulness (Carmody & Baer, 2008; Farb et al., 2015; Hanley, Mehling, & Garland, 2017; Mehling et al., 2012; Treves, Tello, Davidson, & Goldberg, 2019).

Improved emotion regulation

Emotion regulation could be defined as the ability to modify the intensity and duration of emotional responses in the context of meeting goals and managing arousal (Thompson, 1994). It may also extend to the ability to modify the emotion's significance given that cognitive strategies can alter how emotional stimuli are attended to and interpreted (Dennis & Hajcak, 2009).

In the context of mindfulness, it is thought to rely on two cognitive strategies: "positive reappraisal" and "extinction" (Hölzel et al., 2011, p. 543). Reappraisal is a cognitive strategy that seeks to reinterpret an emotional situation in a different way (Hajcak & Nieuwenhuis, 2006), and it assumes there is conscious access to emotional content. Extinction refers to an active effort to limit internal engagement when exposed to negative emotions, which reduces avoidance and leads to the reversal of stimulus-response conditioning (Chambers, Gullone, & Allen, 2009; Garland, Gaylord, & Fredrickson, 2011; Hölzel et al., 2011). Mindfulness has been associated with decreased reactivity to both negative and positive emotions—in other words, improved emotion regulation (Guendelman, Medeiros, & Rampes, 2017). The amplification of attention and the subsequent facilitation of conscious access may explain this ability to deal with emotions in a nonjudgmental manner.

Method

Our literature review followed Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses (PRISMA) guidelines (Moher, Liberati, Tetzlaff, & Altman, 2009). The initial data set consisted of the Scopus, PubMed, Google Scholar, and APA PsychNET online databases. Search criteria were "mindfulness" AND "event related potential" in (a) the article's title, abstract, and keywords in Scopus; (b) the article's title and abstract in PubMed; (c) the article's title in Google Scholar; and (d) the abstract in APA PsychNET. We considered publications from 1990 (the year Kabat-Zinn's book on mindfulness was published) to October 1, 2018. Regarding participants, interventions, comparisons, outcomes, and study design (PICOS) characteristics, the key criteria were adults (for participants), mindfulness (for interventions), and ERPs (for outcomes). All articles were published in English.

Inclusion criteria were (a) that the article directly addressed the topic of mindfulness or an equivalent

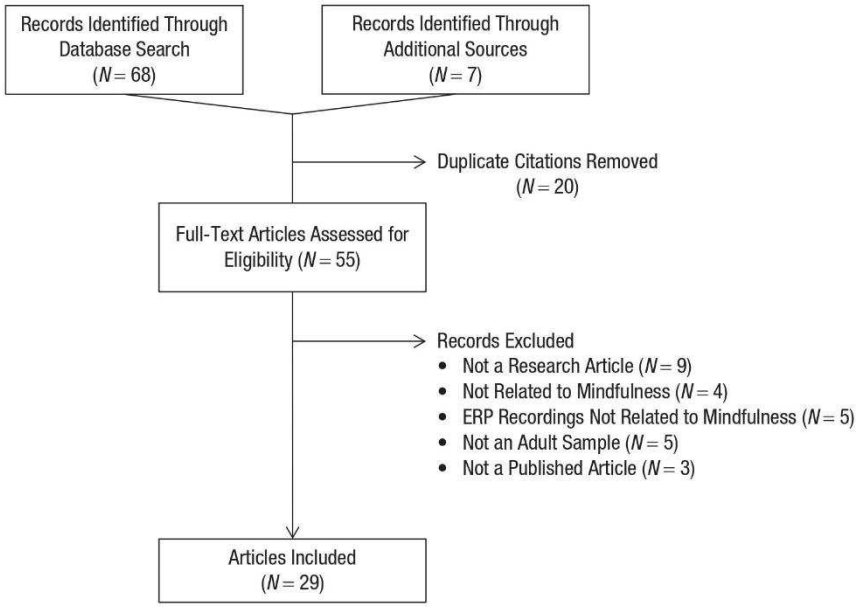


Fig. 1. Flow diagram showing preferred reporting items included in the review.

meditation practice (i.e., Vipassana, Zen, or Buddhist meditation), (b) ERPs were recorded in relation to mindfulness, and (c) the study examined a sample of adults. Exclusion criteria were theoretical articles, commentaries, or editorials.

The following variables were extracted from each article: (a) mindfulness components (i.e., MM intervention, mindfulness-based clinical program, MM practice or dispositional mindfulness); (b) participants' experience of their MM practice (duration and frequency); (c) population features (healthy or clinical); (d) the experimental design (mindfulness and control groups), measurement time (before and after intervention), and experimental tasks; and (e) ERP outcomes (amplitude, latency).

The main measurements were differences in ERP amplitude among either (a) mindfulness (MM intervention, mindfulness-based clinical program, or healthy meditators) and control (control or nonmeditator groups) conditions, (b) levels of dispositional mindfulness, or (c) mindfulness-meditative and mind-wandering conditions.

Results and Discussion

Researchers of ERP studies of mindfulness have investigated cognitive control, the regulation of attention, and emotion regulation. Our review did not find any ERP studies that reported an investigation of the body-awareness mechanism. For the sake of clarity, we have combined the presentation and discussion of our results with respect to each mechanism separately.

Search results

Our review initially identified 68 citations (39 from the Scopus database, 23 from PubMed, five from Google Scholar, and one from APA PsychNET). After the removal of duplicates, 55 articles were considered relevant. A review of the abstracts led to the exclusion of 26 articles. Nine were not research articles, four were not related to mindfulness, five did not record ERP in relation to mindfulness, five were not carried out in an adult population, and three were not published. The final data set consisted of 29 articles (Fig. 1).

General description of ERP studies

Eleven articles reported the investigations of the self-regulation of attention and were based on 11 independent samples (N = 357; age range = 17–80 years; Table 1). Twelve articles reported investigations of cognitive control and were based on 12 independent samples (N = 545; age range = 17–80 years; Table 2). It should be noted that in four studies, both the self-regulation of attention and cognitive control were investigated (Atchley et al., 2016; Malinowski, Moore, Mead, & Gruber, 2017; Moore, Gruber, Derose, & Malinowski, 2012; Norris, Creem, Hendler, & Kober, 2018). Finally, authors of 10 articles focused on emotion regulation in 10 independent samples (N = 411; age range = 18–70 years; Table 3).

Because four articles were based on overlapping samples (Howells, Ives-Deliperi, Horn, & Stein, 2012;

Table 1. Summary of Event-Related Potential (ERP) Studies Focusing on the Self-Regulation of Attention

Study	Mindfulness component	Experience	Experimental design	Task	ERP	Findings
Cahn and Polich (2009)	Vipassana meditation	20 years 30 min/day	Meditative state vs. mind-wandering	Auditory oddball task	P3a	P3a amplitude was lower for meditative state relative to mind-wandering state. The reduction in P3a amplitude in meditative state was positively correlated to the frequency of MM practice.
Delgado-Pastor et al. (2013)	Vipassana meditation	7.5 years 15 hr/week	Pre/post meditation, meditative state vs. mind-wandering	Auditory oddball task	P3b	P3b amplitude was greater both after meditation than before, and in meditative state compared with mind-wandering state.
Atchley et al. (2016)	Tibetan or Zen or Buddhist meditation	Experienced meditators: 22.6 years; novice meditators: 2.4 years; naive meditators	Meditators vs. control	Auditory oddball task + breathing counting task	P3b	P3b amplitude was higher for meditators than naive meditators in the auditory task. In contrast, when instructed to ignore tones, P3b amplitude was lower for meditators than naive meditators.
Lakey et al. (2011)	MM induction (6 min)	—	MM induction vs. control	Visual attentional task	P3b	P3b amplitude was higher in the MM induction group compared with the control group.
Moore et al. (2012)	MM training (16 weeks)	—	MM training vs. waiting list, pre/post intervention	Stroop task	P3b	After intervention, a relative decrease in P3b amplitude was found in the MM training group in incongruent trials. In contrast, it increased in the waiting list group in the same trials.
Malinowski et al. (2017)	MM training (8 weeks)	—	MM training vs. active control	Stroop task	P3b	In a population of healthy older adults, P3b amplitude was not modulated by intervention, both in the MM training group and in the control group.
Howells et al. (2012)	MBCT (8 weeks)	—	Pre/post intervention	Go/no-go task	P3b	In a population of bipolar disorder patients, the MBCT intervention attenuated P3b amplitude in response to a task-irrelevant stimulus.
Slagter et al. (2007)	Vipassana meditation retreat (3-month retreat)	Experienced meditators: 10 hr/day; novice meditators: 1 hr/week	Pre/post intervention	Attentional-blink task	P3b	After intervention, P3b amplitude was lower in experienced meditators in response to irrelevant stimuli in Time 1. No effect was observed for novice meditators.
Norris et al. (2018)	Brief MM (10 min)	—	MM training vs. active control	Attention network task	P3b	No effect of the intervention on P3b amplitude was observed.
Smart et al. (2016)	MM training (8 weeks)	—	MM training vs. active control, healthy vs. clinical older adults	Go/no-go task	P3b	In a population of older adults with subjective cognitive decline, P3b amplitude increased, after intervention in the MM training group, whereas it remained unchanged in the control group. No effect of MM training was observed in healthy older adults.
Bostanov et al. (2012)	MBCT (8 weeks)	—	MBCT vs. waiting list, pre/post intervention	Original task	CNV	In a population of recurrently depressed patients, CNV amplitude increased after intervention in the MBCT group, whereas it remained unchanged in the waiting list group.

Note: MM = mindfulness meditation; MBCT = mindfulness-based cognitive therapy; CNV = contingent negative variation.

Table 2. Summary of Event-Related Potential (ERP) Studies Focusing on Cognitive Control

Study	Mindfulness component	Experience	Experimental design	Task	ERP	Findings
Teper and Inzlicht (2012)	Vipassana	3.19 years	Meditators vs. control	Stroop task	ERN, Pe	Higher ERN amplitude was observed for meditators compared with control subjects in incorrect trials. Experience of meditation was correlated with ERN amplitude. In contrast, Pe amplitude was not higher in meditators compared with control subjects and was not correlated to meditation experience.
Schoenberg et al. (2014)	MBCT (12 weeks)	—	MBCT vs. waiting list, pre/post intervention	Go/no-go task	ERN, N2, Pe, No-go P3	In a population of ADHD patients, Pe amplitude and no-go P3 components increased after intervention in the MBCT group, whereas it remained unchanged in the waiting list group. ERN and N2 amplitudes were not modulated in either group.
Moore et al. (2012)	MM training (16 weeks)	—	MM training vs. waiting list, pre/post intervention	Stroop task	N2	After intervention, N2 amplitude increased in the MM training group in incongruent trials, whereas it decreased in the waiting list group.
Smart and Segalowitz (2017)	MM training (8 weeks)	—	MM training vs. active control	Eriksen flanker task	ERN, Pe	In a population of older adults with subjective cognitive decline, ERN amplitude increased after intervention in the MM training group, whereas it remained unchanged in the control group. Pe amplitude was not modulated by the intervention in either group.
Eichel and Stahl (2016)	DM	—	Mindful vs. nonmindful	Simon task	ERN	ERN amplitude was greater for detected compared with undetected errors, but only for mindful individuals.
Norris et al. (2018)	Brief MM (10 min)	—	MM training vs. active control	Attention network task	N2	After intervention, N2 was higher in individuals with lower neuroticism scores in the MM training group, whereas no significant change was observed in the control group. No effect was observed in individuals with higher neuroticism scores.
Malinowski et al. (2017)	MM training (8 weeks)	—	MM training vs. active control, Pre/post intervention	Stroop task	N2	N2 amplitude increased in the MM training group after intervention, whereas no significant change was observed in the control group.
Quaglia et al. (2016)	DM	—	Mindful vs. nonmindful	Go/no-go task	N2, No-go P3	Both N2 and no-go P3 amplitudes were higher in mindful compared with nonmindful individuals.
Atchley et al. (2016)	Tibetan, Zen, or Buddhist meditation	Experienced meditators: 22.6 years; novice meditators: 2.4 years; naive meditators	Meditators vs. control	Auditory oddball task + breathing counting task	N2	N2 amplitude was higher in meditators than naive meditators in the auditory task. In contrast, when instructed to ignore tones, N2 amplitude was lower in meditators than naive meditators.
Larson et al. (2013)	MM induction (15 min)	—	MM induction vs. active control	Eriksen flanker task	ERN, Pe	ERN amplitude did not change following the intervention in either mindfulness or control groups. In contrast, postintervention Pe amplitude was smaller in the MM group than in control group.
Saunders et al. (2016)	MM induction (13 min)	—	Emotion-focused vs. thought-focused	Go/no-go task	ERN, Pe	Emotion-focused participants showed enhanced ERN amplitude after intervention, whereas thought-focused participants did not. In contrast, Pe amplitude was unaffected by the intervention.
Bing-Canar et al. (2016)	MM induction (15 min)	—	MM induction vs. active control	Stroop task	ERN, Pe	Postintervention ERN and Pe amplitudes did not differ between MM and control groups.

Note: ERN = error-related negativity; Pe = positivity error; MBCT = mindfulness-based cognitive therapy; ADHD = attention-deficit/hyperactivity disorder; DM = dispositional mindfulness.

Table 3. Summary of Event-Related Potential (ERP) Studies Focusing on Emotional Regulation

Study	Mindfulness component	Experience	Experimental design	Task	ERP	Findings
Brown et al. (2013)	DM	—	Mindful vs. nonmindful	Affective picture viewing task	LPP	More mindful individuals showed lower LPP amplitude in response to both unpleasant and pleasant stimuli, compared with less mindful individuals.
Cosme & Wiens (2015)	DM	—	Mindful vs. nonmindful	Affective picture viewing task	LPP	No significant effect of DM on LPP amplitude was observed.
Ho et al. (2015)	TM in a population of meditators	6.52 years	Mindful vs. nonmindful	Active affective picture viewing task	LPP	No effect of TM on LPP amplitude was observed.
Sobolewski et al. (2011)	Buddhist meditation	At least 5 years and 5 hr/week	Meditators vs. control	Affective picture viewing task	LPP	Meditators showed lower LPP amplitude in response to negative stimuli compared with naive participants.
Lin et al. (2016)	DM	—	Mindful vs. nonmindful	Affective picture viewing task	LPP	DM was associated with a reduction in LPP amplitude in response to negative stimuli. A task-induced state of mindfulness failed to modulate LPP amplitude compared with the control condition. LPP amplitude decreased after intervention in the MM exercise group compared with an active control.
	Task-induced state of mindfulness		Task-induced state of mindfulness vs. control condition			
	MM exercise		MM exercise vs. active control			
Egan et al. (2017)	DM	—	Mindful vs. nonmindful	Affective picture viewing task	LPP	A task-induced state of mindfulness was associated with greater LPP compared with the control condition. DM did not correlate with LPP amplitude in the two conditions.
	Task-induced state of mindfulness		Task-induced state of mindfulness vs. control condition			
Garland et al. (2015)	MORE (8 weeks)	—	MORE vs. active control	Affective picture viewing task	LPP	In a population of patients with chronic pain and a history of opioid misuse, an increase in LPP activation in response to natural reward cues was observed for the MORE group relative to the control group.
Uusberg, et al. (2016)	Task-induced state of mindfulness	—	Task-induced state of mindfulness vs. control conditions	Affective picture viewing task	LPP	A task-induced state of mindfulness was associated with greater LPP amplitude in response to negative stimuli than control conditions.
Howells et al. (2014)	MBCT (8 weeks)	—	Pre/post intervention	Visual matching task	N170	After an MBCT intervention, an attenuation in N170 amplitude was observed for bipolar disorder patients.
Dorjee et al. (2015)	DM	—	Mindful vs. nonmindful	Simon task	P600	P600 amplitude was observed to be lower in more mindful subjects compared with less mindful subjects.

Note: DM = dispositional mindfulness; LPP = late positive potential; TM = trait mindfulness; MM = mindfulness meditation; MORE = mindfulness-oriented recovery enhancement; MBCT = mindfulness-based cognitive therapy.

Howells, Laurie Rauch, Ives-Deliperi, Horn, & Stein, 2014; Smart & Segalowitz, 2017; Smart, Segalowitz, Mulligan, Koudys, & Gawryluk, 2016), our data set of 29 articles drew on results from 27 independent samples (N = 1,185; age range = 17–80 years). Participants were either healthy participants (22 independent samples, N = 954; age range = 17–80 years) or patients (five independent samples, N = 231; age range = 18–80 years). In the latter case, patients were either depressed (Bostanov, Keune, Kotchoubey, & Hautzinger, 2012, N = 64), bipolar (Howells et al., 2012; Howells et al., 2014, N = 12), suffering from chronic pain and at risk of opioid abuse (Garland, Froeliger, & Howard, 2015, N = 29), suffering from attention-deficit/hyperactivity disorders (Schoenberg et al., 2014, N = 50), or older adults experiencing subjective cognitive decline (Smart et al., 2016; Smart & Segalowitz, 2017, N = 76).

Our results can be categorized into (a) studies examining change in ERP amplitude in relation to MM practice (MM interventions, mindfulness-based clinical programs, and healthy meditators), (b) studies examining modulation in ERP amplitude as a function of dispositional mindfulness, and (c) studies focusing on the effects of a mindful state in comparison with a mind-wandering state or a control condition (Tables 1–4).

Regulation of attention

Results. Two components were investigated in relation to the regulation of attention: P300 and contingent negative variation (CNV).

P300. P300 was the main ERP of interest in studies focused on attention and was reported in 10 of the 11 articles (91%). The late (P3b) component was more frequently investigated (nine of 10 articles) than the early (P3a) component.

P3a reflects automatic attention attraction and can occur in a nonconscious way (Muller-Gass, Macdonald, Schröger, Sculthorpe, & Campbell, 2007). Conversely, P3b, which occurs about 300 to 500 ms after stimulus onset, is thought to be a signature of conscious perception (for a review, see Dehaene & Changeux, 2011). Although the association with consciousness is challenged, P3b is thought to be related to the frontoparietal network that plays a key role in task monitoring and reporting (Koch, Massimini, Boly, & Tononi, 2016).

In most cases, mindfulness was associated with greater P3b amplitude in tasks based on attention to task-relevant stimuli (e.g., tones in an auditory oddball task; Atchley et al., 2016; Delgado-Pastor, Perakakis, Subramanya, Telles, & Vila, 2013; Lakey, Berry, & Sellers, 2011; Smart et al., 2016). This observation was found (a) in experienced meditators at rest (relative to naive meditators; Atchley et al., 2016) and after 30 min of MM practice (Delgado-Pastor et al., 2013), (b) after 8 weeks of MM training in a clinical population with subjective cognitive decline (Smart et al., 2016), and (c) after a very brief mindfulness intervention (6 min) in a healthy population (Lakey et al., 2011). On the other hand, two studies failed to detect a positive effect of mindfulness on the P3b component (Malinowski et al., 2017; Norris et al., 2018). The P3b component was also investigated in response to stimuli irrelevant to the task that were introduced as distractors. In this case, lower P3b amplitude was reported in meditators (Atchley et al., 2016), after a mindfulness intervention (8 weeks, 16 weeks, or 3 months) in a healthy population (Moore et al., 2012; Slagter et al., 2007), and in a clinical population with bipolar disorder (Howells et al., 2012). Finally, the amplitude of the early P3a component was found to be lower in a meditative state than in a mind-wandering state, and this observation was positively correlated with MM practice frequency (Cahn & Polich, 2009).

Contingent negative variation. In a sequence of paired warning-imperative stimuli, CNV amplitude is positively correlated with the subjective probability of the imperative stimuli (Walter, Cooper, Aldridge, McCallum, & Winter, 1964). The CNV is related to response preparation, attention, and arousal level given that its cerebral generators include motor, premotor, and other cortex areas (Tecce, 1972; Tecce & Cattanach, 1993).

Just one article investigated CNV in mindfulness, and its amplitude was increased after an 8-week MBCT intervention in recurrently depressed patients (Bostanov et al., 2012).

Discussion. If P3b is the electrophysiological sign of conscious access, an increase in amplitude should indicate better access to consciousness. The larger P3b amplitude found in mindfulness experiments (Atchley et al., 2016; Delgado-Pastor et al., 2013; Lakey et al., 2011; Smart et al., 2016) supports the hypothesis that mindfulness decreases the threshold of conscious access. However, at the same time, mindfulness was also associated with lower P3b amplitude in response to task-irrelevant stimuli (i.e., a distractor; Atchley et al., 2016; Howells et al., 2012; Moore et al., 2012; Slagter et al., 2007). Finally, task-relevant stimuli were found to elicit higher CNV amplitude in a mindfulness condition (Bostanov et al., 2012).

Taken together, these findings suggest that better conscious access to information in mindfulness (through a process of attentional amplification) could be solely oriented toward goal-relevant information.

In the context of the global neuronal workspace model (Baars, 1993; Dehaene, 2011; Dehaene &

Table 4. Synthesis of Articles as a Function of Principal Findings, Cognitive Mechanisms, and ERP

Outcome	Mindful > nonmindful	Mindful = nonmindful	Mindful < nonmindful	Mindful > RS	Mindful < RS	Other
			Self-regulation of attention			
P3a					Cahn & Polich (2009)	
P3b	Atchley et al. (2016; oddball task); Lakey et al. (2011); Smart et al. (2016)	Malinowski et al. (2017); Norris et al. (2018)	Atchley et al. (2016; meditative state); Moore et al. (2012); Howells et al. (2012); Slagter et al. (2007)	Delgado-Pastor et al. (2013)		
CNV	Bostanov et al. (2012)					
			Emotion regulation			
LPP	Egan et al. (2017; meditative state); Uusberg et al. (2016)	Cosme & Wiens (2015); Ho, Sun et al. (2015); Lin et al. (2016; meditative state); Egan et al. (2017; DM)	Brown et al. (2013); Sobolewski et al. (2011); Lin et al. (2016; DM and MM intervention)			Garland et al. (2015)
N170			Howells et al. (2014)			
P600			Dorjee et al. (2015)			
			Cognitive control			
ERN	Teper & Inzlicht (2012); Smart & Segalowitz (2017)	Schoenberg et al. (2014); Larson et al. (2013); Bing-Canar et al. (2016)	–			Saunders et al. (2016); Eichel & Stahl (2016)
N2	Quaglia et al. (2016); Moore et al. (2012); Atchley et al. (2016; oddball task); Malinowski et al. (2017); Norris et al. (2018)	Schoenberg et al. (2014);	Atchley et al. (2016; meditative state)			
Pe	Schoenberg et al. (2014)	Teper & Inzlicht (2012); Bing-Canar et al. (2016); Smart & Segalowitz (2017)	Larson et al. (2013)			
No-go P3	Quaglia et al. (2016); Schoenberg et al. (2014)					

Note: > = significantly greater than; < = significantly lower than; = indicates no significant differences; RS = resting state; CNV = contingent negative variation; ERN = error related negativity; Pe = positivity error; DM = dispositional mindfulness; MM = mindfulness meditation. All findings refer to ERP amplitude.

Changeux, 2011; De Lafuente & Romo, 2006), conscious access is related to a "decision to engage" the global workspace when faced with incoming information (Dehaene et al., 2008; Shadlen & Kiani, 2011). Bringing information to consciousness could be viewed as a decisional process, a choice between leaving information unconscious or helping it to reach consciousness. It could be argued that when the stimulus is goal-irrelevant, the decision should be to keep it unconscious. The idea of a lower threshold of conscious access is congruent with this hypothesis because attentional amplification helps to keep information under the threshold or bring it above the threshold depending on its relevance to the context. Moreover, an early decision of whether to bring information to consciousness avoids blocking conscious access and prevents information loss as a result of the psychological refractory period[1] (Marti, Sigman, & Dehaene, 2012).

To summarize, attentional amplification (which lowers the conscious access threshold) could be associated with an attentional focus on pertinent information at the expense of nonpertinent information. The upshot of this could be an optimization that seeks to fill the global neural workspace with pertinent information and avoid saturation with irrelevant information, thus enabling more fluent, effortless thinking.

Furthermore, mindfulness is negatively associated with P3a amplitude (Cahn & Polich, 2009). P3a reflects the automatic capture of attention by any new stimulus (stimulus-driven attention) and can occur unconsciously (Muller-Gass et al., 2007; Polich, 2007). We suggest that mindful functioning is characteristic of unbiased information processing that operates via the disengagement of the attentional system to stimulus-driven activation. In other words, the attentional system could be similarly engaged for all stimuli irrespective of their novelty and without any expectations (i.e., an unexpected stimulus could merely be interpreted as a novel one without any implication of automatic attention). This engagement of automatic attention can be compared with the nonjudgmental attitude that contributes to the definition of mindfulness (Kabat-Zinn, 1990, 1994).

To sum up, mindful functioning could allow the unconscious and unbiased processing of incoming information. Attentional amplification may facilitate relevant information reaching the consciousness to the detriment of irrelevant information. This trade-off is illustrated in the finding that P3a and P3b amplitudes oppose each other.

Cognitive control

Results. The 12 studies of cognitive control mainly focused on the following three ERPs: (a) the N2 component (six articles, 50%), (b) error-related negativity (ERN; seven articles, 58%), and (c) the positivity error (five articles, 42%). An additional ERP—the no-go P3 component—was investigated in two articles.

N2. The N2 component peaks between 200 and 350 ms after stimulus onset. Because its amplitude is sensitive to a mismatch between a stimulus and a mental template, it is thought to be a conflict-monitoring index (Bruin, Wijers, & Van Staveren, 2001; Donkers & Van Boxtel, 2004; Nieuwenhuis, Yeung, Van Den Wildenberg, & Ridderinkhof, 2003). It may also be driven by the inhibition of a planned response (for a review, see Folstein & Van Petten, 2008).

In our review, we found that mindfulness was mainly associated with increased N2 amplitude (Atchley et al., 2016; Malinowski et al., 2017; Moore et al., 2012; Norris et al., 2018; Quaglia, Goodman, & Brown, 2016). Specifically, (a) amplitude was positively correlated with dispositional mindfulness (Quaglia et al., 2016), and (b) its amplitude was higher in experienced than naive meditators (Atchley et al., 2016) and (c) higher following MM interventions (10 min, 8 or 16 weeks) in a healthy population (Malinowski et al., 2017; Moore et al., 2012; Norris et al., 2018). Just one study failed to detect a positive effect of mindfulness (Schoenberg et al., 2014).

Error-related negativity and error positivity. ERN (Gehring, Goss, Coles, Meyer, & Donchin, 1993), also known as "error negativity" (Falkenstein, Hohnsbein, Hoormann, & Blanke, 1991), peaks around 100 ms after the electromyographic response. ERN is a well-established index of action monitoring (Holroyd & Coles, 2002). Moreover, recent work has suggested that it reflects an internal comparison between two signals: an unconscious representation of the ongoing action and a conscious representation of the intended action (Dehaene, 2018). ERN is followed by error positivity[2] (Pe), which occurs about 200 to 500 ms after an error (Falkenstein et al., 1991; Overbeek, Nieuwenhuis, & Ridderinkhof, 2005). Pe amplitude is larger for consciously perceived errors than unperceived errors (Endrass, Reuter, & Kathmann, 2007; Murphy, Robertson, Allen, Hester, & O'Connell, 2012; Nieuwenhuis, Ridderinkhof, Blom, Band, & Kok, 2001). The Pe component, therefore, is believed to reflect error awareness (Steinhauser & Yeung, 2010; Ullsperger, Danielmeier, & Jocham, 2014).

In contrast to N2 findings reported above, just 33% of studies reported higher ERN amplitude in mindfulness. In the same way, just 20% of studies reported higher Pe amplitude in mindfulness (Schoenberg et al., 2014; Smart & Segalowitz, 2017; Teper & Inzlicht, 2012). Although experienced meditators were found to have a higher ERN amplitude than naive meditators, this was

not found for the Pe component (Teper & Inzlicht, 2012). A very brief mindfulness intervention (15 min) was found to lead to an increase, a decrease, and no change—depending on the ERP component and the study (Bing-Canar, Pizzuto, & Compton, 2016; Larson, Steffen, & Primosch, 2013; Saunders, Rodrigo, & Inzlicht, 2016). The same finding was observed for MM interventions in clinical populations. A 12-week MBCT intervention in patients with attention-deficit/hyperactivity disorders was found to increase the Pe component without modifying ERN and N2 components (Schoenberg et al., 2014). At the same time, an 8-week MM training program in a population of older adults with subjective cognitive decline increased ERN amplitude without changing the Pe component (Smart & Segalowitz, 2017).

No-go P3. The no-go P3 component emerges in the frontocentral region 300 to 600 ms after stimulus presentation and reflects response inhibition (Falkenstein, Hoormann, Christ, & Hohnsbein, 2000; Salisbury, Griggs, Shenton, & McCarley, 2004). In our review, we found that mindfulness was consistently associated with higher no-go P3 amplitude (Quaglia et al., 2016; Schoenberg et al., 2014).

Discussion. The enhanced cognitive control found in mindfulness is thought to be a consequence of an increase in self-awareness (i.e., increased conscious processing of thoughts and emotions) and world awareness (i.e., better conscious access to information from the external world).

The findings from ERP studies support this hypothesis because N2 amplitude is higher in mindfulness (Atchley et al., 2016; Malinowski et al., 2017; Moore et al., 2012; Norris et al., 2018; Quaglia et al., 2016). However, results based on the ERN component are puzzling. Our model could predict either a decrease or an increase in ERN amplitude in mindfulness, depending on the functional significance. On the one hand, if we adopt the position of better world awareness, consistent with Dehaene's hypothesis[3] regarding ERN functional significance, our model predicts that mindfulness would increase ERN amplitude by improving the conscious representation of the intended action (Dehaene, 2018). On the other hand, mindfulness could decrease ERN amplitude following an emotion-reappraisal strategy (Hölzel et al., 2011) because ERN amplitude is reduced when negative emotions are attenuated through cognitive reappraisal (Hobson, Saunders, Al-Khindi, & Inzlicht, 2014). Concerning the Pe component, although the reviewed evidence is mixed, our model assumes greater error awareness in mindfulness and predicts an increase in Pe amplitude.

Finally, mindfulness could also improve cognitive control through better inhibition, as reflected in the enhanced no-go P3 component (Quaglia et al., 2016; Schoenberg et al., 2014). ERP findings are consistent with behavioral evidence showing improved performance in the Stroop task by experienced meditators relative to naive meditators (Chan & Woollacott, 2007; Moore & Malinowski, 2009) or after an MM intervention (Wenk-Sormaz, 2005).

Emotion regulation

Results. Three components were investigated in relation to emotion regulation: the late positive potential (LPP), N170, and P600.

Late positive potential. The LPP was the main ERP of interest in the reviewed studies (10 articles, 91%). It occurs around 400 to 600 ms after stimulus and refers to the P3b component in situations with emotional stimuli (Schupp, Flaisch, Stockburger, & Junghöfer, 2006). LPP is enhanced in participants watching emotionally arousing pictures as opposed to neutral pictures. Moreover, Foti and Hajcak (2008) demonstrated that LPP amplitude after exposure to unpleasant pictures was reduced when a more neutral interpretation of the picture was given. Therefore, the reduction in LPP after a directed, positive reappraisal may reflect reduced emotional reactivity because of a strategy of emotion regulation (Foti & Hajcak, 2008).

In three ERP studies, mindfulness was associated with lower LPP amplitude in response to negative and positive emotional stimuli (Brown, Goodman, & Inzlicht, 2013; Lin, Fisher, Roberts, & Moser, 2016; Sobolewski, Holt, Kublik, & Wrobel, 2011). More precisely, (a) higher dispositional mindfulness was associated with lower LPP amplitude (Brown et al., 2013; Lin et al., 2016), (b) LPP amplitude was lower in experienced meditators compared with naive meditators (Sobolewski et al., 2011), and (c) MM interventions in a healthy population were associated with a decrease in LPP amplitude (Lin et al., 2016). On the other hand, mindfulness was associated with higher LPP amplitude in two studies (Egan, Hill, & Foti, 2017; Uusberg, Uusberg, Talpsep, & Paaver, 2016), and three studies reported no effect (Cosme & Wiens, 2015; Ho, Sun, Ting, Chan, & Lee, 2015; Lin et al., 2016). Note that two studies found a mixed effect of mindfulness on the LPP component depending on the experimental condition (dispositional mindfulness, meditative state, or MM intervention; Egan et al., 2017; Lin et al., 2016).

N170 and P600. The amplitude of N170 (also known as the "face potential") and P600 components varies positively with emotional salience and valence, reaching a maximum in response to salient, negative stimuli (Bentin,

Allison, Puce, Perez, & McCarthy, 1996; Holt, Lynn, & Kuperberg, 2009; Schupp et al., 2000).

In our review, we found that dispositional mindfulness was negatively associated with P600 amplitude (Dorjee, Lally, Darrall-Rew, & Thierry, 2015), and an MM intervention was found to be associated with a decrease in N170 amplitude, at least in a clinical population with bipolar disorder (Howells et al., 2014).

Discussion.

Reduced reactivity to emotion. Our mindfulness model assumes that the extinction strategy (i.e., active limitation of emotional reactivity) could be supported by increased self-awareness.

ERP evidence showed that the intensity of the emotional response is (a) negatively correlated with dispositional mindfulness (Brown et al., 2013; Dorjee et al., 2015; Lin et al., 2016), (b) is lower in experienced meditators than in naive meditators (Sobolewski et al., 2011), and (c) decreases after MM interventions both in healthy (Lin et al., 2016) and clinical populations (Howells et al., 2014). This negative effect of mindfulness on emotional response supports the notion of extinction in mindful functioning. However, the effect was not observed in the case of a task-induced state of mindfulness in which participants were instructed to pay attention to emotional stimuli with a mindful mind-set. In this case, an increase in emotional response (Egan et al., 2017; Uusberg et al., 2016) or a lack of change was reported (Lin et al., 2016). These mixed findings suggest that outcomes could be a function of the experimental context. In particular, it is possible that naive participants mobilize attentional resources to adopt a mindful mind-set when faced with emotional stimulation; this would account for their higher emotional reactivity associated with a task-induced state of mindfulness.

Emotion regulation and consciousness in mindfulness. In mindfulness, attention focuses on whatever is experienced, including emotions and related physical changes (e.g., increased heart rate, vasomotor flush; Hölzel et al., 2011).

Our model suggests that mindfulness supports the conscious processing of emotional significance and its reevaluation on the basis of reappraisal and extinction strategies. Mindfulness could involve dissociation from emotion, defined in terms of physical change, and the significance given to it. We suggest that the reduced emotional reactivity found in mindfulness could reflect an increased ability to dissociate an emotion from its significance. More than a "reappraisal," this strategy could be seen as an "appraisal" because no significance is initially attributed to the emotion.

The uncoupling of an emotion from its significance could account for the notion of "acceptance" that contributes to the definition of mindfulness (Kabat-Zinn, 1990, 1994). Acceptance can be defined as an objective, nonreactive lens through which momentary experience is viewed. Regardless of the content of the sensory experience, the individual is encouraged to adopt a mental attitude of acceptance and allow all experiences—even diffcult or stressful ones—to arise and pass without further elaboration, evaluation, or reactivity (Lindsay & Creswell, 2018).

Enhanced body awareness in mindfulness

In our model, improved body awareness may arise from bodily information having better access to consciousness. Our review highlighted that no ERP studies of mindfulness have investigated this topic.

Classically, objective measures of body awareness are peripheral (e.g., heartbeat detection, skin conductance arousal, respiratory tracking, joint position sense, etc.; Treves et al., 2019), but some central signals could be of interest. For instance, the heartbeat-evoked potential is an ERP that occurs about 200 to 600 ms after the cardiac R-wave signal (Schandry, Sparrer, & Weitkunat, 1986). Its amplitude is consistently reported to be a good predictor of individual performance in a heartbeat-detection task (Pollatos, Kirsch, & Schandry, 2005; Pollatos & Schandry, 2004; Schandry et al., 1986). Perception awareness can be evaluated using pN1 and pP1, which reflect sensory awareness and awareness of sensorimotor integration, respectively (Perri et al., 2018). Respiratory movements and postural balance are other interesting candidates because these physical signals exhibit periodic oscillations that make them particularly suited to analyzing time-locked brain activity (Winter, 1995; Zelano et al., 2016).

Future studies should probe these physiological markers to investigate the enhanced body-awareness mechanism through which mindfulness may work.

Furthermore, we suggest that enhanced body awareness in mindfulness could play a major role given that effective body-to-brain communication could foster emotion regulation and cognitive control. The literature suggests that bodily information plays a major role in the way individuals regulate their emotions (Damasio, 1996; Dunn et al., 2010; Magalhaes, Oliveira, Pereira, & Menezes, 2018). Here, we suggest that enhanced body awareness could improve cognitive control by contributing to building the self (i.e., thoughts or emotions) and developing meta-awareness. Studies have revealed that just a third of partial errors[4] are consciously

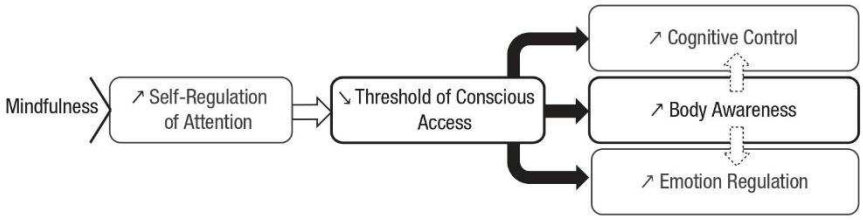


Fig. 2. Schematic illustration of the mindfulness model and its relation to consciousness. Our main hypothesis is that mindfulness decreases the threshold of conscious access by promoting top-down attentional amplification through self-regulation. Enhanced body awareness could arise from better access of bodily information to consciousness. We argue that these first two mechanisms could contribute to better cognitive control and emotion regulation. Effective body-to-brain communication combined with better access to consciousness could support the processing of emotional value and its appraisal, thus reducing reactivity. Furthermore, the representation of the intended action with respect to the context is improved by better conscious processing of information coming from internal and external worlds, thus promoting control of ongoing action and its outcomes.

detected (Rochet, Spieser, Casini, Hasbroucq, & Burle, 2014). Our model suggests that mindfulness could improve the conscious perception of partial errors and support their correction before they turn into overt errors.

What is the "half-life" of mindfulness?

Investigation of mindfulness efficacy and its mechanisms raises the following question: "What is the half-life of mindfulness?"—in analogy to the half-life of a drug. In this section, we discuss the short- (time-limited) or long-term (persistent over time) effects of mindfulness on cognition.

Our review of ERP findings showed that neural features of attention can be detected very early in MM practice, after just a few minutes (Lakey et al., 2011). This quick effect is consistent with the early phases of MM practice that specifically address focused attention (Chiesa et al. 2011). But does the effect persist over time? If not, it could be argued that effects reported after long-term interventions (MBSR, MBCT; Fjorback et al., 2011) could merely be the consequence of the participant's most recent session.

Note that in most of the reviewed studies, the cognitive task was performed immediately after the mindfulness intervention. Furthermore, when assessing experienced meditators, the interval between the cognitive assessment and the most recent meditative session was not controlled. Consequently, it could be argued that the mindfulness effect reported in experienced meditators could be the result of the session undertaken just before the experiment. Therefore, we suggest that future work should control for the timing of the cognitive task with respect to the mindfulness intervention (or practice for experienced meditators). This precaution should provide a better understanding of the short- or long-term characteristics of the effect of mindfulness.

Note that the point discussed above is slightly different to understanding the effect of mindfulness expertise in terms of length of practice (frequency and duration). ERP evidence suggests that long-term mindfulness practice is positively correlated with improvement in cognitive control (Atchley et al., 2016; Teper & Inzlicht, 2012). Long-term practice is also associated with an inverted u-shaped cerebral activation curve in the attentional network (Brefczynski-Lewis, Lutz, Schaefer, Levinson, & Davidson, 2007). These findings suggest that although the development of mindful cognitive abilities is resource-consuming, mindful functioning is beneficial because it becomes more economical with the level of expertise.

Conclusion

In our work, we aimed to develop a refined model of mindfulness in relation to consciousness. This extended model was evaluated using the existing ERP literature. Our model suggests that mindfulness decreases the threshold of conscious access by supporting attention (Fig. 2). Mindfulness, therefore, facilitates the conscious processing of information that comes from within (body awareness and self-awareness) and outside the body (world awareness).

In our work, we sought to articulate the cognitive mechanisms associated with mindfulness in relation to each other and took the self-regulation of attention as a starting point. It seems that as bodily information has better access to consciousness, body awareness improves. Our model suggests that these first two mechanisms (self-regulation of attention and enhanced body awareness) contribute to better cognitive control and emotion

regulation. We argue that effective body-to-brain communication combined with better access to consciousness support the processing of emotion and its appraisal, thus reducing reactivity. Finally, the individual's representation of the intended action with respect to the context is improved by the conscious processing of information from within and in the external world, thus supporting the control of ongoing action and its outcomes.

Transparency

Action Editor: Laura A. King
Editor: Laura A. King
Declaration of Conflicting Interests
The author(s) declared that there were no conflicts of interest with respect to the authorship or the publication of this article.

ORCID iD

Charles Verdonk https://orcid.org/0000-0003-0778-1981

Acknowledgments

The opinions or assertions expressed herein are the private views of the authors and are not to be considered official or to reflect the views of the French Military Health Service.

Notes

1. Doing two things at once is difficult. When two tasks have to be performed within a short interval, the second is significantly delayed, an effect known as the *psychological refractory period*.
2. ERN and Pe seem to be generated by independent structures and reflect two independent systems of error monitoring (Di Gregorio, Steinhauser, & Maier, 2016).
3. According to Dehaene (2018), the ERN reflects an internal comparison between two signals: an unconscious representation of the ongoing action and a conscious representation of the intended one.
4. Partial errors are electromyographic activations that occur on the nonrequired side of the response; they are detected, inhibited, and corrected before they reach the mechanical response threshold. They have been considered peripheral electrophysiological markers of cognitive control (Burle, Possamai, Vidal, Bonnet, & Hasbroucq, 2002; Smid, Mulder, & Mulder, 1990).

References

Atchley, R., Klee, D., Memmott, T., Goodrich, E., Wahbeh, H., & Oken, B. (2016). Event-related potential correlates of mindfulness meditation competence. *Neuroscience*, *320*, 83–92.

Baars, B. J. (1993). *A cognitive theory of consciousness*. Cambridge, England: Cambridge University Press.

Bentin, S., Allison, T., Puce, A., Perez, E., & McCarthy, G. (1996). Electrophysiological studies of face perception in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *8*, 551–565.

Berkovitch, L., Del Cul, A., Maheu, M., & Dehaene, S. (2018). Impaired conscious access and abnormal attentional amplification in schizophrenia. *NeuroImage: Clinical*, *18*, 835–848. doi:10.1016/j.nicl.2018.03.010

Bing-Canar, H., Pizzuto, J., & Compton, R. J. (2016). Mindfulness-of-breathing exercise modulates EEG alpha activity during cognitive performance. *Psychophysiology*, *53*, 1366–1376.

Bostanov, V., Keune, P. M., Kotchoubey, B., & Hautzinger, M. (2012). Event-related brain potentials reflect increased concentration ability after mindfulness-based cognitive therapy for depression: A randomized clinical trial. *Psychiatry Research*, *199*, 174–180. doi:10.1016/j.psychres.2012.05.031

Brefczynski-Lewis, J. A., Lutz, A., Schaefer, H. S., Levinson, D. B., & Davidson, R. J. (2007). Neural correlates of attentional expertise in long-term meditation practitioners. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, *104*, 11483–11488.

Brown, K. W., Goodman, R. J., & Inzlicht, M. (2013). Dispositional mindfulness and the attenuation of neural responses to emotional stimuli. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *8*, 93–99. doi:10.1093/scan/nss004

Bruin, K. J., Wijers, A. A., & Van Staveren, A. S. J. (2001). Response priming in a go/nogo task: Do we have to explain the go/nogo N2 effect in terms of response activation instead of inhibition? *Clinical Neurophysiology*, *112*, 1660–1671.

Burle, B., Possamai, C. A., Vidal, F., Bonnet, M., & Hasbroucq, T. (2002). Executive control in the Simon effect: An electromyographic and distributional analysis. *Psychological Research*, *66*, 324–336. doi:10.1007/s00426-002-0105-6

Cahn, B. R., & Polich, J. (2009). Meditation (Vipassana) and the P3a event-related brain potential. *International Journal of Psychophysiology*, *72*, 51–60. doi:10.1016/j.ijpsycho.2008.03.013

Carmody, J., & Baer, R. A. (2008). Relationships between mindfulness practice and levels of mindfulness, medical and psychological symptoms and well-being in a mindfulness-based stress reduction program. *Journal of Behavioral Medicine*, *31*, 23–33.

Chambers, R., Gullone, E., & Allen, N. B. (2009). Mindful emotion regulation: An integrative review. *Clinical Psychology Review*, *29*, 560–572.

Chan, D., & Woollacott, M. (2007). Effects of level of meditation experience on attentional focus: Is the efficiency of executive or orientation networks improved? *The Journal of Alternative and Complementary Medicine*, *13*, 651–658.

Chiesa, A., Calati, R., & Serretti, A. (2011). Does mindfulness training improve cognitive abilities? A systematic review of neuropsychological findings. *Clinical Psychology Review*, *31*, 449–464.

Chiesa, A., & Serretti, A. (2011). Mindfulness-based interventions for chronic pain: A systematic review of the evidence. *The Journal of Alternative and Complementary Medicine*, *17*, 83–93.

Cosme, D., & Wiens, S. (2015). Self-reported trait mindfulness and affective reactivity: A motivational approach using multiple psychophysiological measures. *PLOS ONE*, *10*(3), Article e0119466. doi:10.1371/journal.pone.0119466

Craig, A. D. (2002). How do you feel? Interoception: The sense of the physiological condition of the body. *Nature Reviews Neuroscience*, *3*, 655–666.

Damasio, A. R. J. (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*, 1413–1420.

Dehaene, S. (2011). Conscious and nonconscious processes: Distinct forms of evidence accumulation? In B. Duplantier & V. Rivasseau (Eds.), *Biological physics* (pp. 141–168). Basel, Switzerland: Springer.

Dehaene, S. (2018). The error-related negativity, self-monitoring, and consciousness. *Perspectives on Psychological Science*, *13*, 161–165.

Dehaene, S., & Changeux, J. P. (2003). Neural mechanisms for access to consciousness. In M. Gazzaniga (Ed.), *The cognitive neurosciences III* (pp. 1145–1158). Cambridge, MA: MIT Press.

Dehaene, S., & Changeux, J. P. (2011). Experimental and theoretical approaches to conscious processing. *Neuron*, *70*, 200–227.

Dehaene, S., Changeux, J. P., Naccache, L., Sackur, J., & Sergent, C. (2006). Conscious, preconscious, and subliminal processing: A testable taxonomy. *Trends in Cognitive Sciences*, *10*, 204–211.

Dehaene, S., Izard, V., Spelke, E., & Pica, P. (2008). Log or linear? Distinct intuitions of the number scale in Western and Amazonian indigene cultures. *Science*, *320*, 1217–1220. doi:10.1126/science.1156540

De Lafuente, V., & Romo, R. (2006). Neural correlate of subjective sensory experience gradually builds up across cortical areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, *103*, 14266–14271.

Delgado-Pastor, L. C., Perakakis, P., Subramanya, P., Telles, S., & Vila, J. (2013). Mindfulness (Vipassana) meditation: Effects on P3b event-related potential and heart rate variability. *International Journal of Psychophysiology*, *90*, 207–214. doi:10.1016/j.ijpsycho.2013.07.006

Dennis, T. A., & Hajcak, G. (2009). The late positive potential: A neurophysiological marker for emotion regulation in children. *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, *50*, 1373–1383.

Di Gregorio, F., Steinhauser, M., & Maier, M. E. (2016). Error-related brain activity and error awareness in an error classification paradigm. *NeuroImage*, *139*, 202–210.

Donkers, F. C. L., & Van Boxtel, G. J. M. (2004). The N2 in go/no-go tasks reflects conflict monitoring not response inhibition. *Brain and Cognition*, *56*, 165–176.

Dorjee, D., Lally, N., Darrall-Rew, J., & Thierry, G. (2015). Dispositional mindfulness and semantic integration of emotional words: Evidence from event-related brain potentials. *Neuroscience Research*, *97*, 45–51. doi:10.1016/j.neures.2015.03.002

Dunn, B. D., Galton, H. C., Morgan, R., Evans, D., Oliver, C., Meyer, M., . . . Dalgleish, T. (2010). Listening to your heart: How interoception shapes emotion experience and intuitive decision making. *Psychological Science*, *21*, 1835–1844.

Egan, R. P., Hill, K. E., & Foti, D. (2017). Differential effects of state and trait mindfulness on the late positive potential. *Emotion*, *18*, 1128–1141.

Eichel, K., & Stahl, J. (2016). The role of mindfulness and emotional stability in error detection. *Mindfulness*, *8*, 311–324. doi:10.1007/s12671-016-0601-1

Endrass, T., Reuter, B., & Kathmann, N. (2007). ERP correlates of conscious error recognition: Aware and unaware errors in an antisaccade task. *European Journal of Neuroscience*, *26*, 1714–1720.

Falkenstein, M., Hohnsbein, J., Hoormann, J., & Blanke, L. (1991). Effects of crossmodal divided attention on late ERP components. II. Error processing in choice reaction tasks. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *78*, 447–455.

Falkenstein, M., Hoormann, J., Christ, S., & Hohnsbein, J. (2000). ERP components on reaction errors and their functional significance: A tutorial. *Biological Psychology*, *51*, 87–107.

Farb, N., Daubenmier, J., Price, C. J., Gard, T., Kerr, C., Dunn, B. D., . . . Mehling, W. E. (2015). Interoception, contemplative practice, and health. *Frontiers in Psychology*, *6*, Article 763. doi:10.3389/fpsyg.2015.00763

Fjorback, L. O., Arendt, M., Ørnbøl, E., Fink, P., & Walach, H. (2011). Mindfulness-based stress reduction and mindfulness-based cognitive therapy—a systematic review of randomized controlled trials. *Acta Psychiatrica Scandinavica*, *124*, 102–119.

Folstein, J. R., & Van Petten, C. (2008). Influence of cognitive control and mismatch on the N2 component of the ERP: A review. *Psychophysiology*, *45*, 152–170.

Foti, D., & Hajcak, G. (2008). Deconstructing reappraisal: Descriptions preceding arousing pictures modulate the subsequent neural response. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *20*, 977–988.

Gaillard, R., Dehaene, S., Adam, C., Clémenceau, S., Hasboun, D., Baulac, M., . . . Naccache, L. (2009). Converging intracranial markers of conscious access. *PLOS Biology*, *7*(3), Article e1000061. doi:10.1371/journal.pbio.1000061

Garland, E. L., Froeliger, B., & Howard, M. O. (2015). Neurophysiological evidence for remediation of reward processing deficits in chronic pain and opioid misuse following treatment with Mindfulness-Oriented Recovery Enhancement: Exploratory ERP findings from a pilot RCT. *Journal of Behavioral Medicine*, *38*, 327–336. doi:10.1007/s10865-014-9607-0

Garland, E. L., Gaylord, S. A., & Fredrickson, B. L. (2011). Positive reappraisal mediates the stress-reductive effects of mindfulness: An upward spiral process. *Mindfulness (N Y)*, *2*, 59–67.

Gehring, W. J., Goss, B., Coles, M. G. H., Meyer, D. E., & Donchin, E. (1993). A neural system for error detection and compensation. *Psychological Science*, *4*, 385–390.

Goldberg, S. B., Tucker, R. P., Greene, P. A., Davidson, R. J., Wampold, B. E., Kearney, D. J., & Simpson, T. L. (2018). Mindfulness-based interventions for psychiatric disorders: A systematic review and meta-analysis. *Clinical Psychology Review*, *59*, 52–60.

Gosseries, O., Demertzi, A., Noirhomme, Q., Tshibanda, J., Boly, M., Op de Beeck, M., . . . De Tiege, X. (2008). Functional neuroimaging (fMRI, PET and MEG): What do we measure? *Revue Médicale de Liège*, *63*, 231–237.

Guendelman, S., Medeiros, S., & Rampes, H. (2017). Mindfulness and emotion regulation: Insights from neurobiological, psychological, and clinical studies. *Frontiers in Psychology*, *8*, Article 220. doi:10.3389/fpsyg.2017.00220

Hajcak, G., & Nieuwenhuis, S. (2006). Reappraisal modulates the electrocortical response to unpleasant pictures. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *6*, 291–297.

Hanley, A. W., Mehling, W. E., & Garland, E. L. (2017). Holding the body in mind: Interoceptive awareness, dispositional mindfulness and psychological well-being. *Journal of Psychosomatic Research*, *99*, 13–20.

Ho, N. S. P., Sun, D., Ting, K. H., Chan, C. C. H., & Lee, T. M. C. (2015). Mindfulness trait predicts neurophysiological reactivity associated with negativity bias: An ERP study. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, *2015*, Article 212368. doi:10.1155/2015/212368.

Hobson, N. M., Saunders, B., Al-Khindi, T., & Inzlicht, M. (2014). Emotion down-regulation diminishes cognitive control: A neurophysiological investigation. *Emotion*, *14*, 1014–1027.

Holroyd, C. B., & Coles, M. G. H. (2002). The neural basis of human error processing: Reinforcement learning, dopamine, and the error-related negativity. *Psychological Review*, *109*, 679–709.

Holt, D. J., Lynn, S. K., & Kuperberg, G. R. (2009). Neurophysiological correlates of comprehending emotional meaning in context. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *21*, 2245–2262.

Hölzel, B. K., Lazar, S. W., Gard, T., Schuman-Olivier, Z., Vago, D. R., & Ott, U. (2011). How does mindfulness meditation work? Proposing mechanisms of action from a conceptual and neural perspective. *Perspectives on Psychological Science*, *6*, 537–559.

Howells, F. M., Ives-Deliperi, V. L., Horn, N. R., & Stein, D. J. (2012). Mindfulness based cognitive therapy improves frontal control in bipolar disorder: A pilot EEG study. *BMC Psychiatry*, *12*, Article 15. doi:10.1186/1471-244x-12-15

Howells, F. M., Laurie Rauch, H. G., Ives-Deliperi, V. L., Horn, N. R., & Stein, D. J. (2014). Mindfulness based cognitive therapy may improve emotional processing in bipolar disorder: Pilot ERP and HRV study. *Metabolic Brain Disease*, *29*, 367–375. doi:10.1007/s11011-013-9462-7

Kabat-Zinn, J. (1990). *Full catastrophe living: Using the wisdom of your body and mind to face stress, pain and illness*. New York, NY: Dell Publishing.

Kabat-Zinn, J. (1994). *Wherever you go, there you are: Mindfulness meditation in everyday life*. New York, NY: Hyperion.

Koch, C., Massimini, M., Boly, M., & Tononi, G. (2016). Neural correlates of consciousness: Progress and problems. *Nature Reviews Neuroscience*, *17*, 307–321.

Lakey, C. E., Berry, D. R., & Sellers, E. W. (2011). Manipulating attention via mindfulness induction improves P300-based brain-computer interface performance. *Journal of Neural Engineering*, *8*, Article 025019. doi:10.1088/1741-2560/8/2/025019

Larson, M. J., Steffen, P. R., & Primosch, M. (2013). The impact of a brief mindfulness meditation intervention on cognitive control and error-related performance monitoring. *Frontiers in Human Neuroscience*, *7*, Article 308. doi:10.3389/fnhum.2013.00308

Lin, Y., Fisher, M. E., Roberts, S. M. M., & Moser, J. S. (2016). Deconstructing the emotion regulatory properties of mindfulness: An electrophysiological investigation. *Frontiers in Human Neuroscience*, *10*, Article 451. doi:10.3389/fnhum.2016.00451

Lindsay, E. K., & Creswell, J. D. (2018). Mindfulness, acceptance, and emotion regulation: Perspectives from Monitor and Acceptance Theory (MAT). *Current Opinion in Psychology*, *28*, 120–125.

Lutz, A., Jha, A. P., Dunne, J. D., & Saron, C. D. (2015). Investigating the phenomenological matrix of mindfulness-related practices from a neurocognitive perspective. *The American Psychologist*, *70*, 632–658. doi:10.1037/a0039585

Lutz, A., Slagter, H. A., Dunne, J. D., & Davidson, R. J. (2008). Attention regulation and monitoring in meditation. *Trends in Cognitive Sciences*, *12*, 163–169.

Magalhaes, A. A., Oliveira, L., Pereira, M. G., & Menezes, C. B. (2018). Does meditation alter brain responses to negative stimuli? A systematic review. *Frontiers in Human Neuroscience*, *12*, Article 448. doi:10.3389/fnhum.2018.00448

Malinowski, P. (2013). Neural mechanisms of attentional control in mindfulness meditation. *Frontiers in Neuroscience*, *7*, Article 8. doi:10.3389/fnins.2013.00008

Malinowski, P., Moore, A. W., Mead, B. R., & Gruber, T. (2017). Mindful aging: The effects of regular brief mindfulness practice on electrophysiological markers of cognitive and affective processing in older adults. *Mindfulness*, *8*, 78–94.

Manuello, J., Vercelli, U., Nani, A., Costa, T., & Cauda, F. (2016). Mindfulness meditation and consciousness: An integrative neuroscientific perspective. *Consciousness and Cognition*, *40*, 67–78.

Marti, S., Sigman, M., & Dehaene, S. (2012). A shared cortical bottleneck underlying attentional blink and psychological refractory period. *NeuroImage*, *59*, 2883–2898.

Mehling, W. E., Gopisetty, V., Daubenmier, J. J., Price, C. J., Hecht, F. M., & Stewart, A. (2009). Body awareness: Construct and self-report measures. *PLOS ONE*, *4*(5), Article e5614. doi:10.1371/journal.pone.0005614

Mehling, W. E., Price, C., Daubenmier, J. J., Acree, M., Bartmess, E., & Stewart, A. (2012). The Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness (MAIA). *PLOS ONE*, *7*(11), Article e48230. doi:10.1371/journal.pone.0048230

Moher, D., Liberati, A., Tetzlaff, J., & Altman, D. G. (2009). Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: The PRISMA statement. *Annals of Internal Medicine*, *151*, 264–269.

Moore, A., Gruber, T., Derose, J., & Malinowski, P. (2012). Regular, brief mindfulness meditation practice improves electrophysiological markers of attentional control. *Frontiers in Human Neuroscience*, *6*, Article 18. doi:10.3389/fnhum.2012.00018

Moore, A., & Malinowski, P. (2009). Meditation, mindfulness and cognitive flexibility. *Consciousness and Cognition*, *18*, 176–186. doi:10.1016/j.concog.2008.12.008

Muller-Gass, A., Macdonald, M., Schröger, E., Sculthorpe, L., & Campbell, K. (2007). Evidence for the auditory P3a reflecting an automatic process: Elicitation during highly-focused continuous visual attention. *Brain Research*, *1170*, 71–78.

Murphy, P. R., Robertson, I. H., Allen, D., Hester, R., & O'Connell, R. G. (2012). An electrophysiological signal

that precisely tracks the emergence of error awareness. *Frontiers in Human Neuroscience*, *6*, Article 65. doi:10.3389/fnhum.2012.00065

Nieuwenhuis, S., Ridderinkhof, K. R., Blom, J., Band, G. P. H., & Kok, A. (2001). Error-related brain potentials are differentially related to awareness of response errors: Evidence from an antisaccade task. *Psychophysiology*, *38*, 752–760.

Nieuwenhuis, S., Yeung, N., Van Den Wildenberg, W., & Ridderinkhof, K. R. (2003). Electrophysiological correlates of anterior cingulate function in a go/no-go task: Effects of response conflict and trial type frequency. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *3*, 17–26.

Norris, C. J., Creem, D., Hendler, R., & Kober, H. (2018). Brief mindfulness meditation improves attention in novices: Evidence from ERPs and moderation by neuroticism. *Frontiers in Human Neuroscience*, *12*, Article 315. doi:10.3389/fnhum.2018.00315

Overbeek, T. J. M., Nieuwenhuis, S., & Ridderinkhof, K. R. (2005). Dissociable components of error processing: On the functional significance of the Pe vis-à-vis the ERN/Ne. *Journal of Psychophysiology*, *19*, 319–329.

Perri, R. L., Berchicci, M., Bianco, V., Quinzi, F., Spinelli, D., & Di Russo, F. (2018). Awareness of perception and sensory-motor integration: ERPs from the anterior insula. *Brain Structure & Function*, *223*, 3577–3592. doi:10.1007/s00429-018-1709-y

Polich, J. (2007). Updating P300: An integrative theory of P3a and P3b. *Clinical Neurophysiology*, *118*, 2128–2148. doi:10.1016/j.clinph.2007.04.019

Pollatos, O., Kirsch, W., & Schandry, R. (2005). Brain structures involved in interoceptive awareness and cardioafferent signal processing: A dipole source localization study. *Human Brain Mapping*, *26*, 54–64.

Pollatos, O., & Schandry, R. (2004). Accuracy of heartbeat perception is reflected in the amplitude of the heartbeat evoked brain potential. *Psychophysiology*, *41*, 476–482.

Quaglia, J. T., Goodman, R. J., & Brown, K. W. (2016). Trait mindfulness predicts efficient top-down attention to and discrimination of facial expressions. *Journal of Personality*, *84*, 393–404.

Rochet, N., Spieser, L., Casini, L., Hasbroucq, T., & Burle, B. (2014). Detecting and correcting partial errors: Evidence for efficient control without conscious access. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *14*, 970–982.

Salisbury, D. F., Griggs, C. B., Shenton, M. E., & McCarley, R. W. (2004). The NoGo P300 'anteriorization' effect and response inhibition. *Clinical Neurophysiology*, *115*, 1550–1558.

Saunders, B., Rodrigo, A. H., & Inzlicht, M. (2016). Mindful awareness of feelings increases neural performance monitoring. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *16*, 93–105.

Schandry, R., Sparrer, B., & Weitkunat, R. (1986). From the heart to the brain: A study of heartbeat contingent scalp potentials. *International Journal of Neuroscience*, *30*, 261–275.

Schoenberg, P. L., Hepark, S., Kan, C. C., Barendregt, H. P., Buitelaar, J. K., & Speckens, A. E. (2014). Effects of mindfulness-based cognitive therapy on neurophysiological correlates of performance monitoring in adult attention-deficit/hyperactivity disorder. *Clinical Neurophysiology*, *125*, 1407–1416. doi:10.1016/j.clinph.2013.11.031

Schooler, J. W. (2002). Re-representing consciousness: Dissociations between experience and meta-consciousness. *Trends in Cognitive Sciences*, *6*, 339–344.

Schupp, H. T., Cuthbert, B. N., Bradley, M. M., Cacioppo, J. T., Ito, T., & Lang, P. J. (2000). Affective picture processing: The late positive potential is modulated by motivational relevance. *Psychophysiology*, *37*, 257–261.

Schupp, H. T., Flaisch, T., Stockburger, J., & Junghöfer, M. (2006). Emotion and attention: Event-related brain potential studies. *Progress in Brain Research*, *156*, 31–51.

Segal, Z., Williams, M., & Teasdale, J. (2012). *Mindfulness-based cognitive therapy for depression*. New York, NY: Guilford Press.

Shadlen, M. N., & Kiani, R. (2011). Consciousness as a decision to engage. In S. Dehaene & Y. Christen (Eds.), *Characterizing consciousness: From cognition to the clinic?* (pp. 27–46). Berlin, Germany: Springer-Verlag.

Slagter, H. A., Lutz, A., Greischar, L. L., Francis, A. D., Nieuwenhuis, S., Davis, J. M., & Davidson, R. J. (2007). Mental training affects distribution of limited brain resources. *PLOS Biology*, *5*(6), Article e138. doi:10.1371/journal.pbio.0050138

Smart, C. M., & Segalowitz, S. J. (2017). Respond, don't react: The influence of mindfulness training on performance monitoring in older adults. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, *17*, 1151–1163.

Smart, C. M., Segalowitz, S. J., Mulligan, B. P., Koudys, J., & Gawryluk, J. R. (2016). Mindfulness training for older adults with subjective cognitive decline: Results from a pilot randomized controlled trial. *Journal of Alzheimer's Disease*, *52*, 757–774.

Smid, H. G. O. M., Mulder, G., & Mulder, L. J. M. (1990). Selective response activation can begin before stimulus recognition is complete: A psychophysiological and error analysis of continuous flow. *Acta Psychologica*, *74*, 169–201.

Sobolewski, A., Holt, E., Kublik, E., & Wrobel, A. (2011). Impact of meditation on emotional processing: A visual ERP study. *Neuroscience Research*, *71*, 44–48. doi:10.1016/j.neures.2011.06.002

Steinhauser, M., & Yeung, N. (2010). Decision processes in human performance monitoring. *Journal of Neuroscience*, *30*, 15643–15653.

Tecce, J. J. (1972). Contingent negative variation (CNV) and psychological processes in man. *Psychological Bulletin*, *77*, 73–78.

Tecce, J. J., & Cattanach, L. (1993). Contingent negative variation (CNV). In E. Niedermeyer & F. H. L. da Silva (Eds.), *Electroencephalography: Basic principles, clinical applications, and related fields* (3rd ed., pp. 887–910). Baltimore, MD: Lippincott Williams & Wilkins.

Teper, R., & Inzlicht, M. (2012). Meditation, mindfulness and executive control: The importance of emotional acceptance and brain-based performance monitoring. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, *8*, 85–92.

Thompson, R. A. (1994). Emotion regulation: A theme in search of definition. *Monographs of the Society for Research in Child Development*, *59*, 25–52.

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), 1–12.

Ullsperger, M., Danielmeier, C., & Jocham, G. (2014). Neurophysiology of performance monitoring and adaptive behavior. *Physiological Reviews*, *94*, 35–79.

Uusberg, H., Uusberg, A., Talpsep, T., & Paaver, M. (2016). Mechanisms of mindfulness: The dynamics of affective adaptation during open monitoring. *Biological Psychology*, *118*, 94–106.

Valenzuela-Moguillansky, C., Reyes-Reyes, A., & Gaete, M. I. (2017). Exteroceptive and interoceptive body-self awareness in fibromyalgia patients. *Frontiers in Human Neuroscience*, *11*, Article 117. doi:10.3389/fnhum.2017.00117

Walter, W. G., Cooper, R., Aldridge, V. J., McCallum, W. C., & Winter, A. L. (1964). Contingent negative variation: An electric sign of sensori-motor association and expectancy in the human brain. *Nature*, *203*, 380–384.

Wenk-Sormaz, H. (2005). Meditation can reduce habitual responding. *Alternative Therapies in Health and Medicine*, *11*(2), 42–59.

Winter, D. A. (1995). Human balance and posture control during standing and walking. *Gait and Posture*, *3*, 193–214.

Zelano, C., Jiang, H., Zhou, G., Arora, N., Schuele, S., Rosenow, J., & Gottfried, J. A. (2016). Nasal respiration entrains human limbic oscillations and modulates cognitive function. *Journal of Neuroscience*, *36*, 12448–12467.

2) Les points clefs de l'article n°1

- La revue de la littérature sur les ERPs montre que la mindfulness est associée à une régulation de l'attention, à une diminution de la réactivité aux stimuli émotionnels et à un meilleur contrôle cognitif.
- Le mécanisme d'amélioration de la conscience du corps dans la mindfulness n'a jamais été exploré avec la méthode ERPs.
- Nous proposons un modèle mécanistique de la mindfulness dans lequel l'augmentation de la conscience du corps tient une place pivot (**Figure 1**):
    - l'augmentation du niveau de conscience corporelle se fait grâce à la régulation de l'attention sur le corps
    - l'amélioration de la régulation des émotions repose sur une connaissance approfondie des changements physiologiques du corps associés aux émotions
    - la conscience du corps, et donc de l'environnement avec lequel il interagit, contribue à améliorer le contrôle cognitif du traitement de l'information

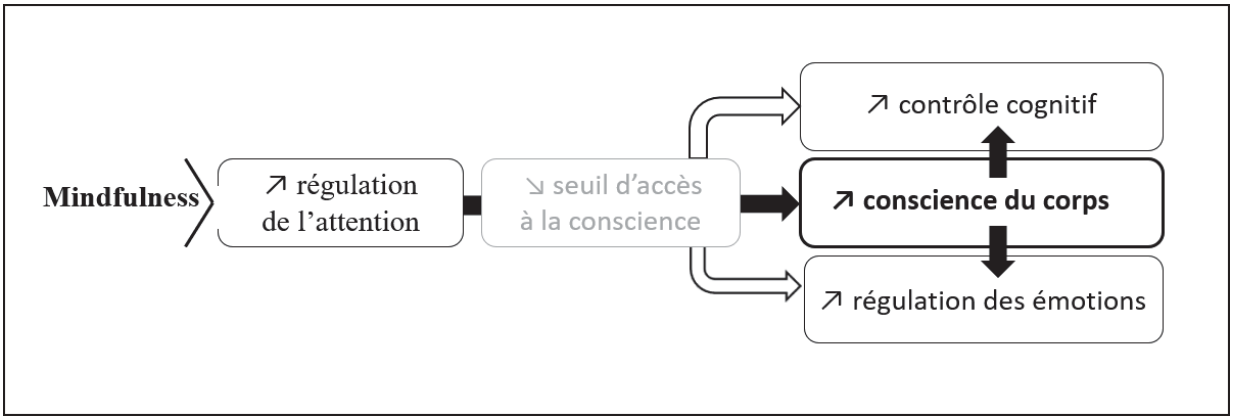


Figure 1 - Illustration du modèle mécanistique de la mindfulness proposé à partir de notre revue de la littérature sur les ERPs (adapté de Verdonk et al., 2020)

3) *Discussion de l'article n°1*

Dans le modèle de la mindfulness que nous proposons et que nous avons décrit plus haut, l'augmentation de la conscience du corps tient une place pivot. L'entraînement à la mindfulness consiste à entraîner l'esprit à prêter attention au corps et à l'expérience sensorielle qui y est associée. Classiquement, l'entraînement à la mindfulness apprend aux individus à porter attention aux mouvement de la respiration (Kabat-Zinn, 2003). L'abaissement du seuil d'accès à la conscience, hypothèse que nous proposons dans l'article mais que nous ne développons pas dans le cadre de ce travail, pourrait augmenter la conscience du corps en favorisant l'accès à la conscience de l'information sensorielle qui provient du corps.

Dans la littérature, il existe des arguments en faveur et en défaveur d'une relation entre la mindfulness et la conscience du corps. L'étude qualitative (au moyen d'entretiens) de la conscience corporelle chez des individus pratiquant la méditation mindfulness montre que ceux-ci rapportent une conscience plus développée des états de leur corps, ainsi qu'une meilleure capacité à détecter un changement dans leur sensations corporelles, avec la pratique méditative (Hölzel *et al.*, 2011). Les mesures subjectives de la conscience corporelle, au moyen d'auto-questionnaires, sont associées positivement à la mindfulness, à la fois pour le trait mindfulness et pour l'effet d'un entraînement à la mindfulness (Bornemann *et al.*, 2017; Carmody *et al.*, 2008; Farb *et al.*, 2015; Hanley *et al.*, 2017). Plus l'individu est mindful, plus le niveau de conscience corporelle rapporté de manière subjective est élevé. L'évaluation objective de la conscience corporelle, à l'aide de tâches comportementales (que nous décrirons plus loin dans notre travail), montre des données beaucoup plus contrastées : la mindfulness est associée à une augmentation du niveau de conscience corporelle mais l'effet reste très modéré (pour une revue, voir Treves *et al.*, 2019). Les données d'imagerie montrent que la mindfulness est associée à des changements anatomiques (hypertrophie) et fonctionnels (hyperactivation) dans des régions cérébrales impliquées dans le traitement de l'information corporelle, tels que l'insula et le cortex somato-sensoriel (Farb *et al.*, 2007; Hölzel *et al.*, 2008).

Étonnamment, nous constatons que le mécanisme d'augmentation de la conscience du corps n'a jamais été exploré dans les précédentes études qui sont intéressés au lien entre la mindfulness et les ERPs. C'est pour cette raison que la première partie expérimentale de

notre travail portera sur l'analyse de la relation entre le trait mindfulness et un ERP d'intérêt dans l'évaluation de la conscience corporelle : le potentiel évoqué cardiaque (HEP, pour *Heartbeat evoked potential* qui est le terme le plus fréquemment rencontré dans la littérature pour faire référence à ce potentiel).

II. La conscience du corps

A. Définition

Le traitement de l'information sensorielle en provenance du corps renseigne sur l'état du corps, comme par exemple sa position dans l'espace ou bien son état de fatigue. L'information corporelle regroupe des informations sensorielles qui sont de nature très variée, comme la soif, la faim, la douleur, le toucher, le prurit, etc. Dans l'histoire des sciences, la classification des différents types d'information corporelle n'est pas consensuelle : les physiologistes de la fin du XIXème siècle différenciaient l'information corporelle en fonction des cinq sens (Weber, 1846); plus tard, Sherrington proposa de distinguer l'information proprioceptive (qui renseigne sur la position du corps dans l'espace), extéroceptive (le toucher, la douleur et la chaleur), chimioreceptive (l'odorat et le goût) et intéroceptive (la sensibilité des viscères) (Sherrington, 1900). Aujourd'hui il n'y a pas de consensus pour classifier l'information corporelle, mais il est communément observé dans la littérature une distinction entre deux composantes principales : l'intéroception et l'extéroception. L'intéroception regroupe les informations sensorielles qui proviennent de l'intérieur du corps (des viscères) et qui renseignent sur l'état physiologique interne (Berntson *et al.*, 2021; Craig, 2002). L'extéroception regroupe les modalités sensorielles pour lesquelles l'information est issue du milieu extérieur (la vue, l'audition, etc.). Dans le cadre de ce travail, nous choisissons de caractériser la conscience corporelle selon deux dimensions en fonction de ce sur quoi celle-ci renseigne : la conscience corporelle *intéroceptive* (ou intéroception) renseigne sur l'état interne du corps, tandis que la conscience corporelle *extéroceptive* (ou extéroception) renseigne sur la relation que le corps entretient avec le milieu extérieur (sa position dans

l'espace, son mouvement, etc.)[2]. Il convient de noter que cette caractérisation de la conscience corporelle extéroceptive correspond à la définition de la « proprioception » (Sherrington, 1900; Tuthill *et al.*, 2018). Dans le cadre de ce travail, nous choisissons d'utiliser le terme « extéroception » plutôt que « proprioception ».

La conscience du corps résulte du traitement de l'information corporelle qui contribue à la construction d'une représentation du « moi matériel » (l'expression est reprise de propos de Sir Charles Sherrington au début du XXème siècle ; Sherrington, 1900). Différents niveaux de complexité caractérisent cette représentation, depuis une conscience de l'état du corps *stricto sensu* jusqu'à la conscience de l'individu d'être lui-même sujet d'une expérience sensorielle qui a trait à son propre corps (appelée la conscience *de soi* corporelle ; Park *et al.*, 2014b). Récemment, le concept de conscience corporelle a été redéfini comme la capacité d'un individu à percevoir des changements de faible intensité dans l'information corporelle (Mehling *et al.*, 2009). A partir de la classification binaire de l'information corporelle que nous avons décrite plus haut (intéroception *vs* extéroception), la conscience corporelle peut donc se caractériser comme *intéroceptive* ou *extéroceptive*, selon qu'elle concerne l'information qui a trait respectivement à l'état physiologique interne du corps ou à la position du corps dans l'espace. Il faut noter que d'autres classifications fonctionnelles de la conscience corporelle ont été proposées, comme par exemple celle qui distingue le *schéma corporel* de *l'image corporelle* : le *schéma corporel* est la représentation du corps impliquée dans la coordination sensori-motrice , tandis que l'*image corporelle* renvoie aux autres représentations du corps sur le plan perceptif, conceptuel et émotionnel (De Vignemont, 2009). Ces classifications ne prennent pas en compte la nature de l'information corporelle, et c'est pour cette raison que nous choisissons de ne pas les considérer dans le cadre de ce travail.

Il convient de préciser que le terme « conscience » peut prêter à confusion, car il sous-entend que la conscience du corps implique que l'individu soit en mesure de rapporter verbalement les changements de l'information corporelle (Dehaene *et al.*, 2006). Cette ambiguïté résulte de la traduction littérale, en langue française, du terme anglophone « awareness ». Dans le cadre de ce travail, nous choisissons de regrouper sous le terme de

[2] Nous souhaitons attirer l'attention du lecteur en soulignant que cette caractérisation de l'intéroception et de l'extéroception ne correspond pas à celle communément utilisée dans la littérature.

conscience corporelle l'ensemble des processus physiologiques et comportementaux qui ont trait au traitement *conscient et inconscient* de l'information corporelle.

B. Bases neuroanatomiques

La distinction entre *intéroception* et *extéroception* sur le plan fonctionnel est corroborée par la mise en évidence de deux systèmes distincts d'un point de vue neuroanatomique. Néanmoins, il convient de noter que ces deux systèmes partagent la caractéristique d'une organisation hiérarchisée en trois niveaux avec des structures localisées au niveau de la moelle épinière, du tronc cérébral et des aires corticales. De plus, ces systèmes convoient une information afférente (*i.e.*, depuis les organes en périphérie jusqu'au système nerveux central (SNC)), et en ce sens ils sont tous deux « complémentaires » des voies efférentes du système nerveux autonome (qui transmettent l'information depuis le SNC jusqu'au organes périphériques).

1) Interoception : la voie lamina I medullo-thalamo-corticale

L'information intéroceptive, qui renseigne sur l'état physiologique interne, provient d'une grande diversité de récepteurs situés au niveau des organes périphériques. Il peut s'agir, par exemple, de mécanorécepteurs localisés dans les cellules myocardiques qui sont activés par les mouvements de contraction et de relaxation du muscle cardiaque (Armour *et al.*, 2004). Il peut s'agir aussi des chémorécepteurs situés dans l'estomac qui renseignent sur le taux d'acidité du milieu gastrique (Mayer, 2011). L'information sensorielle est transmise au SNC par l'intermédiaire de deux voies principales, la voie lamina I et le nerf vague, selon que l'innervation relève respectivement du système nerveux autonome sympathique (SNAs) ou parasympathique (SNAp) (**Figure 2**). Pour le SNAs, les fibres Aδ et de type C véhiculent l'information intéroceptive depuis les organes en périphérie jusqu'à la lamina I qui constitue la couche superficielle de la corne postérieure de la moelle épinière. La lamina I se projette ensuite directement au niveau du thalamus dans la partie postérieure du noyau ventro-médial. Pour le SNAp, les afférences du nerf vague font relais au niveau du noyau parabrachial

et du noyau du tractus solitaire situés dans le tronc cérébral, avant de rejoindre la partie basale du noyau ventro-médial du thalamus (Craig, 2002).

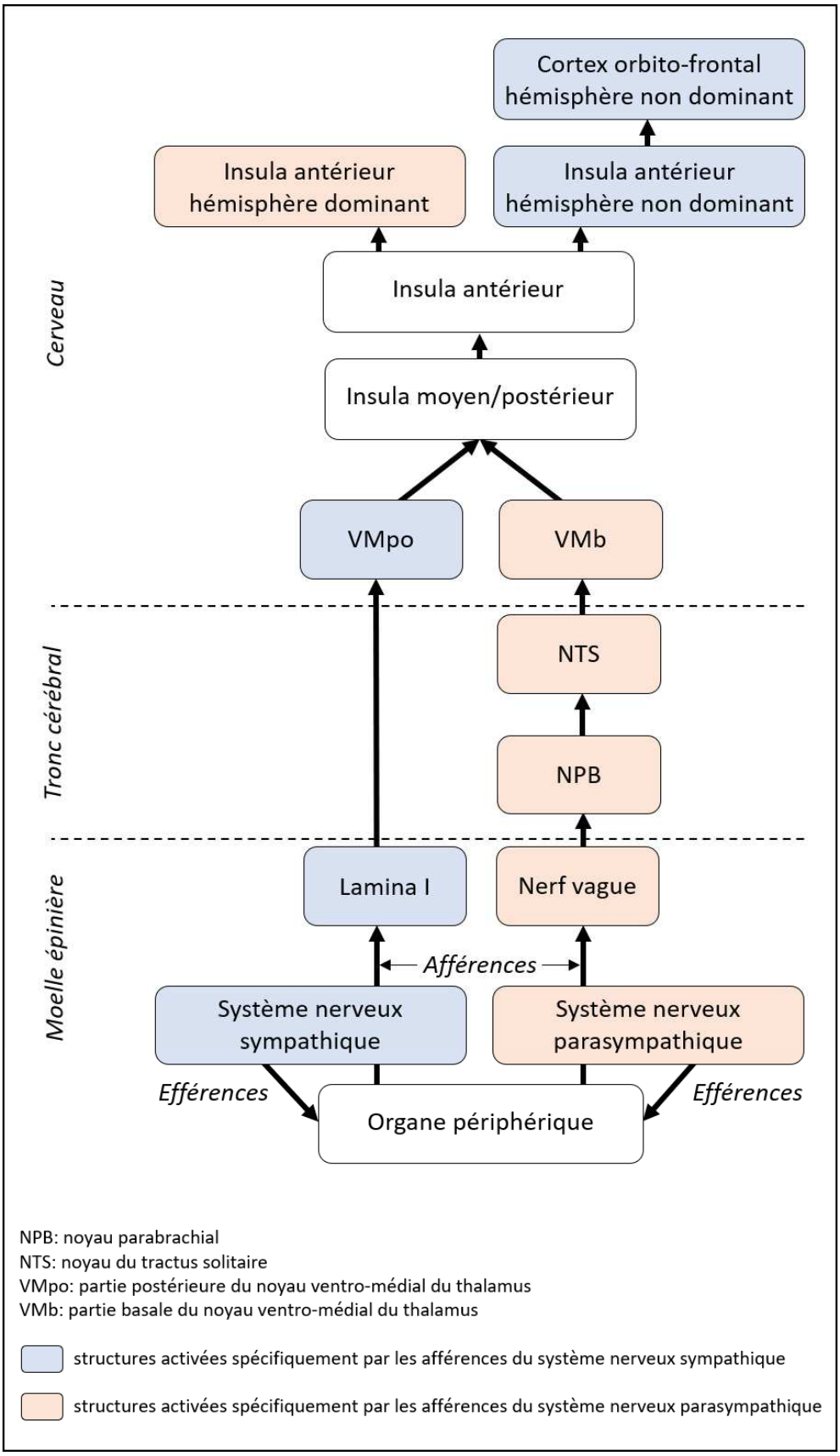


Figure 2 – Les bases neuroanatomiques de l'intéroception (adapté de Craig, 2002)

Au niveau cortical, l'insula moyen/postérieur reçoit les projections neuronales des parties postérieure et basale du noyau ventro-médial du thalamus. L'activité de cette région est corrélée positivement à l'intensité de la stimulation intéroceptive, comme une stimulation thermo-algique par exemple (Craig *et al.*, 2000). L'insula moyen/postérieur constituerait le substrat cortical primaire de représentation de l'état physiologique interne (Craig, 2002). Les représentations intéroceptives de plus haut niveau, incluant notamment une dimension subjective propre à chaque individu, impliquent des régions différentes telles que l'insula antérieur et le cortex orbito-frontal. Dans l'étude ayant eu recours à la stimulation thermo-algique de Craig *et al.* (2000), l'activation de ces deux régions était plus fortement corrélée à l'évaluation subjective de la stimulation qu'à son intensité objective. Cette représentation intéroceptive de haut niveau est latéralisée du côté de l'hémisphère dominant pour l'information transmise par le nerf vague, et du côté de l'hémisphère non-dominant pour l'information issue de la lamina I. (Craig *et al.*, 2000). En résumé, le traitement cortical de l'information intéroceptive met en jeu successivement les régions postérieure, moyenne et antérieure de l'insula au fur et à mesure que le niveau de complexité de la représentation intéroceptive augmente (Craig, 2009).

Le système neuro-anatomique de l'intéroception est étroitement connecté à plusieurs autres structures cérébrales, en particulier celles qui sont impliquées dans la production et la régulation des réponses émotionnelles (ex : le cortex cingulaire antérieur (CCA), le cortex pré-frontal, l'amygdale, l'hypothalamus, etc.). Ainsi, l'information intéroceptive relative à l'état physiologique interne du corps constitue le « substrat sensoriel » des émotions (Craig, 2002; Kreibig, 2010), et peut influencer le fonctionnement cognitif et comportemental de l'individu comme cela est défendu dans la théorie des marqueurs somatiques (Damasio, 1996).

2) Extéroception

L'information extéroceptive, qui renseigne sur la position du corps dans l'espace (ex : je suis assis ou debout, j'ai la tête orientée vers le haut ou vers le bas, etc.) et sur sa relation au mouvement (je suis immobile ou je me déplace), provient d'une grande diversité de récepteurs périphériques. Ces récepteurs appartiennent à trois grands systèmes sensoriels : le système visuel, le système vestibulaire et le système somato-sensoriel. La vision constitue

la modalité sensorielle prédominante dans les mécanismes d'orientation spatiale. Néanmoins, lorsque l'information visuelle est diminuée voire absente (ex : la nuit), les capacités d'orientation spatiale sont conservées ce qui suggère que les systèmes sensoriels non visuels jouent aussi un rôle important. Dans le cadre de ce travail, la description des bases neuroanatomiques de l'extéroception sera centrée sur les systèmes somato-sensoriels et vestibulaires car les parties expérimentales II et III ont ciblé ces deux systèmes.

(a) Le système somato-sensoriel : la voie lemniscale

Le système somato-sensoriel regroupe une grande diversité de récepteurs localisés dans différents organes en périphérie. Il peut s'agir, par exemple, des mécanorécepteurs situés au niveau de l'appareil locomoteur (dans les muscles, les tendons et les articulations) qui détectent la tension musculaire (ex : le fuseau neuromusculaire, l'organe tendineux de Golgi) et les mouvements articulaires (ex : les mécanorécepteurs de la capsule articulaire). Il peut s'agir aussi de barorécepteurs, sensibles à la pression, comme ceux-ci situés au niveau de la peau et qui renseignent sur les zones en contact avec les objets de l'environnement (ex : le contact entre le support et la face postérieure du corps dans la position allongée) (Tuthill *et al.*, 2018).

Depuis les organes périphériques, l'information somatosensorielle est transmise au SNC par les fibres Aδ et de type C qui font relais dans les ganglions de la racine dorsale de la moelle épinière. L'information est ensuite transmise au tronc cérébral par l'intermédiaire de la voie lemniscale qui est située dans le cordon postérieur de la moelle épinière. La voie lemniscale est composée de deux faisceaux : (1) le faisceau *cunéiforme* qui transmet l'information somato-sensorielle de la moitié supérieure du corps (du cou, des membres supérieurs et de la moitié haute du tronc), et (2) le faisceau *gracile* véhiculant l'information somato-sensorielle provenant de la moitié inférieure du corps. Les neurones des faisceaux gracile et cunéiforme se projettent au niveau des noyaux du tronc cérébral du même nom, qui sont localisés dans la moelle allongée au niveau du lemnisque médian. Les afférences somato-sensorielles vont ensuite décusser pour rejoindre le noyau ventro-postéro-latéral du thalamus controlatéral. Les afférences somato-sensorielles de la face vont quant à elles se projeter au niveau du noyau ventro-postéro-médial du thalamus controlatéral. Les projections issues du

thalamus se dirigent ensuite au niveau du cortex somato-sensoriel primaire situé en région pariétale (**Figure 3**; Purves *et al.*, 2001).

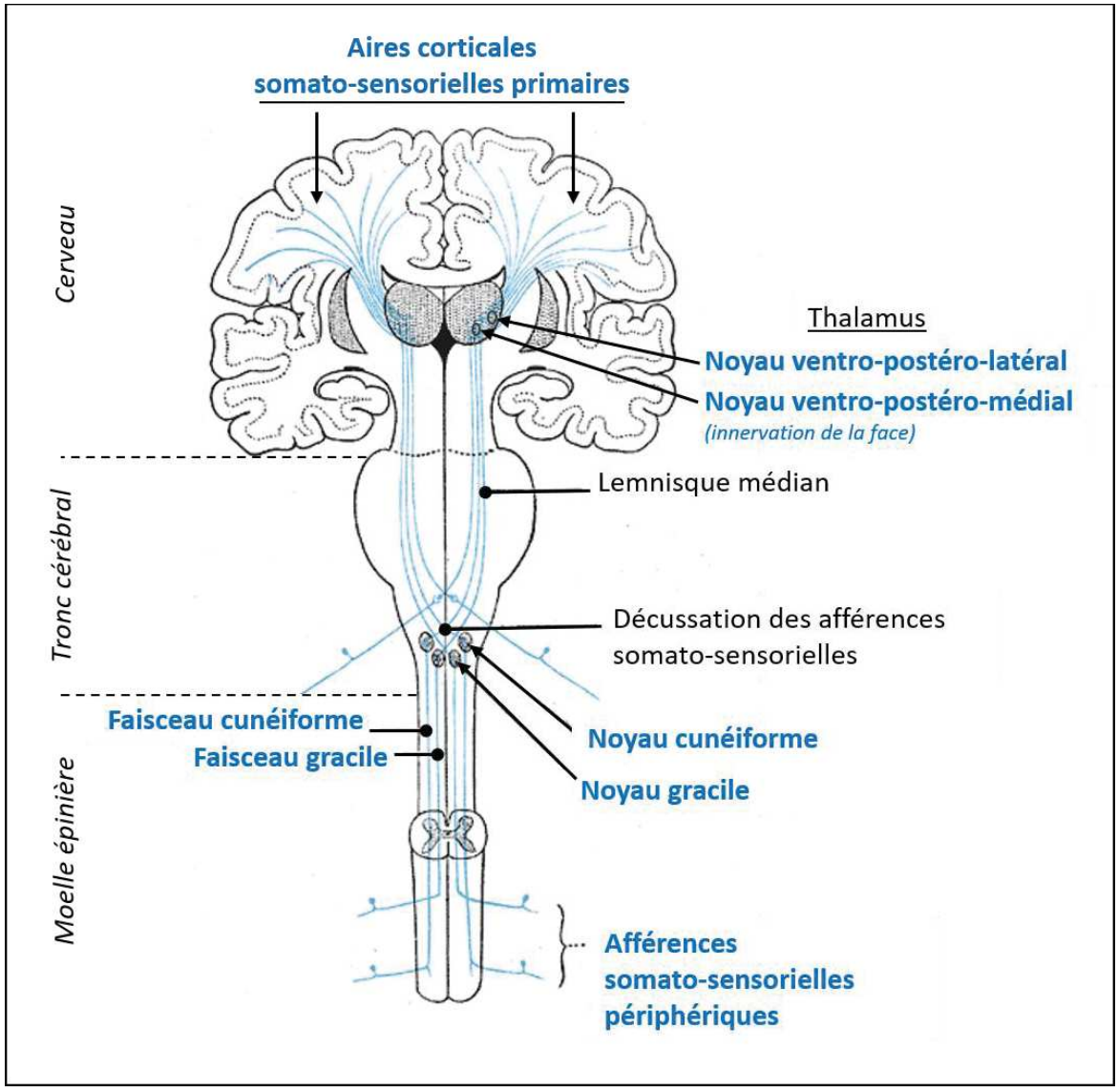


Figure 3 – Les bases neuroanatomiques du système somato-sensoriel (adapté de Gray et al., 2000)

(b) Le système vestibulaire

Le système vestibulaire regroupe l'appareil vestibulaire, situé dans le labyrinthe postérieur du rocher de l'os temporal, et les structures du SNC qui traitent l'information vestibulaire. Dans la partie expérimentale III de ce travail, nous nous intéressons à l'effet de la variation de l'information vestibulaire au niveau de l'appareil vestibulaire sur les fonctions

cognitives d'inhibition et de prise de décision. C'est pourquoi la description des bases neuroanatomiques du système vestibulaire est complétée par la description des récepteurs vestibulaires périphériques.

(i) Les récepteurs périphériques : les otolithes et les canaux semi-circulaires

L'appareil vestibulaire est composé de deux types de récepteurs : les otolithes et les canaux semi-circulaires. Ces récepteurs sont tous deux constitués de cellules sensorielles ciliées qui baignent dans un liquide appelé *endolymphe*. L'endolymphe se déplace lorsque la tête est inclinée, ce qui provoque une inclinaison des cils des cellules sensorielles à l'origine de leur stimulation (Goldberg *et al.*, 1984). L'appareil vestibulaire est considéré comme le capteur gravito-inertiel du corps, qui renseigne sur l'orientation de la tête par rapport à la gravité et le mouvement du corps.

Les otolithes incluent deux types de cellules sensorielles : les cellules toniques et les cellules phasiques. Les premières sont capables, du fait de leur activation permanente (même en l'absence de toute stimulation), de détecter une accélération linéaire constante comme la gravité terrestre. Cette propriété des cellules toniques permet le codage de l'orientation de la tête par rapport à la gravité, lorsque la tête est inclinée par exemple. Les cellules phasiques, quant à elles, détectent spécifiquement les variations d'accélérations linéaires qui sont provoquées par les mouvements de tête dans un seul plan. Les otolithes exercent donc une double fonction d'inclinomètre et d'accéléromètre linéaire. Cependant, cette propriété ne permet pas aux otolithes de dissocier un mouvement de la tête lié à une accélération linéaire d'une position inclinée de la tête. Cette « ambiguïté otolithique » est résolue grâce à l'existence d'une autre information vestibulaire qui est issue des canaux semi-circulaires (Angelaki *et al.*, 2008).

Les canaux semi-circulaires regroupent trois canaux : un canal antérieur, un canal postérieur et un canal externe. Lorsque la tête est en position verticale, l'orientation des canaux antérieur et postérieur est verticale, et celle du canal externe est horizontale (**Figure 4**). Les canaux semi-circulaires détectent les accélérations angulaires qui sont provoquées par les mouvements de la tête dans les trois plans de l'espace (Angelaki *et al.*, 2008).

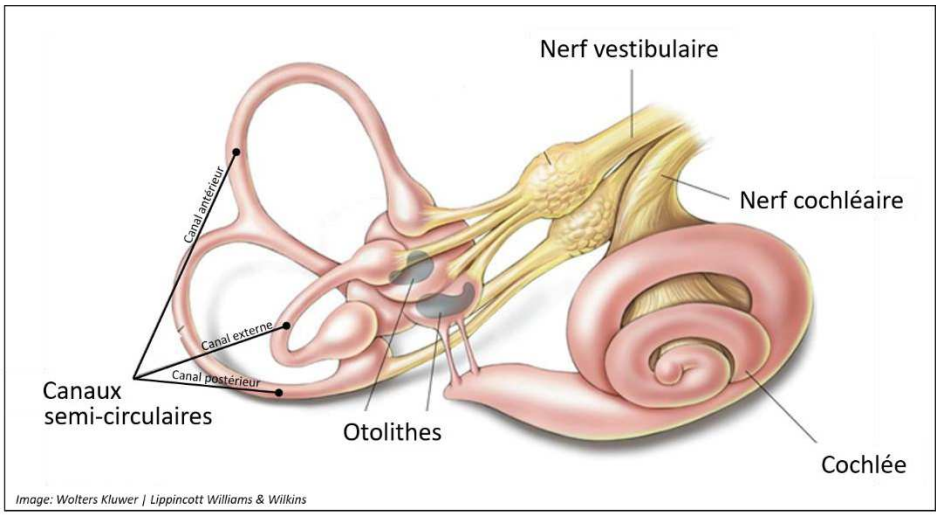


Figure 4 – Les organes vestibulaires : les otolithes et les canaux semi-circulaires

(ii) Les voies neurales de transmission de l'information vestibulaire

Les afférences du système vestibulaire sont rejointes par les afférences du système cochléaire (impliqué dans l'audition) à la sortie de l'oreille interne pour former le nerf vestibulocochléaire (VIII^{ème} nerf crânien ; **Figure 4**). Les afférences vestibulaires intègrent le SNC au niveau du sillon bulbo-pontique du tronc cérébral et se projettent au niveau du noyau vestibulaire. Les afférences vestibulaires se projettent ensuite sur une grande diversité de noyaux thalamiques : le complexe ventro-postérieur (avec les noyaux ventro-postero-médial, ventro-postéro-inférieur et ventro-postéro-latéral), les complexes nucléaires ventro-antérieur et ventro-latéral, le noyau intralaminaire, le groupe nucléaire postérieur thalamique (avec les noyaux géniculés médial et latéral), et le noyau latéro-postérieur. Il convient de souligner que ces relais thalamiques sont aussi un lieu de convergence entre les afférences vestibulaires et les afférences issues d'autres modalités sensorielles, comme celles du système visuel et du système somato-sensoriel. Les afférences vestibulaires se projettent ensuite sur un grand nombre d'aires corticales, parmi lesquelles le cortex pariétal, la jonction temporo-pariétale, le cortex frontal, le cortex cingulaire et le cortex visuel. Il ne semble pas exister de cortex vestibulaire primaire ou d'aire corticale spécifiquement dédiée au traitement de l'information vestibulaire (**Figure 5** ; Lopez *et al.*, 2011).

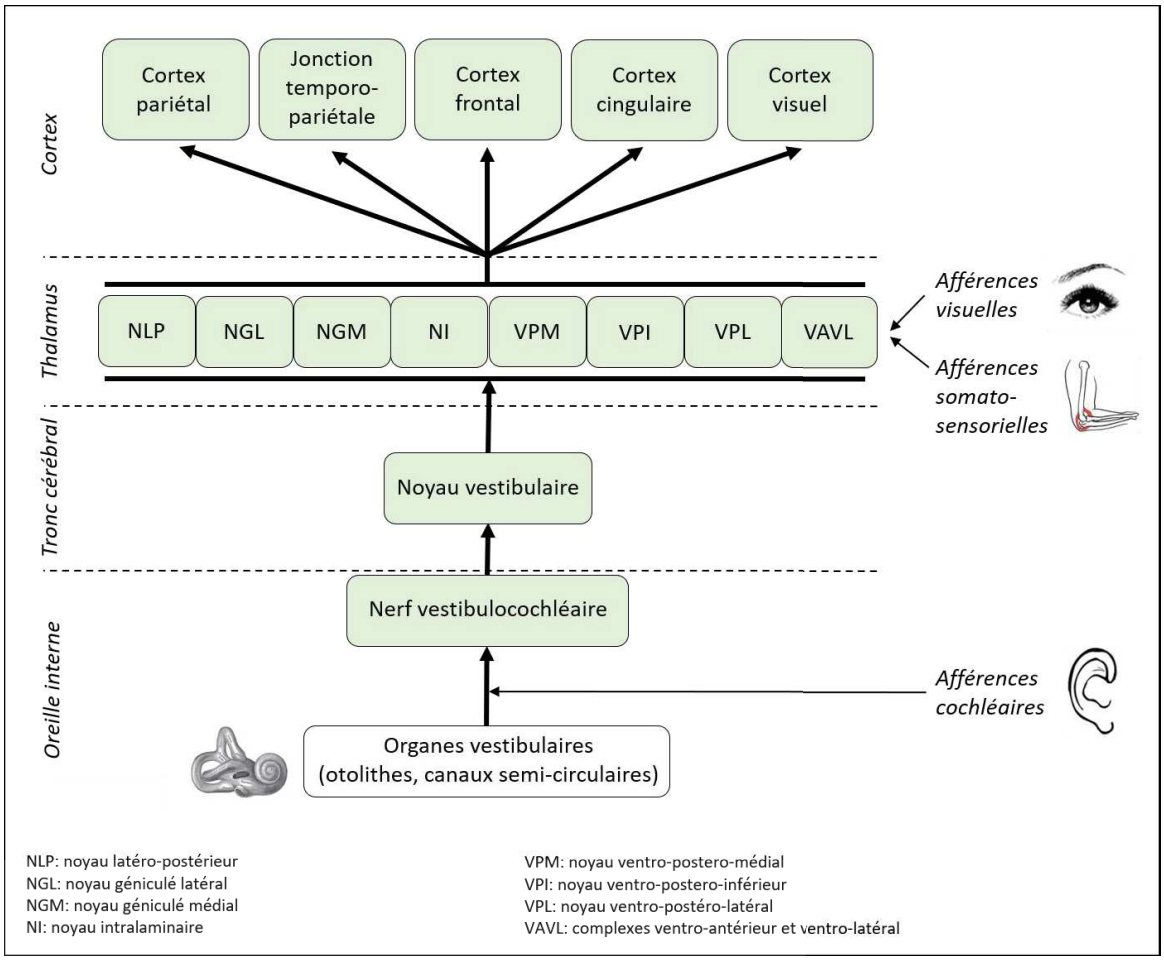


Figure 5 - Les bases neuroanatomiques du système vestibulaire (adapté de Lopez, 2013)

(c) L'intégration centrale de l'information extéroceptive multisensorielle

L'information extéroceptive est issue d'un grand nombre de récepteurs sensoriels périphériques, et l'intégration au niveau du SNC de cette information multisensorielle est nécessaire pour percevoir l'orientation du corps dans l'espace de manière unifiée et stable. A ce jour, il n'existe pas à notre connaissance de modèle consensuel dans la littérature pour décrire les mécanismes d'intégration des différentes informations sensorielles. Plusieurs modèles ont été proposés sur la base d'arguments expérimentaux. Un premier modèle stipule que le SNC prend en compte uniquement la modalité sensorielle ayant l'information la plus précise (*i.e.* qui a la variance de signal la plus faible). Ainsi, des travaux expérimentaux montrent que le seuil perceptif de détection des changements d'orientation du corps est similaire dans la condition où toutes les informations sensorielles sont présentes et dans la

condition où une seule modalité sensorielle pertinente est disponible (Fitzpatrick *et al.*, 1994). A l'inverse, un modèle plus récent suggère que le SNC combine de manière optimale les informations issues des différentes modalités sensorielles, afin d'obtenir une information plus précise que celle contenue dans chacun des signaux sensoriels pris séparément (Clemens *et al.*, 2011; Ernst *et al.*, 2002). Néanmoins, ce dernier modèle est pris en défaut par des travaux expérimentaux qui montrent, par exemple, que l'équilibre postural est significativement modifié par la suppression d'une modalité sensorielle (ex : la vision ; Forbes *et al.*, 2018; Nashner *et al.*, 1982 ; **Article n°3**). Autrement dit, la combinaison optimale des informations sensorielles disponibles n'est pas suffisante pour apporter une information extéroceptive de qualité pour l'ajustement de l'orientation du corps par rapport à la gravité.

Il existe une autre conception de l'intégration multisensorielle qui fait l'hypothèse qu'il existe, au sein du SNC, des modèles dits « internes » concernant la position du corps dans l'espace. Un modèle interne est défini comme une construction neurale dynamique qui mime les relations entre un individu et son environnement, et qui lui permet d'anticiper les conséquences de ses actions sur l'environnement. La construction du modèle interne repose sur l'expérience de l'individu qui lui permet d'acquérir une quantité croissante de connaissances sur son propre corps, l'environnement et leur interaction mutuelle. Ainsi, l'information extéroceptive intégrée au niveau du SNC contribue à la construction d'un modèle interne du corps, qui est impliqué à la fois dans la perception et l'ajustement de l'orientation du corps dans l'espace (Wolpert *et al.*, 2000). D'un point de vue expérimental, l'hypothèse de l'existence d'un modèle interne est soutenue par l'observation, dans le cadre du contrôle postural par exemple, d'ajustements posturaux en réponse à des illusions sensorielles alors que l'orientation du corps est inchangée par rapport à la gravité (Popov *et al.*, 1989). Un autre exemple est la mise en évidence, chez des astronautes à l'occasion d'un vol spatial, que la perception de la gravité reste inchangée malgré des modifications de l'environnement gravitaire, suggérant qu'il existe une « représentation mémorisée » de la gravité terrestre (Clément *et al.*, 2001). Néanmoins, un travail récent suggère qu'il existe deux modèles internes du corps différents selon qu'ils soient utilisés pour la perception ou le contrôle de la position du corps dans l'espace. Dans une expérience induisant une illusion sensorielle posturale, une différence a été observée entre la perception et l'ajustement postural correspondant : la présentation d'une information visuelle a modifié la perception de l'orientation du corps mais pas la réponse musculaire posturale, suggérant l'existence de deux

représentations extéroceptives distinctes pour la perception et le contrôle postural (Dalton *et al.*, 2017).

L'intégration multisensorielle dans le SNC est aussi impliquée dans les mécanismes de contrôle du comportement moteur (contrôle réactif et contrôle par anticipation, appelés contrôle de type « feedback » ou « feedforward » dans la littérature anglo-saxonne). La description du rôle de l'intégration multisensorielle dans ces mécanismes de contrôle ne relève pas du cadre de ce travail. Le lecteur intéressé pourra se reporter au papier de Forbes *et al.* (2018) pour avoir une description de l'implication de l'intégration multisensorielle dans le contrôle moteur de la posture.

C. Méthodes de mesure

La conscience corporelle peut être décomposée en plusieurs dimensions distinctes et indépendantes en fonction des différents aspects du traitement de l'information corporelle auxquels elle se réfère : le seuil de détection des changements de l'information corporelle, la précision dans la mesure de ces changements, la capacité de discrimination entre deux changements, la perception subjective de changements, etc. Chacune de ces dimensions peut être évaluée expérimentalement au moyen d'outils spécifiques, incluant des tâches comportementales, des auto-questionnaires, ou l'enregistrement de marqueurs physiologiques. Dans la partie expérimentale de ce travail, nous avons mesuré la conscience corporelle au moyen d'auto-questionnaires et par l'enregistrement de marqueurs physiologiques. C'est pourquoi nous nous attacherons à décrire plus en détail ces deux outils, et les données concernant les tâches comportementales seront proposées sous forme de tableau synthétique.

1) Auto-questionnaires

A ce jour, il existe plus d'une dizaine d'auto-questionnaires validés dans la littérature pour mesurer la conscience corporelle. Ces auto-questionnaires évaluent principalement la composante d'intéroception de la conscience corporelle.

Dans le cadre de ce travail, nous nous proposons de résumer les questionnaires existants ainsi que leurs caractéristiques psychométriques dans le **Tableau 1**. Le lecteur intéressé par une description détaillée des auto-questionnaires pourra se reporter au papier fondateur du concept de conscience corporelle (Mehling *et al.*, 2009), exception faite du questionnaire *Postural Awareness Scale* qui a été validé plus récemment (Cramer *et al.*, 2018). Il convient de noter qu'aucun de ces auto-questionnaires n'est validé en langue française, ce qui peut rendre leur utilisation difficile sur le plan expérimental.

Nom du questionnaire†	Dimensions de la conscience corporelle†	Nombres d'items	Référence
Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness	(1) Noticing: Awareness of uncomfortable, comfortable, and neutral body sensations; (2) Not-Distracting: Tendency not to ignore or distract oneself from sensations of pain or discomfort; (3) Not-Worrying: Tendency not to worry or experience emotional distress with sensations of pain or discomfort; (4) Attention Regulation: Ability to sustain and control attention to body sensations; (5) Emotional Awareness: Awareness of the connection between body sensations and emotional states; (6) Self-Regulation: Ability to regulate distress by attention to body sensations; (7) Body Listening: Active listening to the body for insight; (8) Trusting: Experience of one's body as safe and trustworthy	32 (version 1) 37 (version 2)	Mehling *et al.*, 2012 Mehling *et al.*, 2018
Body Intelligence Scale	(1) Energy body awareness : awareness of energy inside and exterior to the physical body that signals safety and support, health and well-being; (2) Comfort body awareness : feelings of comfort with one's body and feeling of being 'at home' in the world; (3) Inner body awareness : awareness of minor changes inside the body and the relationship of these felt changes to external circumstances	31	Anderson, 2006
Body Responsiveness Questionnaire	(1) Perceived disconnection between mental and physical processes; (2) Trust in bodily sensations	7	Daubenmier, 2005
Body Awareness Measure	*non disponible*	13	Forester, 2001
Timer Questionnaire	(1) Degree of awareness of the body; (2) Perceived importance of the body; (3) Affect when attending to important 'body thoughts'; (4) Specificity of body awareness to certain body parts	4	Franzoi *et al.*, 1989
Scale of Body Awareness	(1) The degree to which individuals think about the body and notice changes in the way the body feels and works.	4	Hansell *et al.*, 1991
Body Consciousness Questionnaire (sous-échelle Private Body Consciousness)	(1) Disposition to focus on internal body sensations; (2) Being aware of interoceptive feedback; (3) Being sensitive to changes in bodily states	5	Miller *et al.*, 1981
Body Perception Questionnaire (sous-échelles Awareness, Stress response, and Autonomic system reactivity)	*non disponible*	82	Porges, 1993
Scale of Body Connection	(1) Ability to identify and experience inner sensations of the body and the overall emotional/physiological state of the body; (2) Bodily dissociation refers to avoidance of inner experience	20	Price *et al.*, 2007
Body Vigilance Scale	(1) Increased perception of bodily sensations as a risk factor for the development of anxiety pathology	4	Schmidt *et al.*, 1997
Body Awareness Questionnaire	(1) Note response or changes in body process; (2) Predict body reactions; (3) Sleep-wake cycle; (4) Prediction of the onset of illness	18	Shields *et al.*, 1989
Postural Awareness Scale	(1) Ease/Familiarity with Postural Awareness; (2) Need for Attention Regulation with Postural Awareness	12	Cramer *et al.*, 2018

† Nous choisissons de conserver la terminologie anglo-saxonne afin de préserver sa richesse linguistique et prévenir tout néologisme qui nuirait à sa compréhension.

Comme nous l'avons expliqué plus haut, le trait mindfulness a été identifié comme une ressource d'intérêt pour le combattant pour faire face aux contraintes opérationnelles. Dans le modèle mécanistique de la mindfulness qui a été présenté plus haut (**Article n°1**), nous considérons que l'augmentation du niveau de conscience corporelle est un mécanisme central du fonctionnement mindful. La conscience corporelle pourrait donc constituer une ressource *per se* pour le combattant, dont les bénéfices pourraient être une meilleure régulation des émotions et un contrôle cognitif plus performant (Verdonk *et al.*, 2020).

Récemment, un nouvel auto-questionnaire de conscience corporelle a été développé pour mesurer spécifiquement plusieurs dimensions adaptatives (*i.e.* bénéfiques pour la santé) de la conscience corporelle : il s'agit du questionnaire *Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness* (MAIA ; Annexe B). Ce questionnaire, composé de 32 items, évalue huit dimensions[3] de la conscience corporelle : (1) *Noticing* : percevoir les sensations corporelles inconfortables, confortables et neutres ; (2) *Not-distracting* : avoir tendance à ne pas se laisser distraire par les sensations douloureuses ou d'inconfort ; (3) *Not-worrying* : ne pas ressentir de peur ou d'inquiétude face à des sensations douloureuses ou d'inconfort ; (4) *Attention regulation* : capacité à porter son attention de manière soutenue sur les sensations corporelles ; (5) *Emotional awareness* : percevoir le lien entre les sensations corporelles et les états émotionnels ; (6) *Self-regulation* : capacité à maîtriser son stress psychologique entre portant attention aux sensations corporelles ; (7) *Body listening* : activement rechercher la perception des sensations corporelles ; and (8) *Trusting* : considérer son corps comme une source d'information sûre et digne de confiance. Les participants répondent au questionnaire en utilisant une échelle de Likert composée de six points, allant de 0 pour « jamais » à 5 pour « toujours ». Pour chacune des huit dimensions, un score est calculé en additionnant les scores des différents items qui les constituent, exception faite pour les dimensions *Not-distracting* et *Not-worrying* pour lesquelles la majorité des items sont inversés. Un score total pour le questionnaire MAIA est obtenu en additionnant les scores obtenus pour les huit dimensions (Mehling *et al.*, 2012).

[3] Nous choisissons de conserver la nomenclature anglo-saxonne des dimensions du MAIA afin de préserver leur richesse linguistique, et prévenir tout néologisme qui serait délétère à leur compréhension.

2) Les tâches comportementales

A ce jour, il existe une quinzaine de tâches comportementales qui ont été développées pour mesurer la composante intéroceptive ou extéroceptive de la conscience corporelle. Dans le cadre de ce travail, nous nous proposons de décrire de manière concise chacune de ces tâches comportementales et de fournir des exemples de travaux dans lesquelles elles ont été utilisées (**Tableau 2**).

Tableau 2 - Les tâches comportementales de mesure de la conscience corporelle (adapté de Treves et al., 2019)

	Nom(s) de la tâche	Description de la tâche	Exemples d'études
Interoception	**Heartbeat arousal**	Le participant évalue son niveau de vigilance toutes les minutes, et sa réponse est comparée à sa fréquence cardiaque	Sze *et al.*, 2010
	Heartbeat detection task, Heartbeat discrimination task	Des stimuli sonores sont présentés de manière synchrone ou asynchrone par rapport aux battements cardiaques du participant, et celui-ci doit détecter les stimuli qui sont synchrones	Critchley *et al.*, 2004; Garfinkel *et al.*, 2015
	Heartbeat perception Task, Heartbeat tracking task, Mental tracking task, Heartbeat counting task	Le participant a pour consigne de compter le nombre de ses battements cardiaques pendant un intervalle de temps donné, et sa réponse est comparée au nombre réel de ses battements cardiaques	Pollatos *et al.*, 2004; Schandry *et al.*, 1986
	Heartbeat tapping task	Le participant a pour consigne d'indiquer en appuyant sur une touche dès qu'il perçoit un battement cardiaque ; dans la condition Contrôle, le participant doit appuyer sur une touche dès qu'il perçoit un stimulus externe (visuel, auditif)	Canales-Johnson *et al.*, 2015; Melloni *et al.*, 2013
	Interoceptive awareness task	Le participant évalue de manière continue l'intensité de ses sensations cardio-respiratoires, et sa réponse est comparée à sa fréquence cardiaque	Hassanpour *et al.*, 2018; Khalsa *et al.*, 2009
	Heartbeat attention task	Le participant a pour consigne de porter son attention sur ses battements cardiaques pendant l'enregistrement de ses signaux physiologiques ; dans la condition Contrôle, le participant doit porter attention à un stimulus externe (visuel, auditif)	Petzschner *et al.*, 2019; Simmons *et al.*, 2013
	Respiratory load detection	Le participant souffle dans des tubes dans lesquels différents niveaux de résistance sont imposés, et le participant doit indiquer quand une résistance est présente	Daubenmier *et al.*, 2013
	Respiratory load discrimination	Le participant souffle dans des tubes dans lesquels différents niveaux de résistance sont imposés, et le participant doit évaluer le degré de résistance	Daubenmier *et al.*, 2013
	Respiratory tracking	Le participant évalue le moment où son inspiration profonde est maximale, et sa réponse est comparée à la mesure volume courant respiratoire	Daubenmier *et al.*, 2013
	Blood glucose accuracy	Le participant évalue sa glycémie sanguine, et sa réponse est comparé au taux réel	Kiken *et al.*, 2018
	Skin conductance arousal	Les participants évaluent leur niveau de vigilance toutes les minutes, et cela est comparé au signal de conductance électrodermale	Sze *et al.*, 2010
Exteroception	**Joint kinesthesia**	L'articulation du genou du participant est mobilisée jusqu'à ce que le participant détecte le mouvement, et l'angle du mouvement articulaire est mesuré	Wooten *et al.*, 2018
	Joint position sense	L'articulation du genou du participant est mobilisée à différents angles de rotation ; le participant doit indiquer quand un angle cible est atteint, et sa réponse est comparée à l'angle réel	Wooten *et al.*, 2018
	Proprioeptive drift	La conscience corporelle extéroceptive est évaluée en mesurant l'intensité de l'illusion de la main caoutchouc (*rubber hand illusion* ; Botvinick *et al.*, 1998)	Cebolla *et al.*, 2016; Xu *et al.*, 2018
	Tactile detection	Un stimulus vibratoire est présenté sur l'index gauche du participant, et le participant doit indiquer quand il détecte le stimulus	Mirams *et al.*, 2013
	Tactile sensitivity	Le participant évalue l'intensité d'un stimulus vibratoire sur différentes parties du corps, et sa réponse est comparée au données de seuil de discrimination connues dans la littérature	Fox *et al.*, 2012

Pour la conscience corporelle *intéroceptive*, il convient de préciser qu'un lien spécifique existe entre la dimension étudiée et l'outil de mesure utilisé. Ainsi, on distingue trois dimensions dans la conscience corporelle intéroceptive : (1) la *sensibilité* intéroceptive qui décrit l'appétence de l'individu à prendre en compte l'information corporelle, et qui est mesurée au moyen d'auto-questionnaires (**Tableau 1**), (2) la *précision* intéroceptive, qui correspond à la performance dans des tâches de perception de l'information intéroceptive (**Tableau 2**), et (3) la *connaissance* intéroceptive correspondant à la connaissance qu'un individu a sur sa *précision* intéroceptive, et qui est reflétée par la correspondance entre les mesures de *sensibilité* intéroceptive et de *précision* intéroceptive (Garfinkel *et al.*, 2013; Garfinkel *et al.*, 2015). A noter que pour évaluer la *précision* intéroceptive, les tâches comportementales se focalisent essentiellement sur la perception des battements cardiaques (**Tableau 2**), car le signal physiologique cardiaque permettant d'évaluer la réponse du participant est accessible facilement et de manière non-invasive avec l'ECG ou l'oxymètre de pouls.

3) Les marqueurs physiologiques

En complément des tâches comportementales, la conscience corporelle peut être étudiée au travers de l'analyse des signaux physiologiques qui constituent le substrat biologique de l'information corporelle (Khalsa *et al.*, 2018a). Ces signaux peuvent être distaux quand ils se rapportent par exemple à un organe périphérique (ex : l'électrocardiogramme renseigne sur l'activité électrique du cœur) ou à un comportement (ex : le signal postural renseigne sur l'équilibre de la posture), ou bien centraux quand ils renseignent sur l'activité cérébrale liée au traitement de l'information corporelle (ex : le potentiel évoqué cardiaque qui reflète l'intégration du signal électrique cardiaque au niveau cérébral). Le nombre et la diversité des signaux physiologiques qui pourraient être explorés sont nombreux, étant donné qu'il y a autant de candidats potentiels que de type d'information corporelle, aussi bien pour la composante intéroceptive (ex : signaux cardiaque, respiratoire, gastrique, etc.) que pour la composante extéroceptive (ex : signal postural, vestibulaire, etc.) de l'information corporelle. Dans le cadre de ce travail expérimental, nous choisissons de nous focaliser sur un signal physiologique pour chacune des deux composantes de l'information corporelle : le potentiel évoqué cardiaque pour l'intéroception, et le signal postural pour l'extéroception.

(a) Le potentiel évoqué cardiaque

Le potentiel évoqué cardiaque, appelé « Heartbeat Evoked Potential » (HEP) dans la littérature anglo-saxonne, est une activité cérébrale particulière qui est observée quand l'activité électrique cérébrale (enregistrée au moyen de l'EEG, en magnétoencéphalographie, ou avec des électrodes intra-cérébrales) est synchronisée avec l'activité électrique cardiaque (enregistrée au moyen de l'ECG). Le HEP est un potentiel évoqué qui reflète l'activité synchrone d'un ensemble de neurones corticaux avec l'activité cardiaque, et il est le plus souvent interprété comme une représentation cérébrale du signal cardiaque (Gray *et al.*, 2007; Schandry *et al.*, 1986). Le HEP est calculé en moyennant le signal EEG synchronisé sur un évènement cardiaque spécifique, l'onde R de l'ECG, qui correspond à la contraction des ventricules du cœur (**Figure 6**). Les bases physiologiques et neurales du HEP sont aujourd'hui encore mal connues. La description des différentes hypothèses neurophysiologiques ne relève pas du cadre de ce travail, mais le lecteur intéressé pourra se reporter au papier de Park *et al.* (2019) qui les présente de manière détaillée.

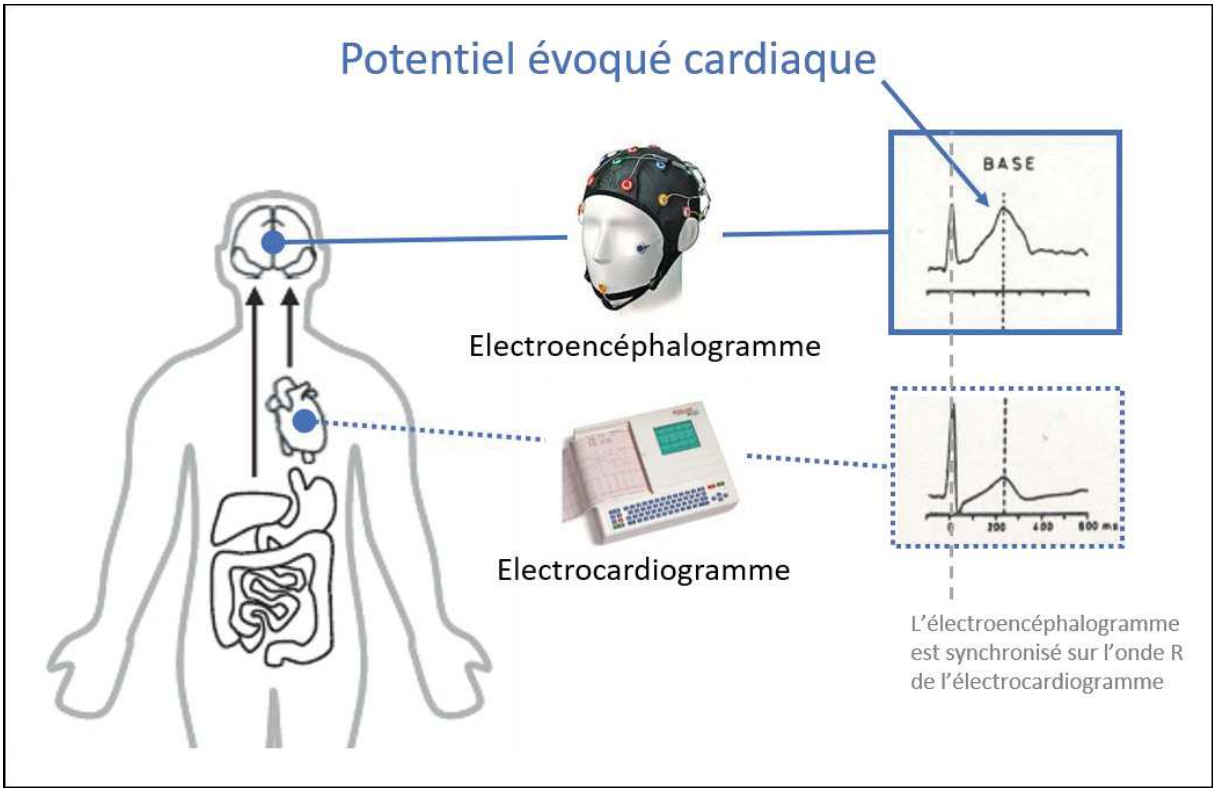


Figure 6 - Le potentiel évoqué cardiaque (adapté de Park et al., 2014b; Schandry et al., 1986)

Il faut souligner que les caractéristiques descriptives du HEP, comme par exemple sa topographie ou sa latence, sont extrêmement variables selon les études : le HEP a été initialement décrit avec une amplitude maximale en regard de l'électrode fronto-centale Fz (Schandry *et al.*, 1986), mais il a été décrit depuis en regard de beaucoup d'autres électrodes des régions frontale, centrale et pariétale ; par ailleurs, l'amplitude maximale du HEP est décrite dans une fenêtre temporelle très variable selon les études, allant de 171 ms (García-Cordero *et al.*, 2017) jusqu'à près de 600 ms (Schulz *et al.*, 2015) après l'onde R de l'ECG. C'est pourquoi, dans la partie expérimentale I de ce travail portant sur le HEP, un des objectifs ancillaires a été de tester la réplicabilité du HEP au moyen de mesures répétées effectuées dans des conditions identiques chez les mêmes individus. Nous avons observé une constance des caractéristiques descriptives du HEP (topographie, latence) au cours des différentes mesure (**Article n°2)**, suggérant que la variabilité observée entre les différents travaux de la littérature pourrait résulter de différences méthodologiques dans le calcul du HEP.

L'enjeu auquel fait face le chercheur en analysant le HEP est l'identification et la suppression des artefacts du signal EEG liés à l'activité électrique cardiaque. Ces artefacts sont intrinsèquement amplifiés par la méthode de calcul du HEP elle-même, qui consiste à synchroniser différents segments du signal EEG sur un même évènement cardiaque (l'onde R de l'ECG correspondant à la contraction du ventricule cardiaque). Le principal artefact est l'artefact cardiaque (appelé « Cardiac Field Artefact » (CFA) dans la littérature anglo-saxonne) qui résulte de la propagation de l'activité électrique cardiaque dans l'ensemble du corps, et qui engendre une modification des potentiels électriques de surface au niveau du scalp (Dirlich *et al.*, 1997; Park *et al.*, 2019). Aujourd'hui, il n'y a pas de méthode consensuelle pour corriger le CFA mais l'analyse en composante indépendante est la méthode la plus couramment utilisée (Devuyst *et al.*, 2008): le signal EEG, qui regroupe l'activité électrique de différentes sources cérébrales et celle liée aux artefacts cardiaques, est décomposé en plusieurs composants indépendants; les composants dont la dynamique temporelle (la latence) est synchrone à celle de l'onde R de l'ECG sont considérés comme liés au CFA et sont supprimés du signal EEG (**Figure 7**).

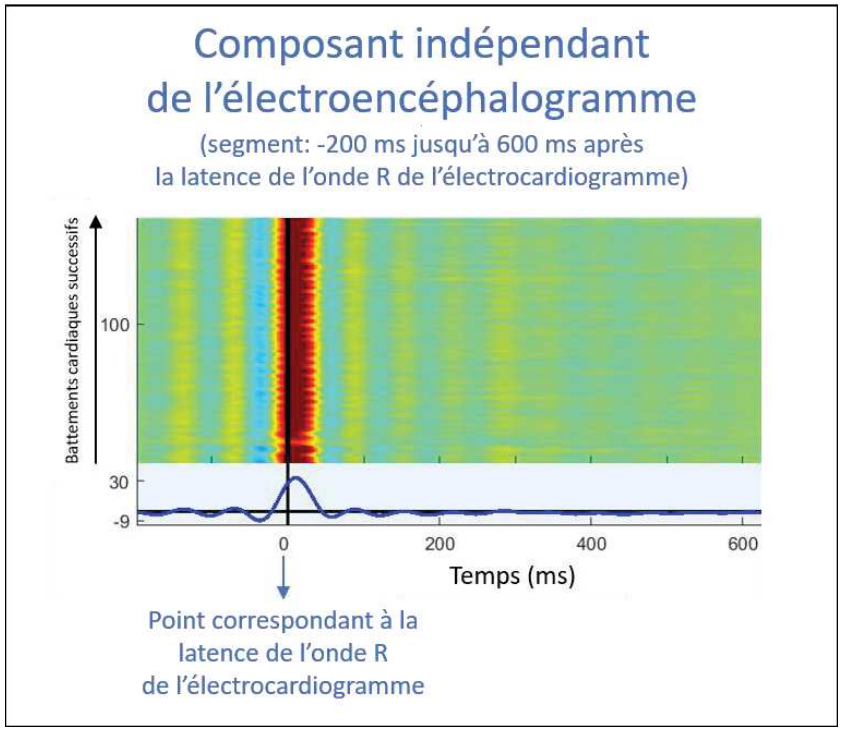


Figure 7 - Le Cardiac Field Artefact dans le calcul du potentiel évoqué cardiaque

Il convient de préciser l'existence d'un second artefact, l'*artefact cardiobalistique*, qui résulte d'une onde de pression intravasculaire déclenchée par la contraction cardiaque et qui se propage jusque dans les vaisseaux sanguins du scalp. Dans les études combinant l'EEG à l'imagerie par résonnance magnétique (IRM), cet artefact est systématiquement pris en compte (Vanderperren *et al.*, 2010) mais cela ne semble pas être le cas, à notre connaissance, dans les études sur le HEP antérieures à notre travail. C'est pourquoi nous n'avons pas considéré cet artefact dans la partie expérimentale de notre travail. Enfin, l'artefact lié à l'activité électrique musculaire, en particulier celle liée au clignement des paupières, est un élément classiquement pris en compte lors du traitement du signal EEG. Dans le cadre de notre travail expérimental, cet artefact n'a pas posé de difficultés car le signal EEG a été recueilli en demandant aux participants de garder les yeux fermés pendant toute la durée de l'enregistrement.

Dans la littérature, les études qui ont exploré de manière conjointe le HEP avec une tâche de perception des battements cardiaques montrent le plus souvent une association entre les deux mesures. L'amplitude du HEP dans l'intervalle 200-400 ms après l'onde R de l'ECG est positivement associée à la performance dans la tâche : les individus qui perçoivent avec plus de précision leurs battements cardiaques présentent une plus grande amplitude de

HEP dans les régions frontale, centrale et pariétale (Canales-Johnson *et al.*, 2015; García-Cordero *et al.*, 2017; Montoya *et al.*, 1993; Pollatos *et al.*, 2004; Schandry *et al.*, 1986; Yuan *et al.*, 2007). Ce lien avec la tâche de perception des battements cardiaques n'est pas été observé pour l'amplitude du HEP dans l'intervalle 400-600 ms après l'onde R de l'ECG (Pollatos *et al.*, 2016; Schulz *et al.*, 2015). Plus récemment, une étude a montré que l'amplitude du HEP dans l'intervalle 400-600 ms après l'onde R est plus élevée dans la condition où les participants doivent focaliser leur attention sur leurs battements cardiaques, par comparaison à la condition où ils doivent prêter attention à un autre stimulus de nature auditive (Petzschner *et al.*, 2019). Bien que contrastées, ces données suggèrent que l'amplitude du HEP pourrait refléter la capacité du sujet à porter son attention sur ses battements cardiaques. Cet effet de l'attention pourrait être médié par le niveau de vigilance et d'activation du système nerveux autonome, et il a été montré que la réduction d'activation du SNAp entraîne une diminution de l'amplitude du HEP (Luft *et al.*, 2015). Les études ayant exploré conjointement le HEP avec une mesure *subjective* de la conscience corporelle (intéroceptive) sont peu nombreuses et présentent des conclusions contrastées : une étude a montré qu'il existe une corrélation positive entre le score pour la dimension *Not-worrying* du questionnaire MAIA (*i.e.*, ressentir de la peur ou de l'inquiétude face à des sensations douloureuses ou d'inconfort) et l'amplitude du HEP dans l'intervalle 400-600 ms après l'onde R de l'ECG (Baranauskas *et al.*, 2017), et une autre étude n'observe pas d'association entre l'amplitude du HEP dans ce même intervalle et le score au *Body Perception Questionnaire* (Petzschner *et al.*, 2019). Dans la partie expérimentale I de ce travail, un des objectifs ancillaires sera de tester la réplicabilité de l'association entre l'amplitude du HEP et la dimension *Not-worrying* du questionnaire MAIA (Baranauskas *et al.*, 2017).

(b) Le signal postural

Dans la littérature nous ne retrouvons pas d'antécédent d'analyse du signal de la posture comme outil de mesure de la conscience corporelle. L'absence de modèle théorique sur le lien entre la conscience corporelle et la posture peut contribuer à expliquer cette absence de travaux expérimentaux. C'est pourquoi, dans un premier temps, nous allons expliquer le lien théorique que nous proposons d'établir entre la posture et la conscience corporelle. Ce cadre théorique a servi de fondement à une des perspectives d'application

médico-militaire de notre travail (voir la section II.B.2) et a donné lieu à la rédaction d'un article scientifique de type éditorial (**Article n°6**).

Le maintien de la position debout statique nécessite un système de contrôle de la posture car cette position est par nature instable : en effet, les deux tiers de la masse du corps sont localisés dans les deux tiers supérieurs de sa hauteur ; de plus, de nombreuses perturbations mécaniques endogènes (les mouvements respiratoires, les battements cardiaques, etc.), et parfois exogènes (ex : une bousculade), affectent l'équilibre postural (Forbes *et al.*, 2018; Winter, 1995). Les oscillations intrinsèques, « naturelles », de la posture statique doivent être contrôlées pour éviter la chute. Trois principaux systèmes sensoriels sont impliqués dans le contrôle postural : (1) le système visuel, (2) le système vestibulaire, et (3) le système somato-sensoriel, ce dernier regroupant une grande diversité de capteurs sensoriels comme nous l'avons évoqué plus haut. Le système neural de contrôle de la posture, constitué d'un large réseau cortico-sous-cortical (incluant le cortex pariétal, l'insula, le thalamus, le tronc cérébral et le cervelet), intègre l'information de ces différents systèmes sensoriels pour orienter le corps par rapport à la gravité *via* des effecteurs périphériques sous le contrôle des voies motrices descendantes de la moelle épinière (Forbes *et al.*, 2018). La conscience corporelle extéroceptive est un mécanisme cognitif de haut niveau, central, dans la boucle du contrôle postural qui informe sur la position du corps par rapport à la gravité. Elle met en jeu l'attention qui est orientée vers les différent signaux corporels extéroceptifs informant des changements de position du corps dans l'espace (Amboni *et al.*, 2013 ; **Figure 8**). De manière intéressante, les voies spinales impliquées dans les réflexes posturaux (ex : le réflexe myotatique, qui correspond à la contraction involontaire d'un muscle en réponse à son propre étirement) sont sous l'influence de voies « non posturales ». Ainsi, les structures neurales activées dans la réaction de stress (ex : la substance grise périaqueducale, l'amygdale) peuvent moduler l'excitabilité du réflexe myotatique *via* une action de régulation des circuits spinaux (Lindquist, 2020). La conscience corporelle *intéroceptive* joue un rôle important dans la régulation de la réponse au stress en permettant l'identification et l'évaluation des états physiologiques du corps associés au stress (Craig, 2002). C'est pourquoi, nous proposons que la conscience corporelle influence la posture statique de deux façons : (1) d'une manière directe, en tant que mécanisme cognitif central de la boucle du contrôle postural (composante *extéroceptive* de la conscience corporelle); et (2) d'une manière indirecte, par la régulation des voies « non posturales » qui ont une influence sur les voies posturales, comme par

exemple la réponse au stress (composante *intéroceptive* de la conscience corporelle) (**Figure 8**). Dans la partie expérimentale II de ce travail, seul le lien entre la conscience corporelle *extéroceptive* et la posture (en fonction du trait mindfulness) sera étudié en raison des contraintes temporelles inhérentes à la thèse.

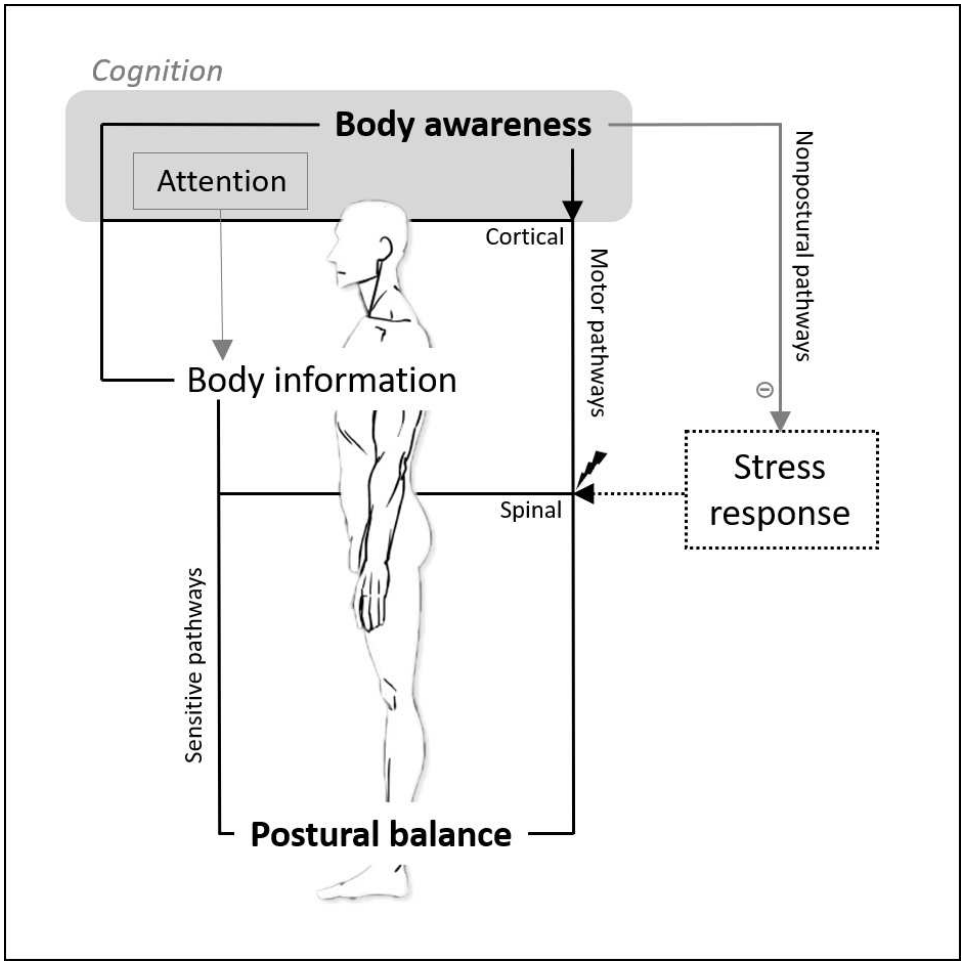


Figure 8 – La conscience corporelle et l'équilibre postural (Article n°6)

D'un point de vue biomécanique, la représentation la plus simple de la posture statique est celle d'un « pendule inversé » (Gage *et al.*, 2004) : le centre de masse (CoM), qui est le point d'application de la résultante $\vec{G}$ de l'ensemble des forces liées à la gravité qui s'appliquent au corps (Winter, 1995), se déplace de manière continue le long d'un axe antéro-postérieur et médio-latéral par rapport à l'articulation de la cheville (**Figure 9**).

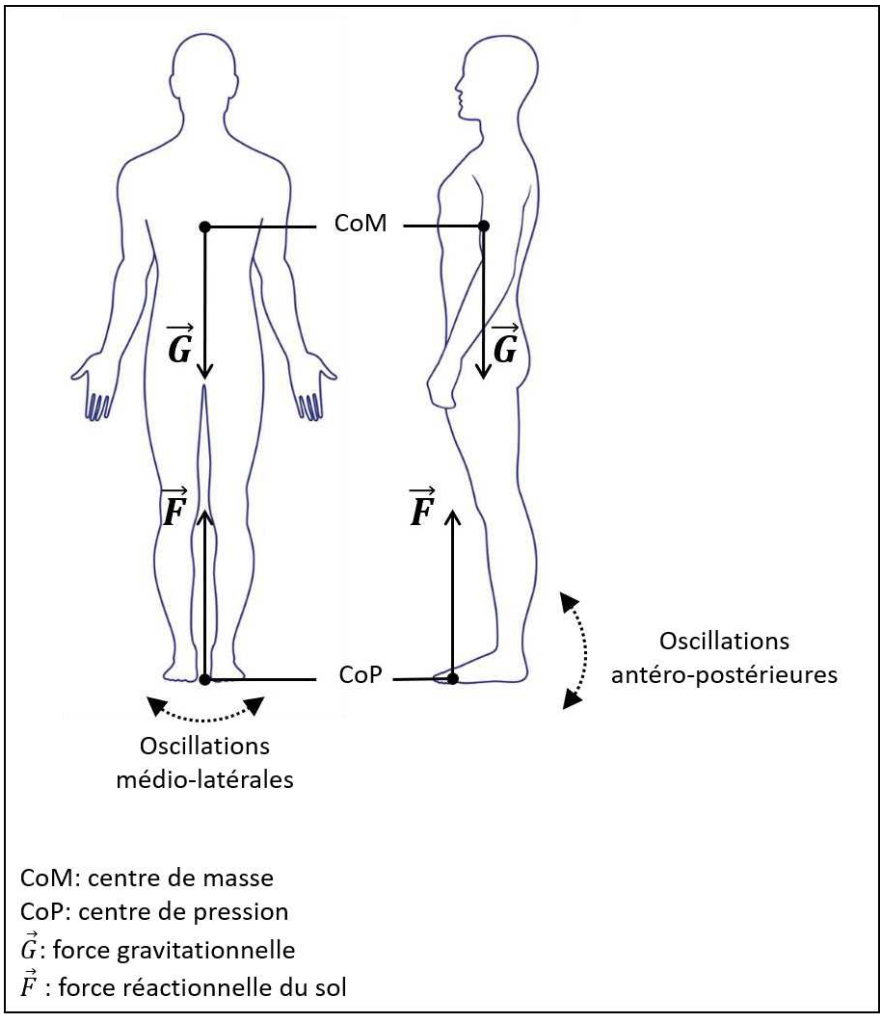


Figure 9 - Le modèle biomécanique de la posture statique

Une technique simple et accessible pour recueillir le signal de la posture statique est la posturographie : les participants sont installés en position debout sur une surface fixe, appelée plateforme de force (**Figure 10**), et ils ont pour consigne de maintenir l'équilibre ; l'enregistrement de la posture est effectué pendant une durée d'une minute avec les yeux ouverts puis avec les yeux fermés. Les mouvements du corps sont enregistrés par l'intermédiaire de la trajectoire du centre de pression (CoP), qui correspond au point d'application de la résultante $\vec{F}$ de l'ensemble des forces qui s'exercent à la surface du corps en contact avec le sol (ici, il s'agit de la face plantaire des pieds, **Figure 9**). La trajectoire du CoP sur la plateforme de force peut être visualisée sur un plan horizontal grâce au statokinésigramme (**Figure 10**).

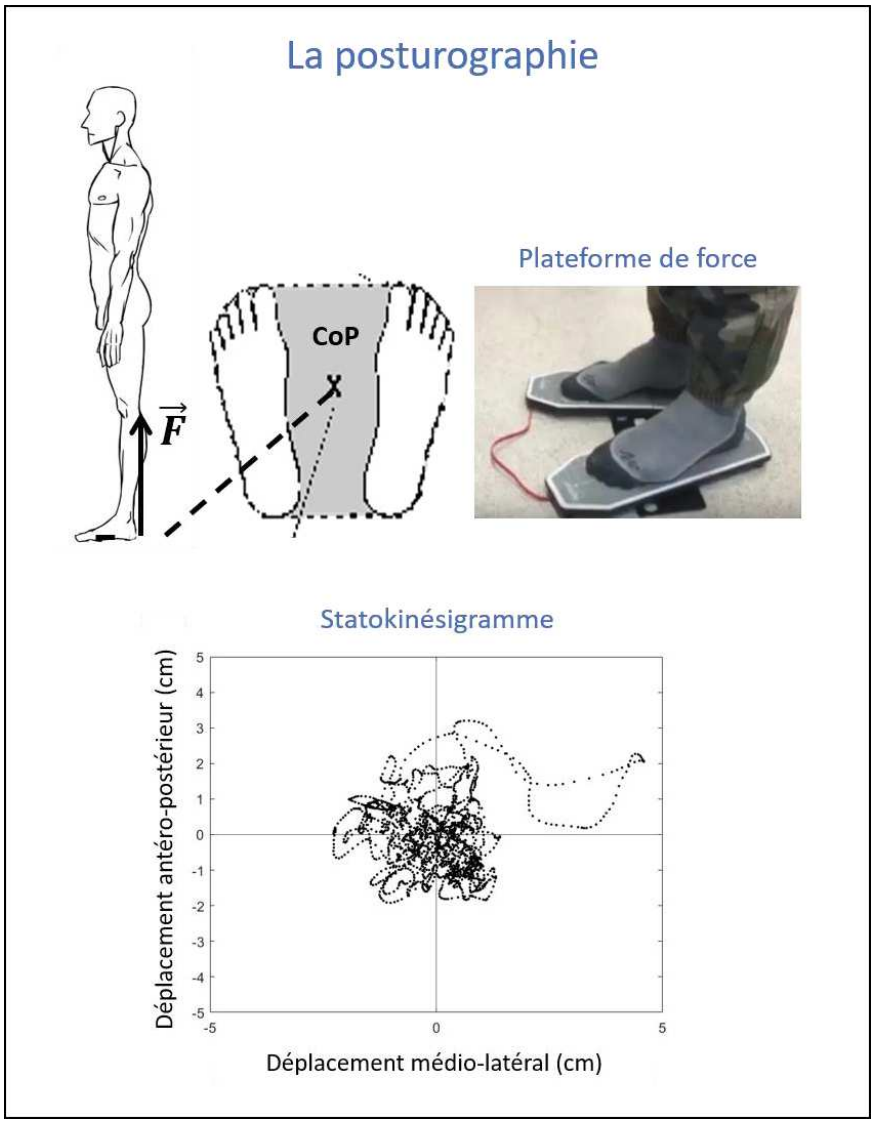


Figure 10 - La posturographie

III. Les interactions entre le corps et le cerveau

Les informations de nature sensorielle qui arrivent au cerveau proviennent de l'environnement et du corps. De manière singulière, le corps est à la fois une source d'information pour le cerveau et sous son contrôle. A ce titre, les interactions entre le corps et le cerveau sont considérées comme étant de nature bidirectionnelle. Tout d'abord, la transmission d'information du cerveau vers le corps, en vue du contrôle du corps par le cerveau, est largement étudiée pour décrire et comprendre les bases cérébrales du comportement humain. Par exemple, les travaux sur le traitement cérébral de l'information

sensorielle en vue de la planification d'une action motrice contribuent à la description des mécanismes de la boucle perception-action qui permettent à l'individu d'agir sur son environnement (Dijkerman *et al.*, 2007). De même, la transmission d'information du cerveau vers le corps est très étudiée dans le cadre de la réaction de stress, qui implique l'activation de structures cérébrales à l'origine d'une réponse neuro-hormonale induisant un grand nombre de changements corporels (une tachycardie, une hyperventilation, une hypertonie musculaire, etc.) et comportementaux (la fuite, l'attaque, la sidération, etc.). Ces travaux sur la réaction de stress contribuent à mieux comprendre les mécanismes adaptatifs qui permettent à l'individu de faire face aux changements de l'environnement (Selye, 1985; Ulrich-Lai *et al.*, 2009).

Plus récemment, un nombre croissant de travaux suggère que l'information sensorielle issue du corps, en particulier l'information provenant des systèmes non visuels (ex : l'information intéroceptive ou l'information issue du système vestibulaire) influence la manière dont les individus interagissent avec leur environnement. Autrement dit, comme nous allons le voir dans les sections suivantes (III.A et III.B), l'information corporelle ne se contente pas uniquement de renseigner le cerveau sur l'état du corps mais elle influence aussi son fonctionnement.

Ce cadre théorique ouvre un vaste champ de questions relatives à l'impact de l'information corporelle sur les capacités de l'individu à s'adapter à son environnement. L'inscription de notre travail dans le cadre de la protection de la santé du combattant nous conduit à cibler l'étude de l'adaptation cognitive face aux changements de l'environnement sensoriel. Ainsi, dans la partie expérimentale III de ce travail, nous nous intéressons à l'effet de la variation de l'information vestibulaire sur les fonctions cognitives d'inhibition et de prise de décision. C'est pourquoi la présentation des interactions corps-cerveau sera centrée sur l'effet de la variation de l'information corporelle sur la cognition, en considérant séparément les effets de la variation de l'information *intéroceptive* et ceux liés à la variation de l'information *extéroceptive*. Nous présenterons les effets observés sur les mesures comportementales de la cognition (ex : l'effet sur la performance dans une tâche de temps de réaction de choix) sans traiter les modifications anatomo-fonctionnelles associées, car nous pensons que celle-ci s'inscrivent dans un cadre plus large que celui de notre travail.

A. Effet de la variation de l'information intéroceptive sur la cognition

Historiquement, les premiers travaux qui ont démontré l'influence de l'information intéroceptive sur la cognition sont ceux de Damasio *et al* (1991) qui ont conduit à l'élaboration de la théorie des marqueurs somatiques. Leurs travaux ont évalué la fonction cognitive de prise de décision chez des patients présentant une lésion du cortex préfrontal ventro-médian (Damasio *et al.*, 1991), région impliquée entre autres dans la régulation des émotions (Dixon *et al.*, 2017). L'émotion est classiquement décrite comme une propriété émergente du traitement cérébral de l'information intéroceptive. Autrement dit, l'information intéroceptive relative à l'état physiologique interne du corps constitue le « substrat sensoriel » des émotions (Craig, 2002; Kreibig, 2010). Damasio *et al* observent chez les patients cérébro-lésés une altération de la régulation émotionnelle associée à une détérioration de la performance dans une tâche de prise de décision (test de l'Iowa). Ces patients sont incapables de prendre en compte leur état émotionnel afin d'ajuster leur prise de décision au contexte psycho-social. En d'autres mots, chez ces patients, le déficit de régulation émotionnelle qui sous-entend un défaut de traitement de l'information intéroceptive est associé à une altération de la prise de décision. Selon la théorie des marqueurs somatiques, le traitement de l'information intéroceptive (qui est désignée par le terme « marqueur somatique ») influence la fonction cognitive de prise de décision (Damasio, 1996).

Plus récemment, un nombre croissant de travaux ont étudié l'influence de l'information intéroceptive sur la cognition en se focalisant le plus souvent sur le signal cardiaque. Celui-ci présente comme avantage d'être caractérisé à chaque battement cardiaque par des variations périodiques parfaitement définies : (1) la diastole, qui correspond à la relaxation du muscle cardiaque et au remplissage des ventricules, et (2) la systole, pendant laquelle le muscle cardiaque se contracte et éjecte le sang dans le système artériel. L'évaluation de la performance cognitive dans une tâche selon que les essais soient présentés pendant la diastole ou la systole cardiaque permet d'étudier l'influence de la variation du signal cardiaque sur la cognition. D'un point de vue expérimental, il convient d'ajouter que le signal cardiaque présente l'avantage d'être facilement mesurable de manière non invasive grâce à l'électrocardiogramme ou à l'oxymètre de pouls. La fonction cognitive de perception est le plus souvent affectée par la variation du signal cardiaque : un stimulus visuel, auditif, tactile ou nociceptif est plus facilement détecté pendant la diastole que pendant la systole

cardiaque (Al *et al.*, 2020; Edwards *et al.*, 2007; Park *et al.*, 2014a; Wilkinson *et al.*, 2013). Néanmoins, cet effet de la variation du signal cardiaque sur la perception varie en fonction de la pertinence du stimulus au regard du contexte ou de la tâche. Ainsi, un stimulus dépourvu de valence émotionnelle est plus facilement détecté pendant la diastole cardiaque, tandis qu'un stimulus émotionnel (ex : un stimulus associé à une émotion de peur) est plus facilement détecté pendant la systole cardiaque (Azevedo *et al.*, 2017; Garfinkel *et al.*, 2014). De la même façon, un stimulus visuel sera plus facilement détecté pendant la diastole cardiaque s'il est présenté de manière passive au participant, alors qu'il sera plus facilement détecté pendant la systole cardiaque si sa détection implique une recherche visuelle active de la part du participant (Galvez-Pol *et al.*, 2020; Kunzendorf *et al.*, 2019). La variation du signal cardiaque impacte d'autres fonctions cognitives comme la mémoire (Fiacconi *et al.*, 2016), ou encore l'inhibition qui est plus performante pendant la systole que pendant la diastole cardiaque (Rae *et al.*, 2018). Un nombre plus restreint de travaux s'est intéressé à l'effet de la variation du signal respiratoire (inspiration *vs* expiration) sur la cognition : la détection d'un stimulus émotionnel de peur est plus facile pendant la phase inspiratoire d'une respiration nasale que pendant la phase expiratoire (Zelano *et al.*, 2016), et l'initiation d'une action volontaire est plus fréquente pendant la phase d'expiration que pendant la phase d'inspiration (Park *et al.*, 2020). Enfin, à notre connaissance, l'impact sur la cognition de l'information intéroceptive issue de l'estomac n'a pas encore été explorée même si le couplage des activités électriques de l'estomac et du cerveau est établi (Azzalini *et al.*, 2019).

B. Effet de la variation de l'information extéroceptive sur la cognition

Dans la littérature, les travaux portant sur l'influence de l'information extéroceptive sur la cognition ont essentiellement évalué la perception et le contrôle sensori-moteur. Cet intérêt peut s'expliquer, entre autres, par l'apport que représente ces travaux pour comprendre et prévenir les causes humaines d'accidents aéronautiques. Ces dernières impliquent le plus souvent un mécanisme de désorientation spatiale induit par une illusion sensorielle (Sánchez-Tena *et al.*, 2018).

Les illusions sensorielles *extéroceptives* correspondent à la perception erronée de l'orientation du corps par rapport à la gravité terrestre. Elles sont la conséquence d'une

variation contrôlée (ex : dans le cadre d'un protocole expérimental en centrifugeuse) ou non (ex : pendant un vol réel) de l'information extéroceptive au niveau des récepteurs sensoriels périphériques des systèmes visuel, vestibulaire et somatosensoriel. Les illusions sensorielles peuvent être aussi causées par l'atteinte des structures nerveuses impliquées dans le traitement de l'information extéroceptive (ex : un accident vasculaire cérébral, un traumatisme médullaire), mais ce cadre clinique ne s'inscrit pas directement dans le cadre de notre travail qui cible le sujet sain sous contraintes. Les illusions d'orientation spatiale auxquelles le sujet sain peut être exposé sont bien identifiées. La perception erronée de l'orientation du corps par rapport à la gravité terrestre est tout d'abord observée dans l'illusion *somatogravique* (Benson, 1990) et l'effet *G-excess* (Guedry *et al.*, 1991). Dans ces deux situations, le participant a l'illusion d'une inclinaison de son corps en tangage arrière. Ces phénomènes sont observés quand le corps est exposé à résultante gravito-inertielle (RGI) dont la direction (pour l'illusion *somatogravique*) ou l'intensité (pour l'effet *G-excess*) varient par rapport à la gravité terrestre (voir l'Annexe C pour une description détaillée de la RGI dans le cadre d'un protocole expérimental en centrifugeuse). Ces illusions résultent de l'ambiguïté de l'information issue des otolithes qui ne permet pas la distinction entre une inclinaison du corps et un mouvement lié à une accélération, en particulier en l'absence d'indices visuels. Le corrélat visuel de l'illusion somatogravique est l'*illusion oculogravique,* qui est décrite comme le mouvement illusoire d'une cible visuelle quand la direction de la RGI est différente de celle de la gravité terrestre. L'illusion oculogravique est objectivée expérimentalement par l'abaissement de l'horizon visuel gravitaire (défini comme la ligne située à la hauteur des yeux et perpendiculaire à la direction de la gravité terrestre) quand le participant est exposé en position assise à une accélération gravito-inertielle en centrifugeuse (Graybiel, 1952). L'équivalent de la tâche de l'horizon visuel gravitaire lorsque le patient est en position allongée est la tâche du zénith apparent (défini comme le plan passant par le niveau des yeux et parallèle à la gravité terrestre, ZA). Les erreurs perceptives de l'horizon visuel gravitaire et du ZA observées lors de l'exposition à une variation de la RGI en centrifugeuse impliquent une perception erronée de l'orientation du corps par rapport à la gravité terrestre (Paillard *et al.*, 2009). Enfin, la variation contrôlée de l'information extéroceptive par une inclinaison en roulis du corps du participant (inclinaison supérieure à 45 degrés (°) : effet d'Aubert ou effet-A ; inclinaison inférieure à 45° : effet de Müller ou effet-E), ou par une stimulation cutanée plantaire, est associée à altération de la perception de la verticale gravitaire (Foisy *et al.*, 2018;

Mittelstaedt, 1986; Trousselard *et al.*, 2004; Trousselard *et al.*, 2003). L'effet-A correspond à une déviation illusoire de la verticale gravitaire dans le sens de l'inclinaison du corps, tandis que l'effet-E correspond à une déviation illusoire dans le sens opposé. Pour résumer, l'impact sur la fonction perceptive d'une variation de l'information extéroceptive se traduit expérimentalement par une perception erronée (1) de l'orientation du corps par rapport à la gravité (illusion somatogravique, effet G-excess), (2) de l'horizon visuel gravitaire (illusion oculogravique) ou du zénith apparent, et (3) de la verticale gravitaire (E-effect, A-effect).

Un autre corpus de travaux s'est intéressé à l'influence de l'information extéroceptive sur le contrôle sensori-moteur. La variation contrôlée de l'information extéroceptive de nature gravitationnelle, au moyen de paradigmes expérimentaux en centrifugeuse ou à l'occasion de vols spatiaux, est systématiquement associée à une dégradation du contrôle et de la coordination des mouvements au niveau des yeux, de la tête, des membres et de la posture (André-Deshays *et al.*, 1993; Augurelle *et al.*, 2003; Jain *et al.*, 2010; White *et al.*, 2012).

A ce jour, la littérature demeure relativement pauvre en connaissances sur l'impact de la variation de l'information extéroceptive sur les autres fonctions cognitives. La symptomatologie cognitive fréquemment associée aux pathologies de l'appareil vestibulaire suggère que la variation de l'information vestibulaire pourrait affecter différentes fonctions cognitives, mais les données expérimentales restent limitées à une altération de la mémoire spatiale (Gurvich *et al.*, 2013). Par ailleurs, dans le cadre de la préparation des vols spatiaux habités, des travaux de la *National Aeronautics and Space Administration* (NASA) se sont intéressés à l'effet des variations gravitationnelles sur la réalisation de plusieurs tâches spécifiques aux vols habités (ex : manipulation d'appareils ou de câbles, utilisation d'un ordinateur à écran tactile, etc.). Malheureusement, les résultats issus de ces travaux sont difficilement interprétables car le protocole expérimental n'a pas été conçu pour permettre leur extrapolation à d'autres champs que celui de la recherche spatiale (Sawin *et al.*, 1999).

Problématiques

La médecine militaire a comme mission principale la préservation de la bonne santé du combattant face aux risques de l'environnement opérationnel. Dans cet objectif, il est indispensable de développer des stratégies de prévention qui optimisent les ressources psycho-cognitives du combattant, afin de lui permettre de faire face aux contraintes opérationnelles. La mindfulness est considérée comme une ressource candidate pertinente car (1) elle est associée à un état de bonne santé physique et mentale, condition nécessaire à une capacité opérationnelle de haut niveau, et (2) il s'agit d'une ressource qui peut être augmentée grâce à l'entraînement permettant d'envisager son implémentation, au sein des forces, dans le cadre d'un programme d'activités de prévention primaire.

La première partie de ce travail expérimental s'inscrit dans le cadre théorique d'un modèle de la mindfulness dans lequel l'augmentation de la conscience du corps tient une place centrale. L'augmentation de la conscience corporelle dans la mindfulness résulte de la régulation de l'attention portée sur le corps, qui a pour conséquence d'améliorer la régulation émotionnelle et le contrôle cognitif. A notre connaissance, les travaux antérieurs n'ont pas apporté de preuves expérimentales tangibles, sur la base de mesures physiologiques, qui démontrent l'augmentation de la conscience du corps dans la mindfulness.

L'objectif de la première partie de ce travail expérimental est d'évaluer deux biomarqueurs candidats pour démontrer qu'un niveau élevé de mindfulness est associé à une meilleure conscience corporelle. L'évaluation d'un premier biomarqueur, le potentiel évoqué cardiaque, constitue la partie expérimentale I de ce travail. L'amplitude du potentiel évoqué cardiaque, qui reflète l'intégration du signal cardiaque au niveau cérébral, a été proposé comme marqueur de la qualité de l'intéroception. Nous formulons l'hypothèse que l'amplitude du potentiel évoqué cardiaque pourrait être positivement corrélée au niveau de mindfulness et de conscience corporelle intéroceptive. Dans la partie expérimentale II de ce travail, nous évaluons un second biomarqueur, le signal postural, qui relève de la composante extéroceptive de l'information corporelle. Au regard des données de la littérature, nous proposons deux postulats : (1) la conscience corporelle est un mécanisme cognitif clef dans le contrôle de la posture statique, et (2) la conscience corporelle est tout particulièrement impliquée dans le contrôle postural quand l'individu a les yeux fermés. La première hypothèse que nous formulons est que l'analyse du signal postural pourrait permettre d'estimer le niveau de mindfulness. La seconde hypothèse formulée est que l'estimation du niveau de mindfulness à partir du signal postural pourrait être plus précise quand celui-ci est enregistré

dans la condition où l'individu a les yeux fermés, par comparaison à la condition où l'individu a les yeux ouverts.

Les missions des forces armées ont pour caractéristique d'exiger un niveau élevé de performance cognitive (ex : la manipulation de systèmes d'armes complexes, le respect de règles complexes d'engagement du tir) alors même que le corps du combattant est exposé à des fortes contraintes physiologiques et émotionnelles. La qualité de l'interaction entre le corps et le cerveau est donc indispensable pour préserver la sécurité et la santé du combattant au cours des opérations militaires. Les données de la littérature montrent que le traitement de l'information corporelle impacte la manière dont l'individu interagit avec l'environnement. En particulier, l'information corporelle *intéroceptive* influence les fonctions cognitives de prise de décision et d'inhibition qui sont essentielles pour s'adapter aux environnements complexes et changeants. A notre connaissance, il n'y a pas dans la littérature de travaux qui se sont intéressés à l'influence de l'information corporelle *extéroceptive* sur la prise de décision et l'inhibition.

L'objectif de la dernière partie de ce travail expérimental est de tester l'effet de la variation de l'information corporelle extéroceptive sur la cognition. Pour cela, dans la partie expérimentale III, nous évaluons l'impact de la perturbation de l'information vestibulaire sur la performance dans une tâche de prise de décision et d'inhibition. Nous formulons l'hypothèse que la perturbation de l'information vestibulaire pourrait être associée à une dégradation des fonctions cognitives de prise de décision et d'inhibition.

Pour résumer, ce travail vise à répondre à deux objectifs principaux et se décline en trois parties expérimentales dont les questions de recherche sont formulées de la manière suivante :

<u>Objectif n°1 : Evaluer deux marqueurs physiologiques pour démontrer qu'un niveau élevé de mindfulness est associé à une meilleure conscience corporelle</u>

Partie expérimentale I

1) **Est-ce que l'amplitude du potentiel évoqué cardiaque traduit une meilleure qualité de conscience corporelle *intéroceptive* au regard du niveau de disposition mindfulness ?**

Partie expérimentale II

2) **Est-ce que l'analyse du signal postural, en particulier dans la condition *yeux fermés* où la conscience corporelle *extéroceptive* est fortement impliquée dans le contrôle postural, permet d'estimer le niveau de disposition mindfulness ?**

Objectif n°2 : Tester l'effet de la variation de l'information corporelle *extéroceptive* sur la cognition

Partie expérimentale III

3) **Est-ce que la perturbation de l'information vestibulaire affecte les fonctions cognitives de prise de décision et d'inhibition ?**

Résultats expérimentaux

I. Évaluation d'un marqueur physiologique de la sensibilité intéroceptive dans le trait mindfulness : le potentiel évoqué cardiaque

1) Présentation de l'article n°2

Dans le modèle de la mindfulness que nous proposons et que nous avons décrit plus haut, l'augmentation de la conscience du corps tient une place pivot (**Figure 1** ; **Article n°1**). Dans la littérature, nous retrouvons des arguments plus ou moins forts en faveur d'une relation entre la mindfulness et le niveau de conscience corporelle. D'un côté, les mesures subjectives de la conscience corporelle par des auto-questionnaires montrent de manière constante que plus l'individu est mindful (qu'il s'agisse du trait mindfulness ou de son fonctionnement après une intervention mindfulness), plus le niveau de conscience corporelle est élevé (Bornemann *et al.*, 2017; Carmody *et al.*, 2008; Farb *et al.*, 2015; Hanley *et al.*, 2017). D'autre part, les mesures comportementales, le plus souvent basées sur une tâche de perception des battements cardiaques (**Tableau 2**), semblent montrer que la mindfulness (qu'il s'agisse de méditants experts ou d'apprenants après une intervention mindfulness) est associée une augmentation du niveau de conscience corporelle mais l'effet reste néanmoins très modéré (pour une revue, voir Treves *et al.*, 2019).

Notre revue de la littérature met en évidence que la méthode ERPs n'a jamais été utilisée pour explorer le mécanisme d'augmentation de la conscience du corps dans la mindfulness (**Article n°1**). La méthode ERP a une résolution temporelle de l'ordre de la milliseconde (Gosseries *et al.*, 2008), ce qui est un prérequis pour l'étude du mécanisme cognitif de traitement de l'information corporelle dont les fluctuations peuvent être de l'ordre de la milliseconde (comme par exemple les battements cardiaques) (Glass, 2001). Le potentiel évoqué cardiaque (HEP), présenté dans l'introduction de ce travail, est un ERP qui reflète l'intégration du signal cardiaque au niveau cérébral (Gray *et al.*, 2007; Park *et al.*, 2019; Schandry *et al.*, 1986). Dans la littérature, les travaux sur le lien entre l'amplitude du HEP et les mesures comportementales et subjectives de la conscience corporelle présentent des données contrastées. Pour les mesures comportementales, l'amplitude du HEP est plus grande chez les participants qui réussissent mieux la tâche de perception des battements cardiaques, dans l'intervalle du HEP situé 200-400 ms après l'onde R de l'ECG (Canales-Johnson *et al.*, 2015; García-Cordero *et al.*, 2017; Montoya *et al.*, 1993; Pollatos *et al.*, 2004;

Schandry *et al.*, 1986; Yuan *et al.*, 2007), mais cet effet n'est pas observé dans l'intervalle 400-600 ms après l'onde R de l'ECG (Pollatos *et al.*, 2016; Schulz *et al.*, 2015). En qui concerne les mesures subjectives, il existe une corrélation positive entre l'amplitude du HEP dans l'intervalle 400-600 ms après l'onde R de l'ECG et le score pour la dimension *Not-worrying* du questionnaire MAIA (ressentir de la peur ou de l'inquiétude face à des sensations douloureuses ou d'inconfort) (Baranauskas *et al.*, 2017), mais aucune corrélation n'est observée avec le score au *Body Perception Questionnaire* (Petzschner *et al.*, 2019).

Au regard de ces différents éléments, le HEP constitue un biomarqueur candidat original et pertinent pour étudier le mécanisme d'augmentation de la conscience corporelle intéroceptive dans la mindfulness. De façon intéressante, les données de neuroimagerie et une étude EEG intracrânienne montrent que plusieurs régions cérébrales, parmi lesquelles l'insula et le cortex préfrontal, sont à la fois activées dans la mindfulness et impliquées dans la genèse du HEP (Hölzel *et al.*, 2011; Park *et al.*, 2018). L'objectif principal de la partie expérimentale I sera d'évaluer la relation entre le HEP et la conscience corporelle intéroceptive en fonction du niveau de trait mindfulness. Nous formulons les hypothèses que l'amplitude du HEP pourrait être positivement corrélée au niveau de conscience corporelle intéroceptive et de mindfulness. Pour tester ces hypothèses, nous analyserons le lien entre l'amplitude du HEP et les scores de deux auto-questionnaires mesurant la *sensibilité* intéroceptive (le questionnaire *Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness* (MAIA), Annexe B) et la disposition mindfulness (le *Freiburg Mindfulness Inventory* (FMI), Annexe A). Le HEP sera calculé à partir des signaux EEG et ECG enregistrés au repos : les participants seront assis dans une pièce calme et dans l'obscurité avec pour seule consigne de garder les yeux fermés pendant les cinq minutes d'enregistrement. Ce protocole expérimental « au repos » nous semble plus pertinent que la tâche de perception des battements cardiaques utilisée pour la mesure de la *précision* intéroceptive. En effet, les études antérieures montrent de façon constante l'absence de lien entre la mindfulness et la performance dans cette tâche (Khalsa *et al.*, 2008; Khalsa *et al.*, 2020; Melloni *et al.*, 2013; Nielsen *et al.*, 2006; Otten *et al.*, 2015; Parkin *et al.*, 2014). Dans l'introduction de ce travail, nous avons évoqué la grande variabilité des caractéristiques descriptives du HEP selon les études, à la fois en termes de topographie et de latence. L'objectif secondaire de la partie expérimentale I sera de tester la réplicabilité du HEP au moyen de mesures répétées effectuées dans des conditions identiques chez les mêmes individus. Ainsi, le protocole

expérimental utilisé pour répondre à l'objectif principal sera répliqué deux fois avec un intervalle de 5 semaines entre chaque session expérimentale. Nous rechercherons l'existence d'une variabilité intra-individuelle de l'amplitude du HEP en comparant l'amplitude du HEP entre les trois sessions expérimentales. L'enjeu de cette première partie expérimentale est de tester la pertinence de l'amplitude du HEP comme biomarqueur du haut niveau de sensibilité intéroceptive associé au trait mindfulness.

Article n°2

en révision

Title

The Heartbeat Evoked Potential does not support strong interoceptive sensibility in trait mindfulness

Running title

HEP doesn't reflect interoception in mindfulness

Authors and affiliations

Charles VERDONK[(a,b,*)], Marion TROUSSELARD[(a,c)], Caroline DI BERNARDI LUFT[(d)], Takfarinas MEDANI[(b)], Jean-Baptiste BILLAUD[(a)], Céline RAMDANI[(a)], Frédéric CANINI[(a,c)], Damien CLAVERIE[(a)], Aurore JAUMARD-HAKOUN[(b)], François VIALATTE[(b)]

(a) French Armed Forces Biomedical Research Institute
Department of Neurosciences and cognitive sciences
Unit of Neurophysiology of stress
91220 Brétigny-sur-Orge, France

(b) ESPCI Paris – PSL University
Brain Plasticity Unit – CNRS
75005 Paris, France

(c) French Military Health Service Academy
75005 Paris, France

(d) Queen Mary University of London
School of Biological and Chemical Sciences
E1 4NS London United Kingdom

Corresponding author

Charles VERDONK
Mail: verdonk.charles@gmail.com
Phone: +33 (0)1-78-65-12-65

Highlights

- Amplitude of the Heartbeat Evoked Potential (HEP) does not correlate with trait mindfulness under resting-state condition.
- HEP amplitude may correlate with subjective sensibility for interoceptive signals; yet, this association is unreliable and hence should not be considered valid.
- Strong subjective sensibility for interoceptive signals in trait mindfulness does not account for cortical representation of cardiac signal with the HEP.

Abstract

The enhancement of body awareness is proposed as one of the cognitive mechanisms that characterize mindfulness. To date, this hypothesis is supported by self-report measures but still lacks objective evidence. The current study investigated relation between trait mindfulness (*i.e.* individual differences in the ability to be mindful in daily life) and body awareness in combining a self-report measure (Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness (MAIA) questionnaire) with analysis of the Heart Evoked Potential (HEP), which is an event-related potential reflecting the cortical processing of the heartbeat. The HEP data were collected from 17 healthy participants under five minutes of resting-state condition. In addition, each participant completed the Freiburg Mindfulness Inventory and the MAIA questionnaire. Taking account of the important variability of HEP effects, analyses were replicated with the same participants three times (in three distinct sessions). First, we found that HEP amplitude and trait mindfulness did not correlate, and this lack of association was consistently observed across the three sessions. Secondly, we observed that HEP amplitude could positively correlate with self-reported body awareness; however, this association was unreliable over time and hence should not be considered valid. Third, a strong and reliable positive correlation was found between self-reported trait mindfulness and body awareness. Taken together, these findings provide direct evidence that the HEP does not support the increased subjective body awareness in trait mindfulness. Moreover, our study provides an argument based on the HEP suggesting that perhaps objective and subjective measures of body awareness might be independent.

1. Introduction

Suggested to be at the "heart" of meditation, mindfulness has been highlighted as benefiting a variety of physical and mental disorders in reducing psychological distress and disease-related physical symptoms (Chiesa & Serretti, 2011; Fjorback, Arendt, Ørnbøl, Fink, & Walach, 2011; Goldberg et al., 2018). Over the last decade, studies attempting to describe mechanisms through which mindfulness works has increased considerably, but the research question still remains at the frontier of neurosciences. Notably, neuroimaging, behavioural and self-report evidence suggests that an enhanced body awareness could be one of the cognitive mechanisms that characterize mindfulness (Hölzel et al., 2011; Treves, Tello, Davidson, & Goldberg, 2019). Surprisingly, the enhanced body awareness hypothesis has never been investigated in the large mindfulness literature about Event Related Potential (ERP) (Verdonk, Trousselard, Canini, Vialatte, & Ramdani, 2020). However, ERP has a temporal resolution that renders the method particularly suitable for investigating the cognitive mechanism involved in the processing of bodily information (e.g., heartbeats) fluctuating at the millisecond time scale (Glass, 2001; Gore, Horovitz, Cannistraci, & Skudlarski, 2006).

Body awareness refers to the ability to feel engaged by information coming from the body and noticing subtle changes (Mehling et al., 2009). Body cues inform individuals about both their internal physiological state (interoception) and their body in relation to space and movement (exteroception) (Craig, 2002; Tuthill & Azim, 2018). Interoception has been formalized as including three distinct dissociable dimensions: (1) interoceptive *sensibility*, which refers to the degree to which the individual feels engaged by interoceptive signals, and measured by self-report questionnaires, (2) interoceptive *accuracy*, as the performance on behavioural tests of bodily signals detection (e.g., heartbeat tracking tasks), and (3) interoceptive *awareness* corresponding to metacognitive awareness of interoceptive accuracy,

and reflected in correspondence between self-report and behavioural measures (Garfinkel & Critchley, 2013; Garfinkel, Seth, Barrett, Suzuki, & Critchley, 2015).

Previous work has reported mixed evidence for the association between mindfulness and measures of interoception. Of note, one should keep in mind that here the term 'mindfulness' includes dispositional trait (*i.e.* an ability to be mindful in daily life without any practice of mindfulness), as well mindfulness intervention (e.g., program such as mindfulness-based stress reduction or mindfulness-based cognitive therapy) and long-term mindfulness practice (or equivalent meditative practice such as Vipassana, Zen, or Buddhist meditation). Most of the studies have reported that mindfulness (including mindfulness interventions and meditators) was not associated with higher interoceptive *accuracy* (Khalsa et al., 2008; Khalsa, Rudrauf, Hassanpour, Davidson, & Tranel, 2020; Melloni et al., 2013; Nielsen & Kaszniak, 2006; Otten S, 2015; Parkin et al., 2014), and two studies has showed higher interoceptive *accuracy* in long-term meditators (Daubenmier, Sze, Kerr, Kemeny, & Mehling, 2013) or after 6 months of mindfulness training (Bornemann & Singer, 2017). Conversely, mindfulness has been consistently associated with higher interoceptive *sensibility* as assessed with the Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness questionnaire (MAIA) (Bornemann, Herbert, Mehling, & Singer, 2015; Carmody & Baer, 2008; Farb et al., 2015; Hanley, Mehling, & Garland, 2017; Mehling et al., 2012).

Interestingly, ERP studies have shown that the Heartbeat Evoked Potential (HEP), brain activity in response to heartbeats, is a useful objective measure for investigating interoception. The HEP amplitude at around 200-400 ms after the ECG R-wave at the frontocentral sites has been interpreted as a central representation of cardiac signal (Gray et al., 2007; Schandry, Sparrer, & Weitkunat, 1986). The challenge researchers face when investigating the HEP is the Cardiac Field Artefact (CFA) that causes changes in the surface potentials on the scalp due to propagation of heart electrical field throughout the body. Recently, a growing number of studies

has investigated the later HEP interval around 400-600ms after the ECG R-wave, which is believed to be free of CFA (Dirlich, Dietl, Vogl, & Strian, 1998; Kern, Aertsen, Schulze-Bonhage, & Ball, 2013). Previous work has consistently shown association between HEP amplitude around 200-400 ms after the ECG R-wave and interoceptive *accuracy*: individuals who reported their heartbeats more accurately on heartbeat tracking task displayed higher HEP amplitude over frontal, central, and parietal regions compared to poorer performers (Canales-Johnson et al., 2015; García-Cordero et al., 2017; Montoya, Schandry, & Müller, 1993; Pollatos & Schandry, 2004; Schandry et al., 1986; Yuan, Yan, Xu, Han, & Yan, 2007). Yet this relation failed to be replicated with the later HEP interval around 400-600 ms after the ECG R-wave (Pollatos, Herbert, Mai, & Kammer, 2016; Schulz et al., 2015). More recently, the amplitude of later HEP interval around 400-600 ms after the ECG R-wave was reported in association with attentional focus of individuals on their heart (Mai, Wong, Georgiou, & Pollatos, 2018; Petzschner et al., 2019). Studies directly testing the relation between HEP and interoceptive *sensibility* remain scarce and provide mixed evidence: one study has showed a positive correlation between the dimension 'Not-worrying' of MAIA questionnaire (*i.e.*, tendency to ignore or distract oneself from sensations of pain or discomfort) and the later HEP interval around 400-600 ms after the ECG R-wave (Baranauskas, Grabauskaite, & Griskova-Bulanova, 2017), and one study has failed to show a relationship between this later HEP component and the Body Perception Questionnaire (Petzschner et al., 2019).

To summarize, this study was motivated by four lines of previous evidence: (1) the enhanced body awareness hypothesis in mindfulness has never been tested with ERP method (Verdonk et al., 2020); (2) mindfulness has been consistently associated with higher interoceptive *sensibility*, as assessed with the MAIA questionnaire (Bornemann et al., 2015; Carmody & Baer, 2008; Farb et al., 2015; Hanley et al., 2017; Mehling et al., 2012); (3) preliminary evidence suggests that interoceptive *sensibility* could correlate with the later HEP

interval around 400-600 ms after the ECG R-wave (Baranauskas et al., 2017); and (4) most paradigms using behavioural tests (e.g., heartbeat tracking) have failed to provide strong evidence in favour of the enhanced body awareness hypothesis in mindfulness (Treves et al., 2019). Thus, in the present investigation, we were interested in the potential link between mindfulness and the HEP, as objective measure of body awareness. Interestingly, neuroimaging and intracranial EEG studies suggest that some of the brain areas involved in mindfulness and the neural sources of HEP, particularly the insula and the prefrontal cortex, could overlap (Hölzel et al., 2011; Park et al., 2018). Based on this, we predicted that mindfulness, in particular dispositional trait (that we call 'trait mindfulness' below) could positively correlate with the HEP amplitude. In addition, we assessed the correlation between the interoceptive *sensibility*, as assessed with the MAIA questionnaire, and the later HEP interval in order to replicate aforementioned preliminary results (Baranauskas et al., 2017). For these purposes, we asked participants to complete self-report questionnaires to assess trait mindfulness and interoceptive *sensibility*, and then we recorded their EEG and ECG signals during five minutes of resting-state. We collected resting-state data because literature has shown that cardiac interoceptive tasks mostly fail to link mindfulness and interoception (Khalsa et al., 2008; Khalsa et al., 2020; Melloni et al., 2013; Nielsen & Kaszniak, 2006; Otten S, 2015; Parkin et al., 2014), and such cognitive tasks may make the study of individual differences more challenging (Hedge, Powell, & Sumner, 2018). Lastly, considering the important variability of HEP effects in previous studies that were exclusively cross-sectional, we replicated our experiment with the same participants three times, in three distinct experimental sessions separated by five weeks. We used this design to assess within-individual spatio-temporal reliability of HEP effect over time, if any, and also for providing reliable evidence to answering our question: "Is the HEP a relevant biomarker of increased interoceptive *sensibility* in trait mindfulness ? ".

Here, we show three main findings suggesting that HEP amplitude is a weak or even irrelevant biomarker of increased interoceptive *sensibility* in trait mindfulness: (1) HEP amplitude and trait mindfulness do not correlate, and this lack of association is reliable over time; (2) HEP amplitude may positively correlate with interoceptive *sensibility*, but this association is unreliable across repeated measures and hence should not be considered valid; and (3) trait mindfulness and interoceptive *sensibility* positively correlate, and the strong association is reliable over time.

2. Method

2.1. Participants

Twenty-five volunteers were recruited from the French armed forces biomedical research institute (Brétigny-sur-Orge, France). The only criterion for inclusion was age (between 18 and 60 years). There was no exclusion criterion. After the three experimental sessions, datasets related to eight participants were discarded: two of them due to identification of pathological ECG signals (ventricular extrasystols), one of them because of history of epilepsy, two of them due to equipment failure in at least one experimental session, and three participants did not complete the totality of experimental sessions. Data from the remaining 17 participants (mean age: 42 years old, SD: 12; 11 females-65%) repeatedly collected in three experimental sessions (in total 51 datasets) were analysed.

2.2. Procedure

The three experimental sessions were conducted by the same two investigators, with an average interval between sessions of 36 days (SD: 16). The procedure was identical between sessions, in particular participants were studied at the same time of the day over the three sessions (10 participants had the recordings on the morning, and 7 participants had the recordings on the afternoon). Participants initially completed two self-report questionnaires: (1) the Freiburg Mindfulness Inventory (FMI) (Trousselard et al., 2010; Walach, Buchheld, Buttenmüller, Kleinknecht, & Schmidt, 2006), and (2) the MAIA questionnaire (Mehling et al., 2012). Afterwards, EEG and ECG signals were recorded during five minutes of resting-state. To this end, participants were in a quiet room in the darkness seated in a comfortable chair, and they had to keep eyes closed with only instructions.

2.3. Measures

2.3.1. Trait mindfulness

The 14-item FMI measures dispositional trait mindfulness by indexing facets of Presence (*i.e.* being aware of all experiences in the present moment) and Non-judgemental acceptance (*i.e.* understanding that things are not necessarily how one wishes them to be). This questionnaire is semantically independent from a meditation context and it is applicable to all population groups, in particular to those with no practice of mindfulness meditation. The questionnaire is scored using a four-point scale, with responses ranging from 1 (rarely) to 4 (almost always). A total mindfulness score was computed by adding the rating for all items, except for the 13th item which was reversely scored (Trousselard et al., 2010; Walach et al., 2006). The questionnaire demonstrated good level of internal consistency in our sample in the three experimental sessions (Cronbach's > .86, see Supplementary Table 1 for summary of psychometric data).

2.3.2. Interoceptive *sensibility*

The 32-item MAIA questionnaire measures eight facets of body awareness: (1) Noticing: awareness of uncomfortable, comfortable, and neutral body sensations; (2) Not-distracting: tendency to ignore or distract oneself from sensations of pain or discomfort; (3) Not-worrying: emotional distress or worry with sensations of pain or discomfort; (4) Attention regulation: ability to sustain and control attention to body sensation; (5) Emotional Awareness: awareness of the connection between body sensations and emotional states; (6) Self-regulation: ability to regulate psychological distress by attention to body sensations, (7) Body listening: actively listens to the body for insight, and (8) Trusting: experiences one own's body as safe and trustworthy (Mehling et al., 2012). The questionnaire is scored using a six-point scale, with

responses ranging from 0 (never) to 5 (always). For each of the eight subscales, the score was counted by averaging the scores of items belonging to each subscale (items 5, 6, 7, 8 and 9 were reversed). A total score for the MAIA questionnaire was computed by summing the eight subscales' score (Mehling et al., 2012). The questionnaire demonstrated good level of internal consistency in our sample in the three experimental sessions (Cronbach's > .87, see Supplementary Table 1 for summary of psychometric data).

2.3.3. HEP

Electroencephalogram (EEG) was recorded using a 64-channels (extended 10-20 system) EEG system (Active-View, BioSemi®). Electrocardiogram (ECG) was recorded using external electrodes of the acquisition system that were placed according to an Einthoven lead III configuration. The vertical and horizontal eye-movements (electro-occulogramm) were monitored by external electrodes above and below the left eye and from the outer canthi of both eyes, respectively. During the recording, the data were acquired at 2048 Hz and was band-pass filtered between 0 and 100 Hz. It should be noted that with this system electrophysiological data are originally recorded with a specific electrode as reference (the CMS electrode). In offline processing, during EEG and ECG data import, we selected the common average as new reference.

EEG and ECG data were processed using Matlab 2018b (Mathworks®) custom scripts and the toolbox EEGLAB (version 14.1.1b; Delorme & Makeig, 2004) for data preprocessing including referencing and Independent Component Analysis (ICA).

EEG data were filtered offline using a band-pass filter set between 0.3 to 30 Hz. Of note, recent work has suggested that higher cutoff frequencies might cause artefact in the ERP analysis (Tanner, Morgan-Short, & Luck, 2015). After band-pass filtering the data were downsampled to 256 Hz. Cardiac R-wave events were detected for every heartbeat in the

downsampled ECG using an modified Pan-Tompkins algorithm (written by Sedghamiz (2014) and available on Mathworks website; Pan & Tompkins, 1985). Afterwards, ECG data were visually inspected to assure that the R wave peaks were correctly detected.

EEG data were epoched with the R-wave event as temporal reference, from -100 ms to 650 ms after R-wave. The time window of interest for statistical analysis was set to 200-650 ms after R-wave based on previous studies. The chosen onset (200 ms) and offset (650 ms) for the time window of interest correspond to the earliest and latest time points respectively at which HEP effects have previously been reported (García-Cordero et al., 2017; Petzschner et al., 2019). Epochs were rejected if the voltage exceeded ± 50 μV in any of the channels. After artefact rejection, we included, on average, 336 epochs (SD: 118) per participant in the ERP analysis. The number of included epochs did not differ significantly between the Session 1 (mean: 335, SD: 109), the Session 2 (mean: 326, SD: 101) and the Session 3 (mean: 347, SD: 146) ($F_{(2,32)} = 0.508$, $p = 0.61$). Epochs were not baseline-corrected because the time window right before the R-wave, which is usually used for baseline correction, could potentially overlap with late components of the HEP that have been reported up to 600 ms after R-wave (Petzschner et al., 2019; Schulz et al., 2015).

The CFA represents a critical challenge for researchers who investigate the HEP, because it is intrinsically amplified since the HEP computation relies on synchronization and averaging of EEG signal on cardiac R-wave event (Dirlich et al., 1998; Kern et al., 2013). We used ICA to correct for the CFA by removing the independent components (most often two, maximum three) whose timing and topography (occurring during QRS and T waves) over trials (similar across trials) resembled the characteristics of the CFA.

2.4. Data analyses

2.4.1. Self-report measures of trait mindfulness and interoceptive *sensibility*

Multivariate analyses were performed to replicate the positive correlation between trait mindfulness and interoceptive *sensibility* that has been reported in previous studies (Hanley et al., 2017; Mehling et al., 2012). Because we were interested in investigating mindfulness and interoceptive sensibility as psychological *traits*, which are therefore supposed to be relatively stable over time (Mehling et al., 2009; Sauer et al., 2013), we also tested whether self-report measures are stable across the three experimental sessions.

For these purposes, we used both standard statistical tests and Bayesian equivalents to extend insight and guiding interpretation of significance (p values), according to likely the alternative hypothesis is versus the null. Indeed, a disadvantage of null hypothesis significance testing is that non-significant p values (e.g., when reporting no time effect on repeated self-report measures) cannot be interpreted as support for the null hypothesis (Rouder, Speckman, Sun, Morey, & Iverson, 2009; Wagenmakers et al., 2018). To circumvent this issue and confirm whether the potential non-significant findings reported represent support for the null hypothesis, we calculated the Bayes factor (BF): specifically, we computed the log scale of BF_{10} (noted $\log(BF_{10})$) that can be easily interpreted such that a negative value indicates support for the null hypothesis, whereas a positive value indicates evidence in favour of the alternative hypothesis (see Supplementary Table 2 for an interpretation scale of $\log(BF_{10})$; Jeffreys, 1961). Data were analysed in JASP (version 0.11.1, https://jasp-stats.org/). For the Bayesian analyses, we used the default JASP priors (correlation: stretched beta prior widths of 1; repeated measures ANOVA: r scale fixed effects of 0.5, r scale random effects of 1, and r scale covariates of 0.354), and our model was compared to the null model for Bayesian repeated measures ANOVA (Wagenmakers et al., 2018). Standard and Bayesian ANOVA were performed with the experimental condition as a within-participants factor.

2.4.2. HEP amplitude

HEP data were analysed using Matlab 2018b custom scripts and the toolbox Fieldtrip (version 20200701; Oostenveld, Fries, Maris, & Schoffelen, 2011).

HEP literature is characterized by a considerable spatio-temporal variability of HEP features, including topography and latency that have been reported in frontal, central as well parietal electrodes, and between 200 ms and 650 ms after cardiac R-wave event. Such a variability of HEP features might explain part of the various different HEP effects reported in previous studies, and thus calls into question the reliability of the HEP as a biomarker of interoception. Therefore, we also tested the reliability of the HEP computation across our three experimental conditions in using the same acquisition parameters, artifact reduction, and processing pipelines.

On the basis of aforementioned arguments, we cannot make any prior assumption about the topography and the latency of a potential difference in HEP amplitude between our three experimental conditions. To circumvent this issue, we used an exploratory and non-parametric approach named 'non-parametric cluster permutation' to compare the HEP waveforms between the three experimental conditions. This biologically inspired technique enables the comparisons between sessions in all electrodes at each time point in providing a straightforward way to solve the multiple comparisons problem. The main idea behind the method is that if an effect is biologically relevant, it will be robust in a cluster of neighbouring electrodes and time points. In addition, the method tests the significance of the effect by comparing the actual statistical result for each comparison against a distribution of the statistical values obtained by comparing the same data points after shuffling or randomly allocating them to the three sessions (Maris, 2012; Maris & Oostenveld, 2007). In order to find the clusters, the following steps are taken: (1) statistics of paired t-tests (in this case between experimental conditions, two-by-two) for each of the samples in the spatio-temporal data structure; (2) threshold these sample-specific

statistics by its p-value ($p < .05$); (3) find neighbouring data points that *(i)* exceed the threshold and *(ii)* have the same sign; (4) calculate the cluster-level statistics by taking the sum of the t-statistics; (5) take the maximum of the cluster-level statistics; and (6) evaluate this maximum under its permutation distribution. The permutation distribution was derived from the statistical values of dependent t-tests, based on 2000 random permutations of HEP data with respect to the experimental session. The threshold for the inclusion in the cluster was set at 0.05. The cluster permutation was run considering the spatial (electrodes) and temporal dimensions (time-points). We considered electrodes with a distance of less than 5 cm as neighbours (yielding on average 4.7 neighbours per electrode) (Luft & Bhattacharya, 2015).

2.4.3. Association between self-report measures and HEP amplitude

The association between self-report measures and HEP amplitude was analysed using Matlab 2018b custom scripts, and the toolbox Mass Univariate ERP Toolbox (Groppe, Urbach, & Kutas, 2011) that included additional functions with patches for Pearson correlation (Baranauskas et al., 2017) .

Investigating the relation between psychological traits and HEP amplitude had two objectives: (1) testing relationship between the trait mindfulness and the HEP for providing evidence for or against the enhanced body awareness hypothesis in mindfulness (Hölzel et al., 2011; Verdonk et al., 2020); and (2) replicating a recent work that has showed a positive correlation between interoceptive *sensitivity* as assessed with the MAIA questionnaire, specifically the dimension 'Not-worrying' (*i.e.*, tendency to ignore or distract oneself from sensations of pain or discomfort), and the later HEP interval around 400-600 ms after the ECG R-wave (Baranauskas et al., 2017).

Here, we used non-parametric cluster permutation approach that was described in the previous section, except that Pearson correlation analysis (between score of self-report measure

and HEP amplitude) replaced paired t-test at the step (1). The permutation distribution was based on random permutations of HEP data with respect to score of self-report measure.

In the case of a cluster was revealed in a given session, even though it did not survive permutation test, we tested its reliability in the two other experimental sessions. For this purpose, we computed correlation between the score of self-report measure and the average HEP amplitude (avHEP). The avHEP was to the average signal calculated across electrodes x time points that were included in the original cluster. Of note, measuring the mean voltage over a given time window limits impact of epoch-to-epoch latency variability of the HEP (Clayson, Baldwin, & Larson, 2013). To summarize, the reliability of a given cluster was investigated by testing correlations between the score of self-report measure and avHEP in the three experimental sessions.

3. Results

3.1. Correlation between measures of trait mindfulness and interoceptive *sensibility*

We found extreme evidence for positive correlation between trait mindfulness and interoceptive *sensibility*, and we replicated this result in the three experimental sessions ($r \geq 0.80$, $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) \geq 5.73$; Figure 1). Specifically, we found strong to extreme evidence for a positive correlation between the mindfulness dimensions of *Presence* and *Non-judgmental acceptance* and the interoceptive sensibility dimensions of *Body listening* ($r \geq 0.60$, $p \leq 0.05$, $\log(BF_{10}) \geq 1.80$) and *Trusting* ($r \geq 0.57$, $p \leq 0.05$, $\log(BF_{10}) \geq 1.47$), and results were replicated in the three experimental sessions (Supplementary Table 1). In addition, we found moderate to extreme evidence for a positive correlation between the mindfulness dimension of *Presence* and interoceptive sensibility dimension of *Noticing* ($r \geq 0.52$, $p \leq 0.05$, $\log(BF_{10}) \geq 0.96$), and between the mindfulness dimension of *Non-judgmental acceptance* and interoceptive sensibility dimensions of *Attention regulation* ($r \geq 0.58$, $p \leq 0.05$, $\log(BF_{10}) \geq 1.49$) and *Self-regulation* ($r \geq 0.56$, $p \leq 0.05$, $\log(BF_{10}) \geq 1.30$). The Supplementary Table 3 summarizes the statistics of correlation analyses.

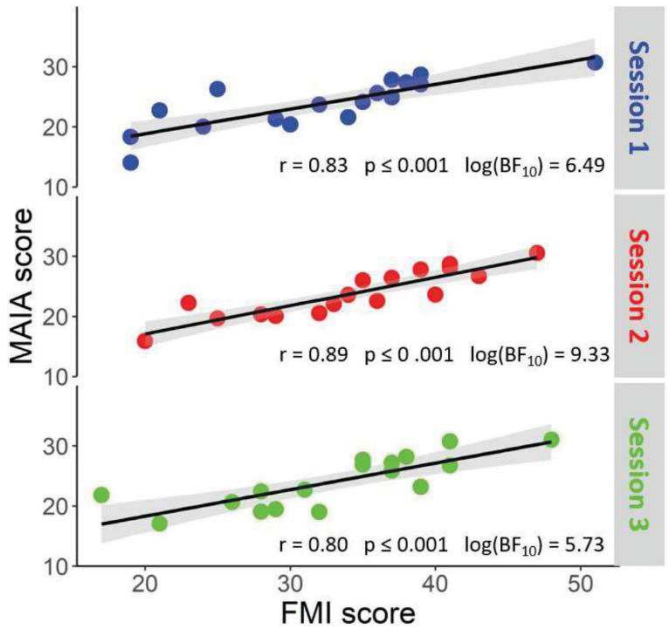


Figure 1 - Correlation between trait mindfulness assessed with the Freiburg Mindfulness Invetory (FMI) and interoceptive *sensibility* assessed using the Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness (MAIA) questionnaire, in the three experimental sessions. The black line indicates the linear fit including the 95% confidence bounds (shaded area).

3.2. Steadiness of self-report measures across experimental sessions

We found very strong evidence for stability over time of interoceptive *sensibility* ($F_{(2,32)}$ = 0.18, p = 0.84, $\log(BF_{10})$ = -1.78; Supplementary Table 1). All dimensions of interoceptive *sensibility* showed strong to very strong evidence for stability across the three experimental sessions ($p \geq 0.39$, $\log(BF_{10}) \leq -1.21$). We found anecdotal evidence for stability over time of trait mindfulness ($F_{(2,32)}$ = 2.47, p = 0.10, $\log(BF_{10})$ = -0.22). Notably, the dimension *Non-judgmental acceptance* did not show evidence for stability over time even though standard

statistical tests were above significance ($F_{(2,32)}$ = 2.82, p = 0.07, $\log(BF_{10})$ = 0.01). On the contrary, the dimension *Presence* showed strong evidence for stability across the three experimental sessions ($F_{(2,32)}$ = 1.13, p = 0.34, $\log(BF_{10})$ = -1.09). The Supplementary Table 1 summarizes the statistics that inform the steadiness of self-report measures across experimental sessions.

3.3. Reliability of HEP across experimental sessions

The HEP grand averages obtained in the three experimental sessions and the corresponding ECG averages are depicted in Figure 2. In most electrode positions, we found an ERP which occurred between 200 and 400 ms after the R-peak and which resembled the HEP in terms of waveform. It should be noted that HEP features (*i.e.* latency, polarity and morphology) widely varied across electrode positions but remained reliable across the three experimental sessions. Specifically, over anterior region (Fpz, Fp1, Fp2, AF7, AF8, AFz, AF3, AF4, Fz, F1, F2, F3, F4, F5, F6, F7, F8), the HEP contained a negative sharp peak. In contrast, the HEP appeared as a relatively broad waveform with a positive mean activity over posterior region (Pz, P1, P2, P3, P4, P5, P6, P7, P8, P9, P10, POz, PO3, PO7, PO4, PO8, O1, Oz, O2, Iz). Finally, over central region (FCz, FC1, FC2, FC3, FC4, FC5, FC6, FT7, FT8, Cz, C1, C2, C3, C4, C5, C6, T7, T8, CPz, CP1, CP2, CP3, CP4; CP5, CP6, TP7, TP8) the HEP was not easily identifiable.

Cluster-based permutation tests did not show any significant cluster where HEP amplitude differed between experimental sessions. In other words, we did not find any significant variability of HEP amplitude across the three experimental sessions. The most significant cluster, which did not survive permutation test, showed more positive HEP amplitude in Session 2 compared to Session 3, between 423 ms and 443 ms after the cardiac R-wave event, at electrodes Cz, C2, CP2 and CP4. There was no difference in the ECG waveform

between the two conditions (t-tests performed over each time point yield no significant results) (see Supplementary Figure 1).

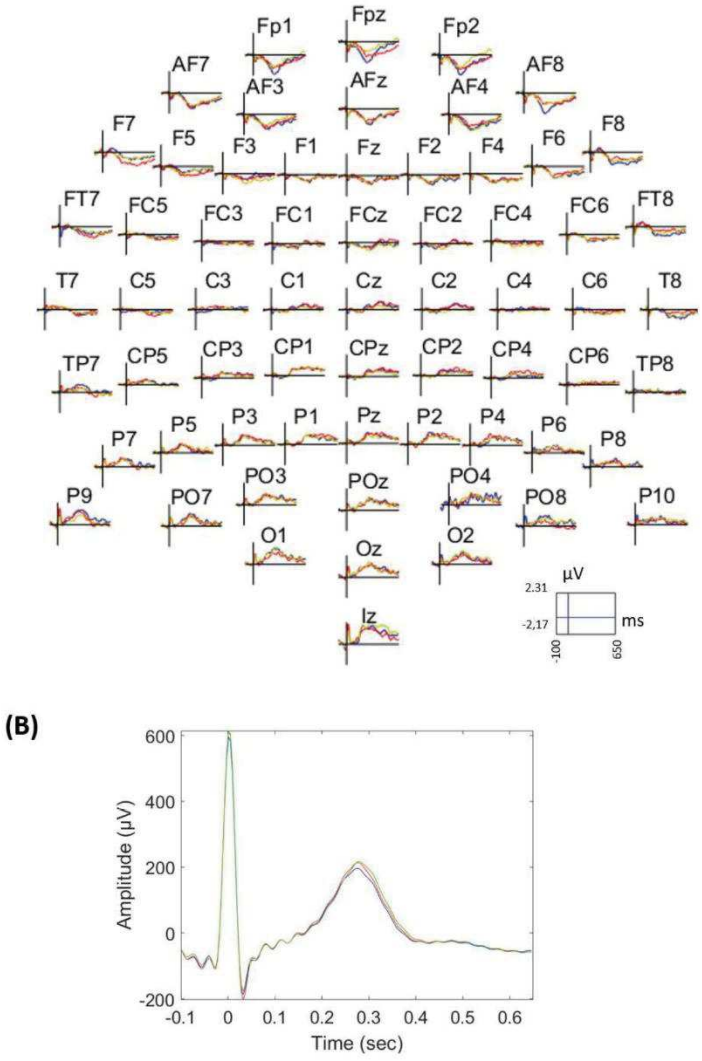


Figure 2 - (A) Topographical representation of grand-averaged HEP waveform in Session 1 (blue), Session 2 (red), and Session 3 (green). (B) Averaged, epoched ECG signal in the same time window depicted for the HEP, using the same colour code for the three experimental sessions. Time is indicated with respect to the timing of the R-wave event.

3.4. Association between trait mindfulness and HEP amplitude

In the three experimental sessions, cluster-based permutation tests did not result in any significant correlation clusters between HEP amplitude and mindfulness dimensions of *Presence* and *Non-judgmental acceptance* (Session 1: $p = 1$ and $p = 0.71$, respectively; Session 2: $p = 0.91$ and $p = 1$, respectively; Session 3: $p = 0.06$ and $p = 0.38$, respectively).

In Session 1, the most significant cluster, which did not survive permutation test, showed a negative correlation between the dimension *Non-judgmental acceptance* and the avHEP ($r = -0.63$, $p \leq 0.01$, $\log(BF_{10}) = 2.12$; upper part of Figure 3). This negative correlation failed to be replicated in the two other experimental sessions (Sessions 2 and 3), with anecdotal to moderate evidence in favour of the null hypothesis (Session 2: $r = 0.24$, $p = 0.36$, $\log(BF_{10}) = -0.82$; Session 3: $r = -0.37$, $p = 0.15$, $\log(BF_{10}) = -0.22$).

In Session 2, the most significant cluster showed a positive correlation between the dimension *Presence* and the avHEP ($r = 0.79$, $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 5.25$; middle part of Figure 3). This positive correlation was successfully replicated in Session 3 with very strong evidence ($r = 0.60$, $p \leq 0.01$, $\log(BF_{10}) = 1.82$), but not in Session 1 where we found strong evidence in favour of the null hypothesis ($r = 0.07$, $p = 0.78$, $\log(BF_{10}) = -1.17$).

In Session 3, the most significant cluster showed a negative correlation between the dimension *Presence* and the avHEP ($r = -0.68$, $p \leq 0.01$, $\log(BF_{10}) = 2.99$; lower part of Figure 3). This negative correlation failed to be replicated in the two other experimental sessions (Sessions 1 and 2), with moderate evidence in favour of the null hypothesis (Session 1: $r = -0.22$, $p = 0.39$, $\log(BF_{10}) = -0.86$; Session 2: $r = 0.31$, $p = 0.23$, $\log(BF_{10}) = -0.54$).

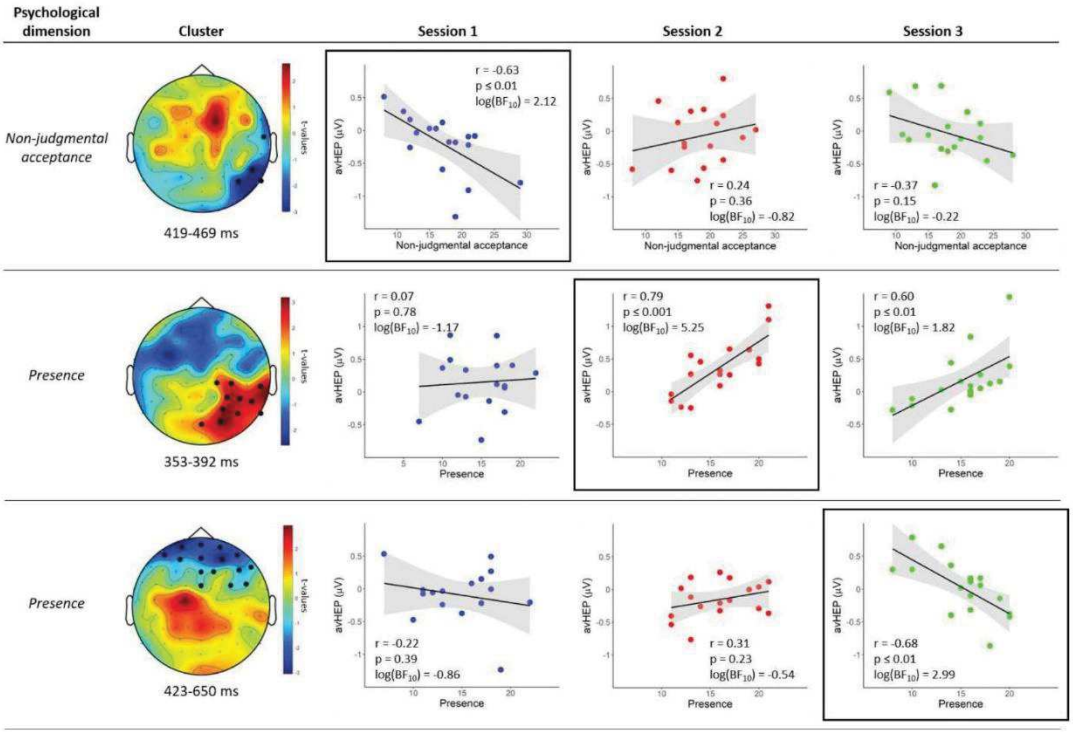


Figure 3 - Description of the most significant clusters that were revealed but did not survive permutation test when testing correlation between trait mindfulness and HEP amplitude. The left column shows mindfulness dimension that was most correlated with HEP signal. The scalp map represents topography of t-statistics related to Pearson correlation in the cluster time window relative to the ECG R-wave event. Electrodes that remained significant during the whole cluster time window are highlighted with dark dots. In the right panel, scatterplots depict correlation between the mindfulness dimension and the average HEP signal calculated across electrodes x time points included in the cluster, for the session that revealed the cluster (black square) and the two other experimental sessions. The solid line indicates the linear fit including the 95% confidence bounds (shaded area).

3.5. Association between interoceptive *sensibility* and HEP amplitude

In Session 3, cluster-based permutation test indicated presence of a significant correlation between the interoceptive sensibility dimension *Noticing* and HEP amplitude (permutation's conventional $p \leq 0.01$), between 459 ms and 650 ms after the cardiac R-wave event, over the medial and parietal areas (Figure 4 (A) and (B)). Moreover, we found extreme evidence for positive correlation between the dimension *Noticing* and the avHEP computed across electrodes x time points included in the original cluster ($r = 0.77$, $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 4.81$; Figure 4 (D)). However, this positive correlation was not observed in the two other experimental sessions (Sessions 1 and 2), with anecdotal to strong evidence in favour of the null hypothesis (Session 1: $r = 0.40$, $p = 0.11$, $\log(BF_{10}) = -0.05$; Session 2: $r = -0.21$, $p = 0.42$, $\log(BF_{10}) = -0.91$; Figure 4 (E) and (F)).

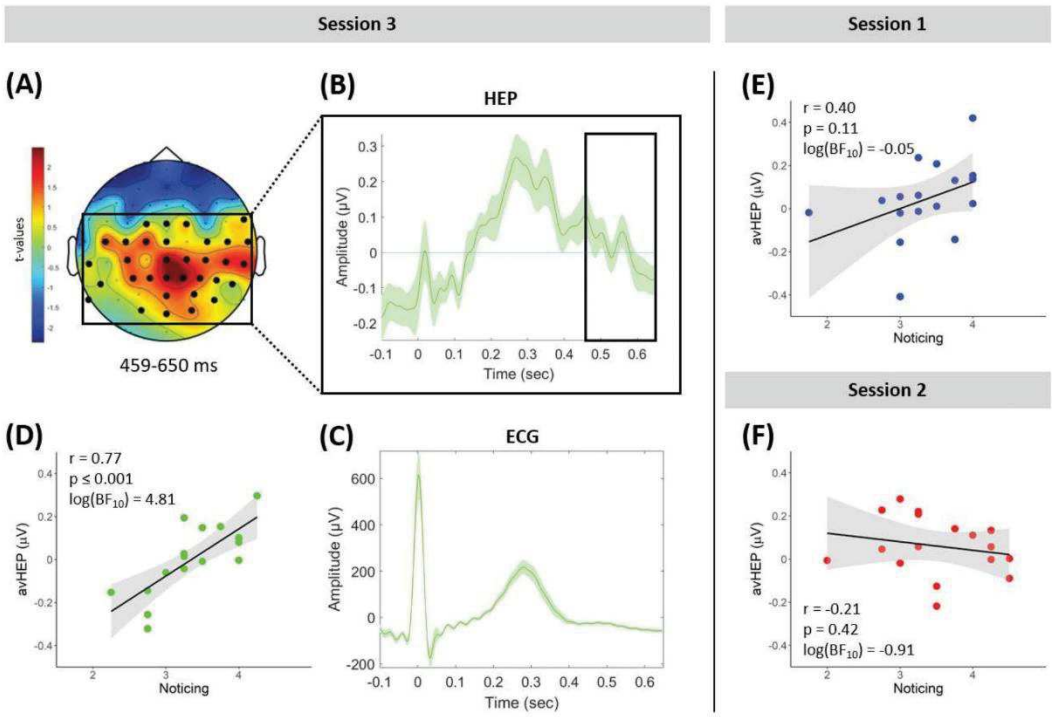


Figure 4 - (A) Scalp map of t-statistics in the cluster time window where a significant correlation was found between the dimension *Noticing* of interoceptive sensibility and HEP amplitude, in Session 3. Electrodes that remained significant during the whole cluster time window are highlighted with dark dots. (B) Grand-averaged HEP waveform computed across electrodes that were included in the cluster. The black square marks the time window of significant correlation (between 459-650 ms after R-wave event). (C) Averaged, epoched ECG signal in the same time window depicted for the HEP. For figures (B) and (C): time is indicated with respect to the timing of the R-wave event, and shaded error bars indicate 95% confidence intervals for the grand average. (D), (E) and (F) Scatterplots depict correlation between the dimension *Noticing* and the average HEP signal calculated across electrodes x time points included in the original cluster, for the session that revealed the cluster (left panel) and the two other experimental sessions (right panel). The solid line indicates the linear fit including the 95% confidence bounds (shaded area).

In the two other experimental sessions (Session 1 and Session 2), cluster-based permutation tests did not result in any significant correlation clusters between HEP amplitude and all dimensions of interoceptive sensibility (Session 1: for *Noticing* p value = 0.25, for *Not-distracting* p value = 0.36, for *Not-worrying* p value = 1, for *Attention regulation* p value = 0.88, for *Emotional awareness* p value = 1, for *Self-regulation* p value = 1, for *Body listening* p value = 0.66, and for *Trusting* p value = 1; Session 2: for *Noticing* p value = 0.79, for *Not-distracting* p value = 1, for *Not-worrying* p value = 0.28, for *Attention regulation* p value = 1, for *Emotional awareness* p value = 1, for *Self-regulation* p value = 1, for *Body listening* p value = 0.77, and for *Trusting* p value = 0.96).

In Session 1, the most significant cluster, which did not survive permutation test, showed a positive correlation between the dimension *Noticing* and the avHEP ($r = 0.60$, $p \leq 0.05$, $\log(BF_{10}) = 1.80$; upper part of Figure 5). This positive correlation was successfully replicated in Session 3 with moderate evidence ($r = 0.49$, $p \leq 0.05$, $\log(BF_{10}) = 0.67$), but not in Session 2 where we found moderate evidence in favour of the null hypothesis ($r = -0.28$, $p = 0.28$, $\log(BF_{10}) = -0.65$).

In Session 2, the most significant cluster showed a negative correlation between the dimension *Not-worrying* and the avHEP ($r = -0.65$, $p \leq 0.01$, $\log(BF_{10}) = 2.45$; lower part of Figure 5). This negative correlation failed to be replicated in the two other experimental sessions (sessions 1 and 3), with strong evidence in favour of the null hypothesis in Session 1 ($r = 0.04$, $p = 0.88$, $\log(BF_{10}) = -1.19$), and moderate evidence in favour of a positive correlation between dimension *Not-worrying* and avHEP in Session 3 ($r = 0.27$, $p = 0.15$, $\log(BF_{10}) = 0.70$).

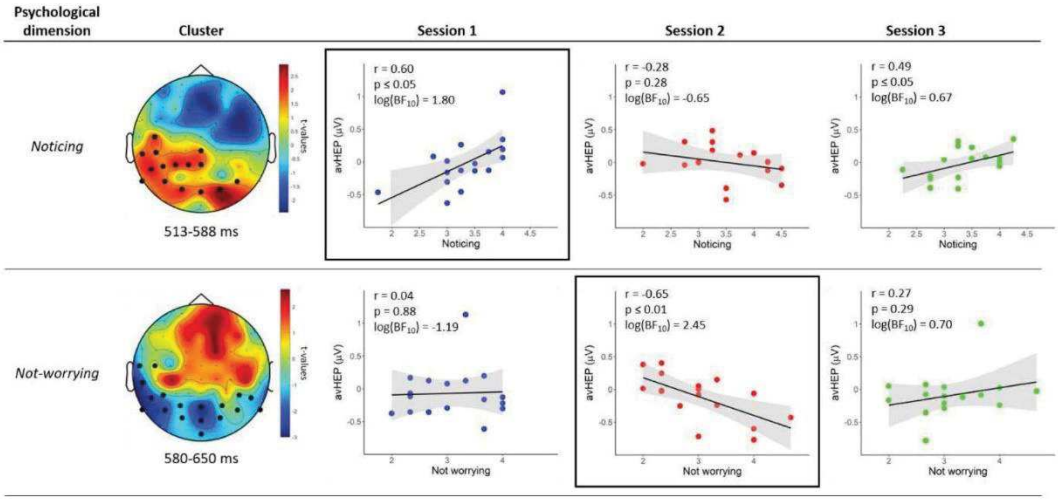


Figure 5 - Description of the most significant clusters that were revealed but did not survive permutation test when investigating correlation between self-report interoceptive sensibility and HEP amplitude. The left column shows psychological dimension that was most correlated with HEP signal. The scalp map represents topography of t-statistics related to Pearson correlation in the cluster time window relative to the ECG R-wave event. Electrodes that remained significant during the whole cluster time window are highlighted with dark dots. In the right panel, scatterplots depict correlation between the psychological dimension and the average HEP signal (avHEP) calculated across electrodes x time points included in the cluster, for the session that revealed the cluster (black square) and for the two other experimental sessions. The solid line indicates the linear fit including the 95% confidence bounds (shaded area).

4. Discussion

The HEP does not index the increased subjective body awareness associated with trait mindfulness

The first major observation of the present study is that HEP amplitude and trait mindfulness do not correlate. Collecting HEP data under resting-state condition and assessing trait mindfulness with the FMI, we did find any significant correlation clusters between HEP amplitude and mindfulness dimensions of *Presence* and *Non-judgmental acceptance*. That lack of association is reliable since it was consistently observed across the three repeated measurements. This finding shows that the enhanced body awareness hypothesis in mindfulness (Hölzel et al., 2011; Verdonk et al., 2020) is not supported by the HEP. Furthermore, we observed that HEP amplitude could positively correlate with interoceptive *sensibility* when the latter is assessed with the MAIA questionnaire. However, and more importantly, we provide evidence that this association is unreliable and hence should not be considered valid. Indeed, the significant correlation we highlighted between later HEP interval and interoceptive *sensibility* did not involve the same MAIA subscale than the previous study (*Noticing* vs *Not-worrying* subscale, respectively; Baranauskas et al., 2017). In addition, we failed to replicate the present correlation within the group of participants across repeated measurements. Taken together, these findings demonstrate the lack of reliable association between HEP amplitude and interoceptive *sensibility*.

Our insights have implications for mindfulness-based programs that would strive to train interoceptive processes by using new advanced tools such as neurofeedback. Mindfulness-based programs are increasingly investigated with a mechanistic focus on how they might improve mental health and well-being, in particular through enhanced awareness of interoceptive signals (Farb et al., 2015). Briefly, neurofeedback aims to train individuals to

control their brain activity in specific brain regions or networks using real-time signals from their own brain (e.g., EEG signal; Sitaram et al., 2017). Neurofeedback has already been used in mindfulness research to aid training and examine attention, memory or emotion regulation (Gil et al., 2018; Herwig et al., 2019; Zhigalov, Heinilä, Parviainen, Parkkonen, & Hyvärinen, 2019). Training the cognitive process of body awareness using neurofeedback requires a reliable biomarker to inform on how effectively the cognitive process is trained. First and foremost, to be relevant as a candidate biomarker in mindfulness-based programs, the HEP must be associated with mindfulness measure. Here we provide direct and reliable evidence against the association between HEP amplitude and trait mindfulness. Second, to be useful as a progress biomarker for training interoceptive processes, the HEP must be robust to reflect current interoceptive *sensibility*, as assessed with the MAIA questionnaire. The present findings show that association between HEP amplitude and interoceptive *sensibility* is not to be trusted. In summary, the current study provides empirical evidence that HEP amplitude is a weak or even irrelevant biomarker of interoceptive level for neurofeedback in mindfulness-based programs. However, it should be noted that the signal amplitude represents only one possible feature of HEP waveform. We suggest that future studies should exploit the high dimensionality inherent in ERP data to improve the relevance of HEP as a biomarker for neurofeedback (Enriquez-Geppert, Huster, & Herrmann, 2017; for an example with another event-related brain potential, the P300, see Allison, Kübler, & Jin, 2020).

In the present study we computed the HEP under condition of physiological rest, *i.e.* without any experimentally-induced cardiac manipulation. As a consequence, the HEP so computed probably fails to inform an important characteristic of the cardiac system: that it dynamically responds to continuous perturbations in daily life environment (e.g., increased heart rate when climbing stairs, facing emotionally-relevant situations, etc.). It has been shown that cardiac interoceptive *accuracy* (performance on heartbeat tracking tasks) is quite poor

when measured at rest, with only about 35% of individuals typically able to accurately perceive their cardiac sensations (Herbert, Ulbrich, & Schandry, 2007; Khalsa et al., 2008). These findings suggest that under resting conditions most individuals do not actually sense their heartbeat sensations, regardless of their self-report. Interestingly, pharmacological manipulation of cardiac arousal, via the administration of a compound that modulates sympathetic nervous system (e.g., the isoproterenol) provides an attractive experimental framework for further investigations of the HEP. In particular, this paradigm has the advantage of a maskable manipulation of cardiac arousal (including placebo condition) that allows for measurements of responding bias and assessment during physiological resting states (Hassanpour et al., 2018; Khalsa, Rudrauf, Sandesara, Olshansky, & Tranel, 2009).

Contrary to the physiological measure of HEP, self-reported body awareness is strongly correlated with trait minfulness

We further observed a strong positive correlation between self-reported interoceptive *sensibility* and trait mindfulness as assessed with the MAIA questionnaire and the FMI, respectively. The association between the two measures was consistently observed with the same strength across the three repeated measurements, making it particularly robust. Previous work has demonstrated that interoceptive *sensibility* correlates with trait mindfulness when the latter is assessed with the Five Facets Mindfulness Questionnaire (Bornemann & Singer, 2017; Carmody & Baer, 2008; Hanley et al., 2017; Mehling et al., 2012). The present finding is complementary to the previous work by extending evidence to another well-established mindfulness questionnaire, that is, the FMI. Interestingly, the FMI has the advantage to be semantically independent of a meditation context, and therefore it is of particular interest when investigating trait mindfulness in individuals without any mindfulness meditation practice (Trousselard et al., 2010; Walach et al., 2006). Of note, the FMI is a short questionnaire that

includes 14 items whereas the Five Facets Mindfulness Questionnaire is composed by 39 items, making the former particularly attractive for an efficient field research. The correlation we highlighted using the FMI was higher than that previously reported with the FFMQ, thus suggesting that dimensions of *Presence* and *Non-judgemental acceptance* might play a crucial role in the shaping of body awareness in mindfulness. In particular, mindfulness dimensions of *Presence* and *Non-judgemental acceptance* were both strongly correlated with interoceptive sensibility dimensions of *Body listening* and *Trusting*. Interestingly, relation between mindfulness and *Body listening* means that mindful individuals actively listen to their body for insight. Such an intentional, deliberate attitude may be implemented by the cognitive mechanism of self-regulation of attention that has been proposed to characterize mindful functioning (Hölzel et al., 2011). Recently, we proposed that self-regulating attention to the body could facilitate the conscious processing of bodily information, thus leading to an enhanced body awareness in mindfulness (Verdonk et al., 2020). Furthermore, relation between mindfulness and *Trusting* (*i.e.* experiences one's body as safe and trustworthy) corroborates part of behavioural evidence from previous research. Indeed, in heartbeat tracking tasks, mindfulness has been reported to be associated with high self-report confidence in task performance, although objective performance was low. In other words, mindful individuals were more confident in their performance than non-minful individuals, but they did not report their heartbeats more accurately (Khalsa et al., 2008; Parkin et al., 2014). Taken together, these findings suggest that confidence mindful participants report may result only from trust they have in their bodily information, regardless whether or not their response meets task instructions.

The present findings also raise questions about the independence between objective and subjective measures of interoception. Objective measures of cardiac interoception, *i.e.* the interoceptive *accuracy* (performance on heartbeat tracking task) and the HEP amplitude

(around 200-400 ms after the ECG R-wave) have been consistently reported to be associated (Canales-Johnson et al., 2015; García-Cordero et al., 2017; Mai et al., 2018; Montoya et al., 1993; Pollatos & Schandry, 2004; Schandry et al., 1986; Yuan et al., 2007). On the other hand, previous research and the present study support that subjective assessment of interoception does not correspond to objective measures. Indeed, mindfulness has been consistently associated with higher interoceptive *sensibility* (Bornemann et al., 2015; Carmody & Baer, 2008; Farb et al., 2015; Hanley et al., 2017; Mehling et al., 2012), but not with higher interoceptive *accuracy* (Khalsa et al., 2008; Khalsa et al., 2020; Melloni et al., 2013; Nielsen & Kaszniak, 2006; Otten S, 2015; Parkin et al., 2014). Similarly, we here provide empirical evidence that trait mindfulness correlates with interoceptive *sensibility*, but not with HEP amplitude. In addition, our findings demonstrate the lack of association between interoceptive *sensibility* and HEP amplitude. To summarize, our study provides an electrophysiological argument based on the HEP about the lack of relationship between subjective and objective measures of body awareness. The model of interoception, which was described in introduction, differentiates between subjective and objective measures as they inform about dissociable dimensions of interoception (interoceptive *sensibility* and interoceptive *accuracy*, respectively; Garfinkel & Critchley, 2013). Empirical support for this model has demonstrated that interoceptive *sensibility* is independent of interoceptive *accuracy* (Garfinkel et al., 2015). These findings might indicate that subjective general sensibility for internal bodily signals does not account for objective processing of bodily signals. Further investigations are necessary to understand psychological and physiological mechanisms of this independence, in order to elucidate the origin of this "apparent gap" between subjective and objective dimensions of interoception.

References

Allison, B. Z., Kübler, A., & Jin, J. (2020). 30+ years of P300 brain–computer interfaces. *Psychophysiology, 57*(7), e13569.

Baranauskas, M., Grabauskaite, A., & Griskova-Bulanova, I. (2017). Brain responses and self-reported indices of interoception: Heartbeat evoked potentials are inversely associated with worrying about body sensations. *Physiol Behav, 180*, 1-7. doi:10.1016/j.physbeh.2017.07.032

Bornemann, B., Herbert, B. M., Mehling, W. E., & Singer, T. (2015). Differential changes in self-reported aspects of interoceptive awareness through 3 months of contemplative training. *Frontiers in psychology, 5*, 1504.

Bornemann, B., & Singer, T. (2017). Taking time to feel our body: steady increases in heartbeat perception accuracy and decreases in alexithymia over 9 months of contemplative mental training. *Psychophysiology, 54*(3), 469-482.

Canales-Johnson, A., Silva, C., Huepe, D., Rivera-Rei, Á., Noreika, V., Garcia, M., . . . Sedeño, L. (2015). Auditory feedback differentially modulates behavioral and neural markers of objective and subjective performance when tapping to your heartbeat. *Cerebral Cortex, 25*(11), 4490-4503.

Carmody, J., & Baer, R. A. (2008). Relationships between mindfulness practice and levels of mindfulness, medical and psychological symptoms and well-being in a mindfulness-based stress reduction program. *Journal of behavioral medicine, 31*(1), 23-33.

Chiesa, A., & Serretti, A. (2011). Mindfulness-based interventions for chronic pain: a systematic review of the evidence. *Journal of Alternative and Complementary Medicine, 17*(1), 83-93.

Clayson, P. E., Baldwin, S. A., & Larson, M. J. (2013). How does noise affect amplitude and latency measurement of event-related potentials (ERPs)? A methodological critique and simulation study. *Psychophysiology, 50*(2), 174-186.

Craig, A. D. (2002). How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Nature reviews. Neuroscience, 3*(8), 655-666.

Daubenmier, J., Sze, J., Kerr, C. E., Kemeny, M. E., & Mehling, W. (2013). Follow your breath: Respiratory interoceptive accuracy in experienced meditators. *Psychophysiology, 50*(8), 777-789. doi:10.1111/psyp.12057

Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of neuroscience methods, 134*(1), 9-21.

Dirlich, G., Dietl, T., Vogl, L., & Strian, F. (1998). Topography and morphology of heart action-related EEG potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Evoked Potentials Section, 108*(3), 299-305.

Enriquez-Geppert, S., Huster, R. J., & Herrmann, C. S. (2017). EEG-Neurofeedback as a Tool to Modulate Cognition and Behavior: A Review Tutorial. *11*(51). doi:10.3389/fnhum.2017.00051

Farb, N., Daubenmier, J., Price, C. J., Gard, T., Kerr, C., Dunn, B. D., . . . Mehling, W. E. (2015). Interoception, contemplative practice, and health. *Frontiers in psychology, 6*(763). doi:10.3389/fpsyg.2015.00763

Fjorback, L. O., Arendt, M., Ørnbøl, E., Fink, P., & Walach, H. (2011). Mindfulness-Based Stress Reduction and Mindfulness-Based Cognitive Therapy–a systematic review of randomized controlled trials. *Acta Psychiatrica Scandinavica, 124*(2), 102-119.

García-Cordero, I., Esteves, S., Mikulan, E. P., Hesse, E., Baglivo, F. H., Silva, W., . . . García, H. S. (2017). Attention, in and Out: Scalp-Level and Intracranial EEG Correlates of Interoception and Exteroception. *Frontiers in neuroscience, 11*.

Garfinkel, S. N., & Critchley, H. D. (2013). Interoception, emotion and brain: new insights link internal physiology to social behaviour. Commentary on: "Anterior insular cortex mediates bodily sensibility and social anxiety" by Terasawa et al.(2012). *Social cognitive and affective neuroscience, 8*(3), 231-234.

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

Gil, M. N., Marco, C. E., Montero-Marín, J., Zafra, J. M., Shonin, E., & Campayo, J. G. (2018). Efficacy of neurofeedback on the increase of mindfulness-related capacities in healthy individuals: a controlled trial. *Mindfulness, 9*(1), 303-311.

Glass, L. (2001). Synchronization and rhythmic processes in physiology. *Nature, 410*(6825), 277-284.

Goldberg, S. B., Tucker, R. P., Greene, P. A., Davidson, R. J., Wampold, B. E., Kearney, D. J., & Simpson, T. L. (2018). Mindfulness-based interventions for psychiatric disorders: A systematic review and meta-analysis. *Clinical Psychology Review, 59*, 52-60.

Gore, J. C., Horovitz, S. G., Cannistraci, C. J., & Skudlarski, P. (2006). Integration of fMRI, NIROT and ERP for studies of human brain function. *Magnetic Resonance Imaging, 24*(4), 507-513.

Gray, M. A., Taggart, P., Sutton, P. M., Groves, D., Holdright, D. R., Bradbury, D., . . . Critchley, H. D. (2007). A cortical potential reflecting cardiac function. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 104*(16), 6818-6823.

Groppe, D. M., Urbach, T. P., & Kutas, M. (2011). Mass univariate analysis of event-related brain potentials/fields I: A critical tutorial review. *Psychophysiology, 48*(12), 1711-1725.

Hanley, A. W., Mehling, W. E., & Garland, E. L. (2017). Holding the body in mind: Interoceptive awareness, dispositional mindfulness and psychological well-being. *Journal of psychosomatic research, 99*, 13-20.

Hassanpour, M. S., Simmons, W. K., Feinstein, J. S., Luo, Q., Lapidus, R. C., Bodurka, J., . . . Khalsa, S. S. (2018). The insular cortex dynamically maps changes in cardiorespiratory interoception. *Neuropsychopharmacology, 43*(2), 426-434.

Hedge, C., Powell, G., & Sumner, P. (2018). The reliability paradox: Why robust cognitive tasks do not produce reliable individual differences. *Behavior research methods, 50*(3), 1166-1186.

Herbert, B. M., Ulbrich, P., & Schandry, R. (2007). Interoceptive sensitivity and physical effort: Implications for the self-control of physical load in everyday life. *Psychophysiology, 44*(2), 194-202.

Herwig, U., Lutz, J., Scherpiet, S., Scheerer, H., Kohlberg, J., Opialla, S., . . . Weidt, S. (2019). Training emotion regulation through real-time fMRI neurofeedback of amygdala activity. *Neuroimage, 184*, 687-696.

Hölzel, B. K., Lazar, S. W., Gard, T., Schuman-Olivier, Z., Vago, D. R., & Ott, U. (2011). How does Mindfulness meditation work? Proposing mechanisms of action from a conceptual and neural perspective. *Perspectives on Psychological Science, 6*(6), 537-559.

Jeffreys, H. (1961). *Theory of probability* (Clarendon Press Ed.).

Kern, M., Aertsen, A., Schulze-Bonhage, A., & Ball, T. (2013). Heart cycle-related effects on event-related potentials, spectral power changes, and connectivity patterns in the human ECoG. *Neuroimage, 81*, 178-190.

Khalsa, S. S., Rudrauf, D., Damasio, A. R., Davidson, R. J., Lutz, A., & Tranel, D. (2008). Interoceptive awareness in experienced meditators. *Psychophysiology, 45*(4), 671-677.

Khalsa, S. S., Rudrauf, D., Hassanpour, M. S., Davidson, R. J., & Tranel, D. (2020). The practice of meditation is not associated with improved interoceptive awareness of the heartbeat. *Psychophysiology, 57*(2), e13479.

Khalsa, S. S., Rudrauf, D., Sandesara, C., Olshansky, B., & Tranel, D. (2009). Bolus isoproterenol infusions provide a reliable method for assessing interoceptive awareness. *International Journal of Psychophysiology, 72*(1), 34-45.

Luft, C. D., & Bhattacharya, J. (2015). Aroused with heart: modulation of heartbeat evoked potential by arousal induction and its oscillatory correlates. *Scientific reports, 5*.

Mai, S., Wong, C. K., Georgiou, E., & Pollatos, O. (2018). Interoception is associated with heartbeat-evoked brain potentials (HEPs) in adolescents. *Biological Psychology, 137*, 24-33.

Maris, E. (2012). Statistical testing in electrophysiological studies. *Psychophysiology, 49*(4), 549-565. doi:10.1111/j.1469-8986.2011.01320.x

Maris, E., & Oostenveld, R. (2007). Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data. *J Neurosci Methods, 164*(1), 177-190. doi:10.1016/j.jneumeth.2007.03.024

Mehling, W. E., Gopisetty, V., Daubenmier, J. J., Price, C. J., Hecht, F. M., & Stewart, A. (2009). Body awareness: construct and self-report measures. *PloS one, 4*(5).

Mehling, W. E., Price, C., Daubenmier, J. J., Acree, M., Bartmess, E., & Stewart, A. (2012). The Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness (MAIA). *PloS one, 7*(11), e48230. doi:10.1371/journal.pone.0048230

Melloni, M., Sedeño, L., Couto, B., Reynoso, M., Gelormini, C., Favaloro, R., . . . Ibanez, A. (2013). Preliminary evidence about the effects of meditation on interoceptive sensitivity and social cognition. *Behav Brain Funct, 9*, 47. doi:10.1186/1744-9081-9-47

Montoya, P., Schandry, R., & Müller, A. (1993). Heartbeat evoked potentials (HEP): topography and influence of cardiac awareness and focus of attention. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Evoked Potentials Section, 88*(3), 163-172.

Nielsen, L., & Kaszniak, A. W. (2006). Awareness of subtle emotional feelings: a comparison of long-term meditators and nonmeditators. *Emotion, 6*(3), 392.

Oostenveld, R., Fries, P., Maris, E., & Schoffelen, J. M. (2011). FieldTrip: Open source software for advanced analysis of MEG, EEG, and invasive electrophysiological data. *Comput Intell Neurosci, 2011*, 156869. doi:10.1155/2011/156869

Otten S, S. E., Wittmann M, Kohls N, Schmidt S, Meissner K. (2015). Psychophysiology of duration estimation in exprienced meditators and matched controls. *Frontiers in psychology, 6*, 1-12.

Pan, J., & Tompkins, W. (1985). A real-time QRS detection algorithm. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*(3), 230-236.

Park, H. D., Bernasconi, F., Salomon, R., Tallon-Baudry, C., Spinelli, L., Seeck, M., . . . Blanke, O. (2018). Neural Sources and Underlying Mechanisms of Neural Responses to Heartbeats, and their Role in Bodily Self-consciousness: An Intracranial EEG Study. *Cerebral Cortex, 28*(7), 2351-2364. doi:10.1093/cercor/bhx136

Parkin, L., Morgan, R., Rosselli, A., Howard, M. O., Sheppard, A., Evans, D., . . . Dalgleish, T. (2014). Exploring the relationship between mindfulness and cardiac perception. *Mindfulness, 5*(3), 298-313.

Petzschner, F. H., Weber, L. A., Wellstein, K. V., Paolini, G., Do, C. T., & Stephan, K. E. (2019). Focus of attention modulates the heartbeat evoked potential. *Neuroimage, 186*, 595-606. doi:10.1016/j.neuroimage.2018.11.037

Pollatos, O., Herbert, B. M., Mai, S., & Kammer, T. (2016). Changes in interoceptive processes following brain stimulation. *Phil. Trans. R. Soc. B, 371*(1708), 20160016.

Pollatos, O., & Schandry, R. (2004). Accuracy of heartbeat perception is reflected in the amplitude of the heartbeat evoked brain potential. *Psychophysiology, 41*(3), 476-482.

Rouder, J. N., Speckman, P. L., Sun, D., Morey, R. D., & Iverson, G. (2009). Bayesian t tests for accepting and rejecting the null hypothesis. *Psychonomic Bulletin & Review, 16*(2), 225-237.

Sauer, S., Walach, H., Schmidt, S., Hinterberger, T., Lynch, S., Büssing, A., & Kohls, N. (2013). Assessment of mindfulness: Review on state of the art. *Mindfulness, 4*(1), 3-17. doi:10.1007/s12671-012-0122-5

Schandry, R., Sparrer, B., & Weitkunat, R. (1986). From the heart to the brain: a study of heartbeat contingent scalp potentials. *International Journal of Neuroscience, 30*(4), 261-275.

Schulz, A., Köster, S., Beutel, M. E., Schächinger, H., Vögele, C., Rost, S., . . . Michal, M. (2015). Altered patterns of heartbeat-evoked potentials in depersonalization/derealization disorder: neurophysiological evidence for impaired cortical representation of bodily signals. *Psychosomatic medicine, 77*(5), 506-516.

Sitaram, R., Ros, T., Stoeckel, L., Haller, S., Scharnowski, F., Lewis-Peacock, J., . . . Oblak, E. (2017). Closed-loop brain training: the science of neurofeedback. *Nature reviews neuroscience, 18*(2), 86.

Tanner, D., Morgan-Short, K., & Luck, S. J. (2015). How inappropriate high-pass filters can produce artifactual effects and incorrect conclusions in ERP studies of language and cognition. *Psychophysiology, 52*(8), 997-1009.

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), 1-12.

Trousselard, M., Steiler, D., Raphel, C., Cian, C., Duymedjian, R., Claverie, D., & Canini, F. (2010). Validation of a French version of the Freiburg Mindfulness Inventory - short version: relationships between Mindfulness and stress in an adult population. *BioPsychoSocial Medicine, 4*(8), 1-11.

Tuthill, J. C., & Azim, E. (2018). Proprioception. *Current biology, 28*(5), R194-R203.

Verdonk, C., Trousselard, M., Canini, F., Vialatte, F., & Ramdani, C. (2020). Toward a Refined Mindfulness Model Related to Consciousness and Based on ERP. *Perspectives on Psychological Science, 15*(4), 1095-1112.

Wagenmakers, E. J., Love, J., Marsman, M., Jamil, T., Ly, A., Verhagen, J., . . . Boutin, B. (2018). Bayesian inference for psychology. Part II: Example applications with JASP. *Psychonomic Bulletin & Review, 25*(1), 58-76.

Walach, H., Buchheld, N., Buttenmüller, V., Kleinknecht, N., & Schmidt, S. (2006). Measuring mindfulness - the Freiburg Mindfulness Inventory (FMI). *Personality and Individual differences, 40*, 1543-1555.

Yuan, H., Yan, H. M., Xu, X. G., Han, F., & Yan, Q. (2007). Effect of heartbeat perception on heartbeat evoked potential waves. *Neurosci Bull, 23*(6), 357-362. doi:10.1007/s12264-007-0053-7

Zhigalov, A., Heinilä, E., Parviainen, T., Parkkonen, L., & Hyvärinen, A. (2019). Decoding attentional states for neurofeedback: Mindfulness vs. wandering thoughts. *Neuroimage, 185*, 565-574.

Supplementary Material

Supplementary Table 1 - Summary of psychometric data for the trait mindfulness assessed with the Freiburg Mindfulness Inventory (FMI), for the interoceptive sensibility assessed with the Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness (MAIA) questionnaire, and for all of their respective subscales. Statistics refer to standard and Bayesian ANOVA that were performed to test whether measures were stable across the three experimental sessions. For each of the two questionnaires, internal consistency reliability was assessed by Cronbach's alpha coefficient, for each experimental session separately.

	Experimental session								
	Session 1		**Session 2**		**Session 3**		Statistics		
	M	SD	M	SD	M	SD	$F_{(2,32)}$	p	$\log(BF_{10})$
Psychometric variable									
FMI									
Total	32.1	8.5	34.3	7.4	33.1	7.8	2.47	0.10	-0.22
Presence	14.9	3.9	15.9	3.4	15.2	3.5	1.13	0.34	-1.09
Non-judgmental acceptance	17.1	5.1	18.4	4.8	17.9	5	2.82	0.07	0.01
Cronbach's	0.93		0.87		0.90			-	
MAIA									
Total	23.8	4.2	23.8	4	24.1	4.3	0.18	0.84	-1.78
Noticing	3.3	0.6	3.5	0.7	3.4	0.6	0.97	0.39	-1.21
Not-distracting	3	0.6	3	0.8	3	0.6	0.10	0.90	-1.83
Not-worrying	3.1	0.7	3	0.8	3.1	0.7	0.18	0.84	-1.77
Attention regulation	2.6	0.7	2.6	0.6	2.7	0.7	0.72	0.49	-1.37
Emotional awareness	3.6	0.6	3.4	0.7	3.4	0.7	0.48	0.62	-1.55
Self-regulation	2.6	0.9	2.6	0.9	2.7	0.8	0.18	0.83	-1.77
Body listening	2.4	0.8	2.4	0.9	2.5	0.9	0.26	0.78	-1.71
Trusting	3.2	1.2	3.2	1	3.3	1.2	0.44	0.65	-1.60
Cronbach's	0.94		0.91		0.92			-	

M: mean; SD: standard deviation; FMI : Freiburg Mindfulness Inventory; MAIA: Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness questionnaire; F(2,32): statistic of repeated measures ANOVA; p: p value; $\log(BF_{10})$: log scale of Bayes factor BF_{10}

Supplementary Table 2 - A descriptive and approximate classification scheme for the interpretation of the log scale of Bayes factor BF_{10} (adapted from Jeffreys, 1961).

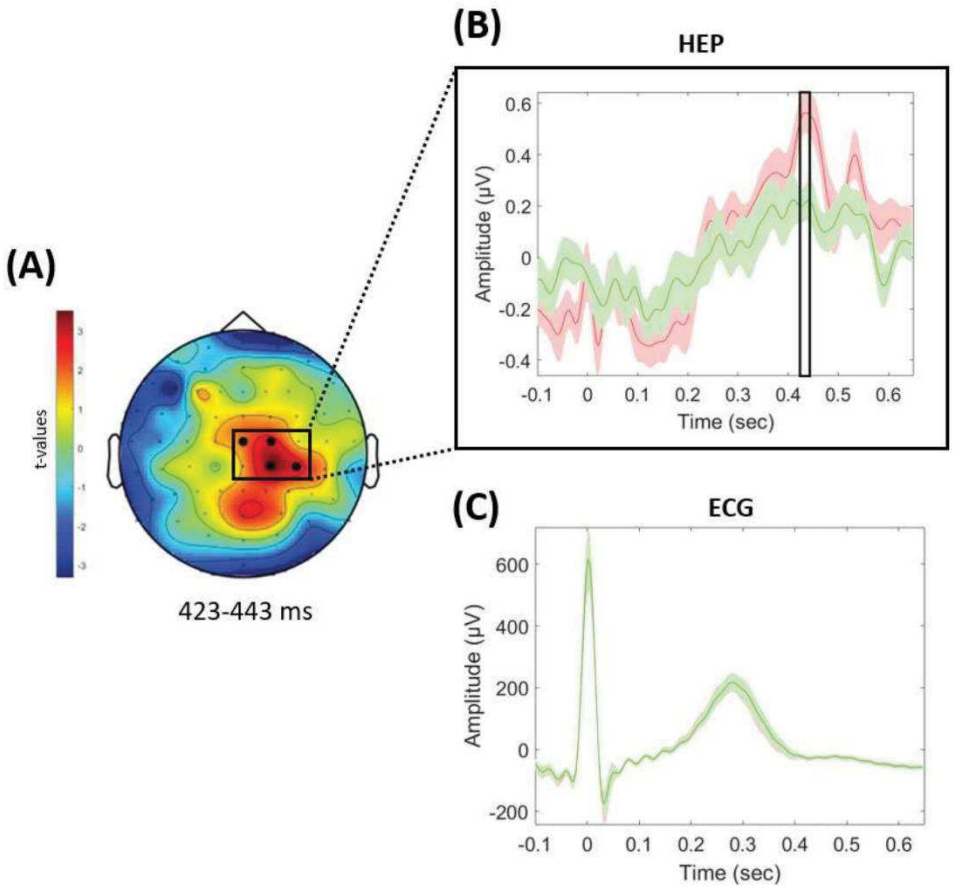
	Log (BF_{10})	Interpretation	Symbol
Growing evidence in favoutr of H_1	> 2	extreme evidence for H_1	H_1^{****}
	[1.48 ; 2]	very strong evidence for H_1	H_1^{***}
	[1 ; 1.48]	strong evidence for H_1	H_1^{**}
	[0.48 ; 1]	moderate evidence for H_1	H_1^{*}
	[0 ; 0.48]	anecdotal evidence for H_1	ns
	0	no evidence	ns
Growing evidence in favoutr of H_0	[-0.48 ; 0]	anecdotal evidence for H_0	ns
	[-1 ; -0.48]	moderate evidence for H_0	H_0^{*}
	[-1.48 ; -1]	strong evidence for H_0	H_0^{**}
	[-2 ; -1.48]	very strong evidence for H_0	H_0^{***}
	< -2	extreme evidence for H_0	H_0^{****}

$log(BF_{10})$: log scale of Bayes factor BF_{10}; H_1: alternative hypothesis; ns: non-significant; H_0: null hypothesis;

Supplementary Table 3 – Correlations (2-tailed) between dimensions of trait mindfulness (assessed by the Freiburg Mindfulness Inventory) and interoceptive sensibility (assessed by the Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness questionnaire), for each of the three experimental sessions. Correlations that were consistently significant across the three experimental sessions are highlighted in red.

		Trait mindfulness					
		Presence			**Non-judgmental acceptance**		
Interoceptive sensibility	Session	r	p value	log(BF_{10})	r	p value	log(BF_{10})
Noticing	1	0.61	≤0.01	1.85	0.55	≤0.05	1.24
	2	0.52	≤0.05	0.96	0.73	≤0.001	3.81
	3	0.60	≤0.05	1.85	0.47	0.06	0.44
Not-distracting	1	-0.39	0.12	-0.08	-0.20	0.45	-0.94
	2	0.10	0.71	-1.14	0.13	0.62	-1.09
	3	0.08	0.76	-1.16	0.10	0.69	-1.13
Not-worrying	1	0.52	≤0.05	0.90	0.45	0.07	0.30
	2	0.12	0.66	-1.11	0.31	0.23	-0.52
	3	0.16	0.54	-1.03	0.24	0.36	-0.82
Attention regulation	1	0.77	≤0.001	4.68	0.78	≤0.001	4.98
	2	0.59	≤0.05	1.65	0.58	≤0.05	1.49
	3	0.46	0.07	0.35	0.71	≤0.001	3.58
Emotional awareness	1	0.44	0.08	0.21	0.47	0.06	0.47
	2	0.37	0.14	-0.19	0.35	0.16	-0.30
	3	0.63	≤0.01	2.17	0.68	<0.01	2.94
Self-regulation	1	0.64	≤0.01	2.27	0.56	≤0.05	1.30
	2	0.59	≤0.05	1.62	0.72	≤0.001	3.64
	3	0.33	0.20	-0.45	0.70	≤0.01	3.30
Body listening	1	0.75	≤0.001	4.39	0.80	≤0.001	5.66
	2	0.62	≤0.01	2.06	0.72	≤0.001	3.58
	3	0.60	≤0.05	1.80	0.66	≤0.01	2.65
Trusting	1	0.80	≤0.001	5.65	0.66	≤0.01	2.55
	2	0.83	≤0.01	6.70	0.68	≤0.001	2.87
	3	0.68	≤0.01	2.96	0.57	≤0.05	1.47

r: Pearson correlation coefficient; log(BF_{10}): log scale of Bayes factor BF_{10}



Supplementary Figure 1 - (A) Scalp map of t-statistics in the cluster time window where HEP amplitude significantly differed between Session 2 and Session 3, but did not survive permutation test. Electrodes that remained significant during the whole cluster time window are highlighted with dark dots. (B) Grand-averaged HEP waveform computed across electrodes that were included in the cluster. The black square marks the time window (between 423-443 ms after R-wave event) where HEP showed significant more positive amplitude in Session 2 (red) compared to Session 3 (green). (C) Averaged, epoched ECG signal in the same time window depicted for the HEP. For figures (B) and (C): time is indicated with respect to the timing of the R-wave event, and shaded error bars indicate 95% confidence intervals for the grand average.

Supplementary references

Jeffreys, H. (1961). *Theory of probability* (Clarendon Press Ed.).

2) *Les points clefs de l'article n°2*

- Une corrélation positive entre l'amplitude du HEP et le score de sensibilité intéroceptive peut être observée, mais cette association n'est pas stable au cours du temps chez un même individu.
- Le score de trait mindfulness n'est pas corrélé à l'amplitude du HEP.
- L'amplitude du HEP ne rend pas compte du haut niveau de sensibilité intéroceptive associé au trait mindfulness.

3) *Discussion de l'article n°2*

En accord avec les données de la littérature, les résultats de la partie expérimentale I confirment tout d'abord l'existence d'une relation entre le trait mindfulness et la sensibilité intéroceptive : plus l'individu est mindful, plus le niveau de sensibilité intéroceptive est élevé. Par ailleurs, les résultats de la partie expérimentale I démontrent l'absence de lien entre l'amplitude du HEP et les scores des auto-questionnaires mesurant la sensibilité intéroceptive (questionnaire MAIA) et le trait mindfulness (FMI). L'ensemble de ces résultats nous permettent de répondre par la négative à la première question de recherche : l'amplitude du potentiel évoqué cardiaque ne traduit pas une meilleure qualité de conscience corporelle intéroceptive au regard du niveau de disposition mindfulness. Autrement dit, l'amplitude du HEP n'est pas un biomarqueur du haut niveau de sensibilité intéroceptive associée au trait mindfulness.

De manière originale, notre protocole incluait des mesures répétées chez tous les participants ce qui a permis de tester la réplicabilité de nos résultats. Nous observons que l'amplitude du HEP peut être corrélée positivement au score d'une des dimensions de la sensibilité intéroceptive (la dimension *Noticing* : percevoir les sensations corporelles inconfortables, confortables et neutres), mais les mesures répétées montrent que cette association n'est pas stable au cours du temps chez un même individu. Ce résultat suggère que la corrélation positive entre l'amplitude du HEP et la dimension *Not-worrying* de la sensibilité intéroceptive (*i.e.*, ressentir de la peur ou de l'inquiétude face à des sensations douloureuses ou d'inconfort) rapportée dans un précédent travail (Baranauskas *et al.*, 2017)

pourrait ne pas être stable et spécifique de l'individu. De la même façon, nous observons que l'amplitude du HEP peut être corrélée aux dimensions de *Présence* (*i.e.* porter son attention sur l'instant présent) et d'*Acceptation* (*i.e.* vivre l'instant présent avec une attitude de non-jugement) de la mindfulness, mais les mesures répétées montrent que ces corrélations ne sont pas reproductibles. En conclusion, dans la partie expérimentale I, l'amplitude du HEP n'est pas retrouvée comme étant un marqueur physiologique stable du haut niveau de sensibilité intéroceptive associé au trait mindfulness. Par conséquent, l'amplitude du HEP ne doit pas être considérée, en l'état, comme un biomarqueur valide pour étudier le mécanisme d'augmentation de la conscience corporelle intéroceptive dans la mindfulness.

Par ailleurs, les données de la partie expérimentale I montrent une forte corrélation positive entre les scores aux questionnaires MAIA et FMI. Ce résultat confirme le lien qui a été précédemment établi entre la sensibilité intéroceptive et la mindfulness (Bornemann *et al.*, 2017; Carmody *et al.*, 2008; Farb *et al.*, 2015; Hanley *et al.*, 2017), et il l'étend à la mesure de la disposition mindfulness par le FMI. Le questionnaire FMI présente l'avantage d'être affranchi de toute connotation sémantique en lien avec la pratique de la méditation mindfulness (Trousselard *et al.*, 2010; Walach *et al.*, 2006), par opposition aux autres questionnaires de mindfulness (ex : le *Five Facets Mindfulness Questionnaire* ; Baer *et al.*, 2008; Heeren *et al.*, 2011). Notre population d'étude ne pratiquait pas la méditation mindfulness, c'est pourquoi nous avons choisi le questionnaire FMI. Les deux dimensions de la mindfulness évaluées par le FMI (la *Présence* et l'*Acceptation*) sont étroitement corrélées aux dimensions de *Body listening* (*i.e.* rechercher activement la perception des sensations corporelles) et de *Trusting* (*i.e.* considérer son corps comme une source d'information sûre et digne de confiance) de la sensibilité intéroceptive. Concernant la dimension de *Body listening*, cela signifie que plus le sujet est mindful, plus il cherche activement à percevoir son corps. Cette démarche active, délibérée et intentionnelle, pourrait s'implémenter sous la forme d'un mécanisme de régulation attentionnelle, permettant l'accès de l'information corporelle à la conscience et par voie de conséquence l'augmentation de la conscience du corps (**Figure 1** ; **Article n°1**). Le lien observé entre la mindfulness et la dimension de *Trusting* corrobore une partie des données comportementales rapportées dans la littérature. Le niveau de confiance que les individus ont dans leur performance pour une tâche de perception des battements cardiaques est corrélée à leur niveau de mindfulness (qu'il s'agisse de méditants experts ou d'apprenants après une intervention mindfulness), alors même que leur performance

effective dans la tâche n'est pas associée au niveau de mindfulness. Autrement dit, les participants mindful ont plus confiance dans leur niveau de performance que les autres participants, alors même qu'ils ne réussissent pas mieux la tâche qu'eux (Khalsa *et al.*, 2008; Parkin *et al.*, 2014). Ces éléments suggèrent que la confiance que les participants mindful ont dans leur niveau de performance à la tâche de perception des battements cardiaques pourrait être le reflet de la confiance qu'ils ont dans leur information corporelle, plutôt que la confiance qu'ils ont sur la nature correcte ou erronée de leurs réponses dans la tâche.

Enfin, les données de la partie expérimentale I montrent l'existence d'une « contradiction » entre les mesures subjective et objective de la conscience corporelle intéroceptive : le score au questionnaire MAIA est fortement corrélé au score du FMI, mais l'amplitude du HEP n'est quant à elle corrélée à aucun des deux auto-questionnaires. Cette « contradiction » entre les mesures subjective et objective de la conscience corporelle intéroceptive est rapportée dans des travaux antérieurs. Ainsi, dans le cadre de l'étude de la mindfulness, la mesure *objective* de performance dans la tâche de perception des battements cardiaques n'est pas corrélée à la mesure *subjective* de confiance que les participants mindful ont dans leur performance (Khalsa *et al.*, 2008; Parkin *et al.*, 2014). Nous avons présenté dans l'introduction de ce travail (section II.C.2)) un modèle qui établit un lien entre les mesures et les trois dimensions de la conscience corporelle intéroceptive: les auto-questionnaires mesurent la *sensibilité*, les tâches de perception mesurent la *précision*, et la correspondance entre les deux précédentes mesures évaluent la *connaissance* intéroceptive (Garfinkel *et al.*, 2013). De manière intéressante, les données expérimentales qui supportent ce modèle montrent que la mesure de la *sensibilité* intéroceptive est indépendante de la mesure de la *précision* intéroceptive (Garfinkel *et al.*, 2015). En d'autres mots, la sensibilité subjective d'un individu envers l'information provenant de son corps n'est pas le reflet de sa performance dans une tâche comportementale de perception de l'information corporelle. Cette « contradiction » pourrait trouver son origine, au moins partiellement, dans les faiblesses propres à chacun des outils de mesure. En effet, il est admis que les auto-questionnaires sont exposés, de manière générale, aux limites de l'introspection et au biais de désirabilité sociale (Baumeister *et al.*, 2007). Quant à la tâche de perception des battements cardiaques, certains auteurs remettent en cause sa validité de construction car le nombre de battements cardiaques est le plus souvent sous-estimé par les participants, et la corrélation entre le nombre perçu et le nombre réel de battements cardiaques est assez faible et elle varie de

façon non linéaire avec la *précision* intéroceptive (Brener *et al.*, 2016; Zamariola *et al.*, 2018). Des travaux complémentaires sont donc nécessaires pour mieux comprendre les mécanismes psychologique et physiologique qui sous-tendent cette indépendance entre les mesures subjective et objective de la conscience corporelle intéroceptive.

II. Analyse de la posture en machine learning pour évaluer la conscience corporelle extéroceptive associée au trait mindfulness

1) Présentation de l'article n°3

La partie expérimentale II s'inscrit dans le premier objectif général de ce travail qui consiste en l'évaluation de marqueurs physiologiques pour démontrer qu'un niveau élevé de mindfulness est associé à une meilleure conscience corporelle. Nous nous intéressons plus particulièrement dans cette partie expérimentale à la composante *extéroceptive* de la conscience corporelle qui renseigne sur la position du corps dans l'espace.

Sur la base de la définition proposée par Mehling *et al*. (2009), la conscience corporelle extéroceptive se définit comme la capacité d'un individu à percevoir des changements de faible intensité dans l'information corporelle extéroceptive. Nous proposons un premier postulat : la conscience corporelle extéroceptive est un mécanisme cognitif clef dans le contrôle de la posture statique. En effet, maintenir une position debout statique implique de détecter les changements corporels de faible intensité liés aux oscillations posturales « naturelles » déclenchées par les perturbations endogènes (les mouvements respiratoires, les battements cardiaques, etc.) (Fitzpatrick *et al.*, 1994). Les caractéristiques de la posture statique sont le reflet de la qualité du contrôle postural et renseignent, de manière indirecte, sur la qualité du traitement de l'information corporelle extéroceptive au niveau cérébral (**Article n°6**). L'information corporelle extéroceptive, qui renseigne sur l'orientation du corps par rapport à la gravité, est issue de trois grands systèmes sensoriels : le système visuel, le système vestibulaire et le système somato-sensoriel. La vision constitue la modalité sensorielle prédominante dans le contrôle de la posture, mais les systèmes sensoriels *non visuels* (vestibulaire et somato-sensoriel) jouent aussi un rôle important (Forbes *et al.*, 2018). Par exemple, le contrôle de la posture reste possible quand les yeux sont fermés et que l'information visuelle est absente. Il nous paraît raisonnable de proposer que la conscience corporelle extéroceptive est plus engagée dans le contrôle postural quand l'information visuelle est absente que quand elle est disponible. Autrement dit, nous proposons comme second postulat que la conscience corporelle extéroceptive est plus engagée dans le contrôle postural quand l'individu a les yeux fermés que quand il a les yeux ouverts. C'est pourquoi, dans la partie expérimentale II, la posture statique sera analysée dans deux conditions, les

yeux ouverts et les yeux fermés, afin d'évaluer la pertinence du signal postural comme biomarqueur de la conscience corporelle extéroceptive dans la mindfulness.

Tout d'abord, nous formulons l'hypothèse qu'il pourrait exister une relation déterministe entre le signal postural et le trait mindfulness. La démonstration de l'existence de cette relation est la première étape d'évaluation du signal postural comme biomarqueur de la conscience corporelle extéroceptive dans le trait mindfulness. Pour tester cette hypothèse, nous concevrons un modèle numérique qui estimera le trait mindfulness à partir du signal postural. L'existence d'un modèle capable d'estimer correctement le trait mindfulness à partir du signal postural démontrera l'existence d'une relation déterministe entre le signal postural et le trait mindfulness. Deux modèles numériques seront conçus pour chacune des deux conditions expérimentales (yeux ouverts et yeux fermés) : un modèle de *régression* et un modèle de *classification* qui estimeront respectivement le score au questionnaire FMI et l'appartenance du participant à la classe « mindful » ou « non mindful » à partir des caractéristiques du signal postural. L'appartenance du participant à une de ces classes sera définie par le score au questionnaire FMI : si le score est supérieur à 39, qui est la valeur moyenne obtenue dans la population militaire (Trousselard *et al.*, 2010), le participant sera assigné à la classe « mindful » ; sinon le participant sera assigné à la classe « non mindful ». Cette variable catégorielle à deux modalités (mindful et non mindful), que nous nommerons « statut mindfulness » dans la suite de ce travail, a été créée pour faciliter la modélisation de la relation, si elle existe, entre le signal postural et le trait mindfulness. En effet, un problème de classification est souvent plus facile à résoudre qu'un problème de régression. La seconde hypothèse que nous formulons est que l'estimation du trait mindfulness à partir du signal postural pourrait être plus précise dans la condition où le contrôle de la posture exige un engagement plus important de la conscience corporelle. En effet, si un niveau élevé de mindfulness est associé à une meilleure conscience corporelle, la précision du modèle pour estimer le trait mindfulness à partir du signal postural devrait être meilleur quand la conscience corporelle est plus engagée, *i.e.* dans la condition yeux *fermés*. Nous testerons cette hypothèse en comparant les performances des différents modèles de régression et de classification entre les conditions *yeux ouverts* et *yeux fermés*.

Analyser le signal postural nous confronte à deux challenges méthodologiques. Le premier est le grand nombre de variables (plus de 70) qui peuvent être extraites du signal postural dans les domaines temporel et fréquentiel. Dans un travail récent il est proposé que

16 de ces variables soient caractérisées comme spécifiques de l'individu, *i.e.* qu'elles permettent de discriminer la posture d'un individu par rapport à un autre. Cette classification est issue d'une analyse discriminante linéaire, incluant l'évaluation de la pertinence des variables posturales au moyen d'une approche de type « pas à pas » (appelée « stepwise approach » dans la littérature anglo-saxonne), qui permet de distinguer un individu parmi d'autres individus à partir de l'analyse de sa posture (Yamamoto *et al.*, 2015). Etant donné que les traits de personnalité, comme le trait mindfulness par exemple, peuvent être aussi considérés comme spécifiques à l'individu, nous choisissons de construire nos modèles numériques à partir de ces 16 variables posturales. Des algorithmes de machine learning seront utilisés pour identifier lesquelles de ces variables posturales sont effectivement pertinentes pour estimer le trait mindfulness (l'algorithme *Orthogonal Forward Regression* (Chen *et al.*, 1989) et la méthode de la variable sonde (Stoppiglia *et al.*, 2003)). Le second challenge auquel nous sommes confrontés est le caractère probablement non linéaire de la relation entre le signal postural et le trait mindfulness. En effet, la relation entre un signal physiologique et un trait psychologique est le plus souvent de nature non linéaire (Cacioppo *et al.*, 1990). C'est pourquoi, dans la partie expérimentale II, nous concevrons des modèles numériques non linéaires pour estimer le trait mindfulness à partir du signal postural. Les paramètres d'un modèle sont estimés à partir des données expérimentales (appelé « ensemble d'apprentissage »), et le nombre de paramètres définit schématiquement la complexité du modèle. Plus le modèle est complexe, *i.e.* plus le nombre de paramètres est important, plus le modèle est précis. Cependant, un modèle trop complexe n'est pas capable de modéliser la relation d'intérêt dans un nouveau jeu de données qui n'a jamais été vu auparavant (appelé « ensemble de test »). Cette capacité de « généralisation » du modèle dépend du ratio entre le nombre de paramètres et la taille du jeu de données de l'ensemble d'apprentissage. Si ce ratio est trop faible (*i.e.* si le nombre de paramètres est petit par rapport à la taille de l'ensemble d'apprentissage), le modèle ne modélise pas correctement la relation d'intérêt et il est considéré comme « ignorant ». A l'inverse, si le ratio est élevé, le modèle est « surajusté » : le modèle est précis sur l'ensemble d'apprentissage mais il a une faible capacité de généralisation sur l'ensemble de test. Une méthodologie de machine learning sera utilisée pour identifier le modèle qui est le plus précis et qui présente la meilleure capacité de généralisation (**Figure 11**). Au regard de ces différents éléments, nous choisissons comme modèles numériques les réseaux de neurones car ils présentent l'avantage d'être des modèles

non linéaires « parcimonieux » : ils requièrent en effet un plus petit nombre de paramètres, et donc un jeu de données expérimentales de plus petite taille, pour modéliser une relation d'intérêt avec une certaine précision, par comparaison à d'autres modèles non-linéaires (ex : les polynômes) ; autrement dit, pour un nombre de paramètres et une taille d'ensemble d'apprentissage donnés, les réseaux de neurones présentent l'avantage de modéliser la relation d'intérêt avec une plus grand précision que les autres modèles non linéaires (Dreyfus, 2005).

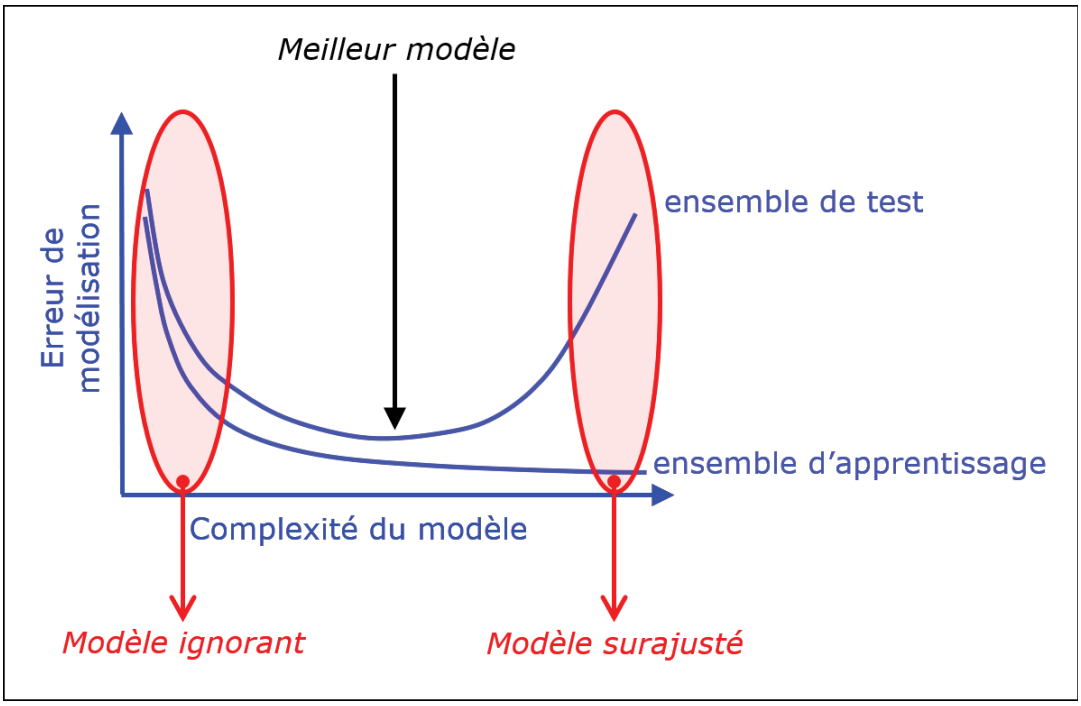


Figure 11 - Sélection des modèles de machine learning (adapté de Dreyfus, 2005)

Article n°3

soumis

Title Page

Title

Probing the posture with machine learning supports the enhanced body awareness hypothesis in trait mindfulness

Running title

Posture reflects enhanced body awareness in mindfulness

Authors and affiliations

Charles VERDONK[a,b,*], Marion TROUSSELARD[a,c], Takfarinas MEDANI[b], François VIALATTE[b], Gérard DREYFUS[b]

(a) French Armed Forces Biomedical Research Institute
Neurosciences and cognitive sciences Department
Neurophysiology of stress Unit
91220 Brétigny-sur-Orge, France

(b) ESPCI Paris – PSL University
Brain Plasticity Unit – CNRS
75005 Paris, France

(c) French Military Health Service Academy
75005 Paris, France

Abstract

Enhanced body awareness was suggested as one of the cognitive mechanisms that characterize mindfulness. Yet literature still lacks strong empirical evidence to support this claim. Body awareness is engaged during quiet standing; in particular, it may be argued that body awareness is more strongly engaged when standing quietly with eyes closed, because only body cues are available, than with eyes open. Under these theoretical assumptions, we recorded the postural signals of 156 healthy participants during quiet standing in Eyes closed (EC) and Eyes open (EO) conditions. In addition, each participant completed the Freiburg Mindfulness Inventory, and his/her mindfulness score was computed. Following a well-established machine learning methodology, we designed two numerical models per condition: one regression model intended to estimate the mindfulness score of each participant from his/her postural signals, and one classifier intended to assign each participant to one of the classes "Mindful" or "Non-mindful". We show that the two models designed from EC data are much more successful in their regression/classification tasks than the two models designed from EO data. We argue that these empirical findings strongly support the enhanced body awareness hypothesis in mindfulness.

Keywords: mindfulness; body awareness; postural balance; machine learning

Introduction

Enhanced body awareness was suggested as a cognitive mechanism through which mindfulness may improve health and well-being[1-3]. Yet behavioral evidence to support this hypothesis remains weak (for a review, see Treves *et al.*[4]). Body awareness refers to the individual ability to feel engaged by information coming from the body and noticing subtle changes[5]. Such bodily cues inform individuals about both their internal physiological state (interoception) and their body in relation to space and movement (exteroception)[6,7]. Mindfulness as a dispositional trait, *i.e.* an ability to be mindful in daily life without any practice of mindfulness[8], was previously linked to enhanced body awareness with self-reported evidence focusing on interoception[9,10]. To the best of our knowledge, no previous study investigated the exteroception in dispositional trait mindfulness.

To narrow the apparent gap between the enhanced body awareness theory[3] and empirical findings from the literature[4], we investigated the posture as a new candidate to assess body awareness (exteroception) in the dispositional trait mindfulness. Indeed, the postural control involves high-level cognitive functions such as attention of bodily cues to inform about body orientation in space[11]. Notably, body awareness is particularly engaged during quiet standing because spontaneous postural oscillations trigger low intensity bodily changes[12] (see *Supplementary information* for a description of the biomechanical framework). Detecting subtle bodily changes is critical to orientate the whole body segment relative to gravity and prevent falls. Additionally, it may be argued that body awareness is more strongly engaged when individuals are instructed to keep their eyes closed while standing quietly. Indeed, in such a case, the postural control does not rest on visual cues from environment but only on bodily cues from peripheral sensors (e.g. vestibular and somatosensory systems)[13].

In practice, the first challenge researchers face when investigating the posture is the large number of features (more than 70) that can be extracted from the postural signal in the time and frequency domains. Interestingly, 16 postural features were recently characterized as individual-specific: they contributed to discriminate between individual postural patterns[14]. Because personality traits refer to individual differences in characteristic patterns, we investigated the relation between postural signal and trait mindfulness by using these individual-specific postural features. The second challenge is that the relation between physiological and psychological phenomena is inherently nonlinear[15]. To address these two challenges, machine learning techniques were applied to search for models that could estimate the trait mindfulness (response variable) from the postural signal (features). A model includes parameters that are estimated by training from experimental data; the number of parameters defines roughly the complexity of the model. The higher the model complexity (*i.e.* the higher the number of parameters), the more accurate the relation between the features and the response variable. However, an overly complex model would be unable to account for data that are not used for estimating the model, *i.e.* to generalize to previously unseen data. This "generalization ability" of the model depends on the ratio of the model complexity to the size of the dataset. If this ratio is too low, the model fails to account for the relation between the features and the response variable. Conversely, if the ratio is too high (*i.e.* model with too many parameters given the size of the dataset), the model overfits the training data, *i.e.* performs very accurately on the training data but generalizes poorly on novel data[16]. To summarize, the challenge is to find, given the experimental data, the model that accounts for the relation between the features and the response variable as accurately as possible, and that best generalizes to data unseen during training. Here, we used machine learning techniques for *(i)* selecting the individual-specific postural features that are relevant to account for the trait mindfulness, *(ii)* selecting the

model that has the optimal complexity given the available data, and *(iii)* estimating the generalization ability of the selected model.

The present work aimed to test the enhanced body awareness hypothesis in trait mindfulness. To this end, we first investigated whether there exists a deterministic relation between the trait mindfulness and the posture. The postural signal was probed to test whether it enables to estimate the trait mindfulness. The existence of a model that would estimate successfully trait mindfulness from postural signal would demonstrate the existence of a deterministic relation between postural signal and trait mindfulness. Second, we explored how the relationship between trait mindfulness and posture is affected by the experimental condition. The postural signal was collected in two conditions: the participants were instructed either to stand quietly while keeping their eyes open (EO condition), or to stand quietly while keeping their eyes closed (EC condition). To maintain posture, the body awareness is more strongly engaged in the EC condition, because only body cues are available, than in the EO condition. Therefore, exhibiting a machine-learning model designed from data collected in EC condition that estimates trait mindfulness from postural signal more accurately than a machine-learning model, designed, all other things being equal, from data collected in EO condition, would support the enhanced body awareness hypothesis in mindfulness.

Method

Participants

One hundred and eighty-one volunteer participants were initially recruited from three different units of the French Army: 111 participants belonged to the Ecole des fusiliers marins et commandos of the French Navy (EFMC, Lorient, France), 46 participants belonged to submarine crews from the French Navy (SC, Brest, France), and 24 participants belonged to the French armed forces biomedical research institute (IRBA, Brétigny-sur-Orge, France). Unlike the first two units (EFMC and SC) that included active-duty military service members only, participants from the IRBA unit were mainly (70%) civilian personnel of the French Army Ministry. The only criterion for inclusion was age (between 18 and 60 years). There was no exclusion criterion. After completion of the experiments, datasets related to 25 participants were discarded: four of them due to equipment failures, and 21 of them due to issues concerning identification either of participant or of experimental condition. Data from the remaining 156 participants (mean age: 26 years old, SD: 8.7; 138 males – 88%) were analyzed.

Procedure

Data were collected at the three unit sites, independently of any military operation or training. After reviewing the study description, participants provided written informed consent. Then, they completed the Freiburg Mindfulness Inventory (FMI) as self-report questionnaire of dispositional trait mindfulness[17,18]. Finally, the postural signal was collected using the FEETEST 6 platform (TECHNO CONCEPT®, France) in two conditions: eyes open (EO condition) and eyes closed (EC condition). Due to technical specifications of the FEETEST 6 platform, each sequence lasted 52 seconds. The participants were instructed to stand quietly with their arms hanging at their sides and head in a normal forward-facing position, while

focusing on a stationary target located at eye level approximately 2 meters away (in the EO condition).

Data management

A subset of the data (the training/validation set) was used for designing and selecting the models; it included 70% of the available data (109 subjects). The performances of the selected models were assessed with the remaining 30% of the data (the test set, 47 subjects). This guarantees that performance assessment is performed on data that are completely independent of the data used for training and selecting the models (Figure 1).

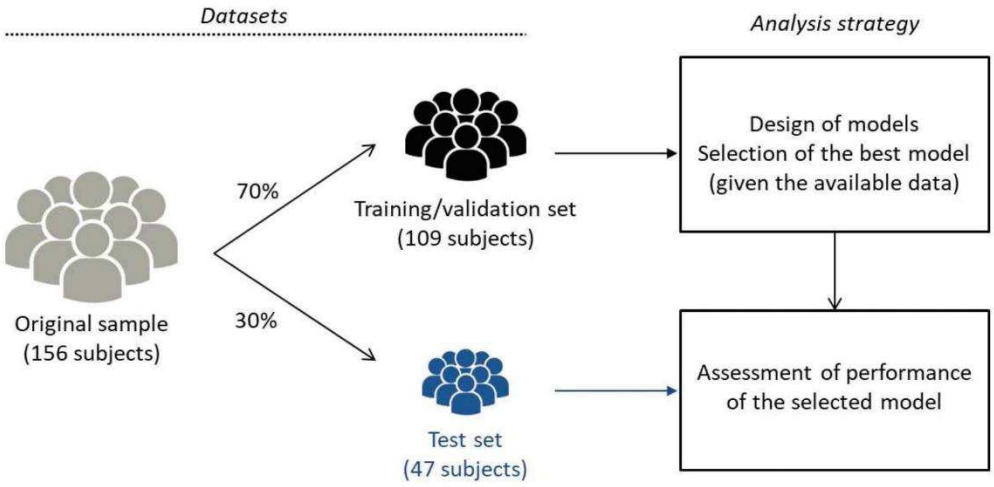


Figure 1 - Flowchart of datasets and analysis strategy. The original sample included data from 156 participants. Models of different complexities were designed, and the best model (given the available data) was selected by leave-one-out cross-validation with the training/validation set, a subset of the original sample including 70% of the available examples (109 subjects). The performance of the selected models was assessed on the remaining 30% of the available examples (47 subjects). Thus, model training and selection were exclusively based on the training/validation set, while the assessment of the performance of the selected models was performed on a completely different data set.

Measures

Trait mindfulness. The 14-item FMI assesses dispositional trait mindfulness by indexing facets of Presence (*i.e.* being aware of all experiences in the present moment) and Non-judgemental acceptance (*i.e.* understanding that things are not necessarily how one wishes them to be). This questionnaire is semantically independent of a meditation context and it is applicable to all population groups, in particular to those with no practice of mindfulness training.

The questionnaire is scored using a four-point scale, with responses ranging from 1 (rarely) to 4 (almost always). A total mindfulness score was computed by adding the rating for all items, except for the 13th item which was reversely scored[17,18]. The scale demonstrated acceptable levels of internal consistency in our sample (Cronbach's $\alpha = 0.80$). The total score of FMI was an integer quantitative variable, ranging from 14 to 56.

In addition, a binary categorical variable termed "mindfulness status" was computed; it takes the value *mindful* if the total FMI score was equal or larger than 39, and *non-mindful* otherwise. The threshold of 39 was used since it was the average score reported in the military population from which the French version of FMI was validated[17].

Postural sway. The FEETEST 6 (TECHNO CONCEPT®, France) includes four small independent platforms that measure the positions of the vertical ground reaction vector under the heel and the metatarsal, for each foot separately. Each of the four measurements is performed by three strain gauges with integrated rigid diaphragm positioned in a triangle facing heels and metatarsals. By averaging position of all the four vectors along antero-posterior and medio-lateral axes, the position of the Center of Pressure (CoP) of the whole body is computed. In other words, the CoP is the point of application of the vertical ground reaction force that is the sum of pressures acting on the part of the body that is in contact with the ground. During the recording, data were sampled at 40Hz and information were transmitted to the data collection software (POSTUREWIN 4©) via an USB connection.

Postural data processing

Postural data were first low-pass filtered with 10 Hz cut-off frequency using a fourth-order zero-phase-lag Butterworth filter. The values of the 16 individual-specific postural features were computed (see *Supplementary information* for detailed computation of the postural features). In order to ensure that all features have the same order of magnitude, they were

subsequently "z-score normalized" by subtracting their means and dividing by their standard deviation, so that each normalized feature had zero mean and unit standard deviation over the whole set of participants.

Strategies for data analysis

Regression *vs* classification approaches. The problem that we addressed was to find a deterministic relation, if any, between the postural signal and the trait mindfulness. To this end, we tested whether the postural features accounted for the FMI score, the two being quantitative variables. In addition, the "mindfulness status" (mindful *vs* non-mindful) was computed from the FMI score, thus considering trait mindfulness as a categorical response variable. Hence, depending on the response variable (FMI score or mindfulness status), two distinct problems were to be solved: a regression problem and a classification problem, respectively (see *Supplementary information* for detailed description of regression and classification approaches).

Linear and non-linear models. Multilinear regression and logistic regression were first performed because they are the simplest linear models for solving regression and classification problems, respectively.

In addition to linear models, we used Neural Networks (NN) for solving regression and classification problems (see *Supplementary information* for detailed presentation of machine learning techniques that were used, with emphasis on the NN model). NN models are a family of parameterized nonlinear functions that are particularly attractive for modeling nonlinear process, such as the relation between physiological and psychological phenomena[15]. Moreover, NN models are parsimonious, *i.e.* they require a smaller number of parameters than usual non-linear models such as polynomials for modeling with a given performance. This property turns

suitably designed NN models into particularly effective models with strong generalization ability.

Note that neural network with 0 hidden neuron is a multilinear model.

Model design

The goal was to find the best model, if any, to estimate the trait mindfulness from the postural features. The model should be as accurate as possible, given data used for training/validation, and should best generalize to unseen data. This problem was addressed in two steps: *(1)* selection of the postural features that are the most relevant to estimate the trait mindfulness, and *(2)* selection of the model complexity that provides the best generalization ability, given the data used for training/validation. After feature and model selection, the performance of each selected model (regression model or classifier) was estimated on a separate dataset (the test set) that was disjoint from the training/validation set.

All steps described below were performed using Matlab 2018b (The Mathworks®), including the Statistics and Machine Learning toolbox, the Deep Learning toolbox and custom scripts.

Feature selection. The purpose of feature selection is to identify irrelevant and redundant features that should be removed before designing models, in order to prevent overfitting[19].

For feature selection, the method used for selecting the set of relevant postural features for estimation of the response variable of interest (either FMI sore or mindfulness status) comprises three steps: *(1)* computing the candidate features, *(2)* ranking them in order of decreasing relevance to the response variable using the Orthogonal Forward Regression (OFR) algorithm, and *(3)* eliminating irrelevant features by the random probe method.

Cross-term computation. In addition to the 16 primary features (*i.e.* directly extracted from the postural signal), their pairwise products (excluding products of a primary feature by itself), called "cross-terms" (CT) were computed; the latter could potentially provide more relevant information than two primary features separately. Thus $n(n\text{-}1)/2$ secondary features, where n is the number of primary features, were generated: 120 secondary features were added to the 16 primary features, resulting in a total of 136 postural features.

OFR algorithm. The OFR algorithm[20] operates iteratively, given the feature vectors $\boldsymbol{f}_k$, $k \in [1 \ldots N]$ (N being the number of candidate features) and the response variable vector $\boldsymbol{\Omega}$ (Figure 2). All vectors are defined in observation space, whose dimension is equal to the number of examples.

1) All candidate features (including the "probe" vectors defined below) are ranked according to their correlations to the response variable. In observation space, the correlation c_k between the feature vector $\boldsymbol{f}_k$ and the response variable is the squared cosine of the angle between the feature and the response variable: $c_k = \cos^2(\boldsymbol{f}_k, \boldsymbol{\Omega})$. The most correlated feature (with the maximum squared cosine) is ranked first.
2) All remaining features and the response variable are orthogonalized with respect to the first feature, in order to eliminate the contribution of the latter to the response variable. Then, the first feature is stored and removed from the set, and the algorithm is iterated on the remaining orthogonalized features, until all candidate features are ranked.

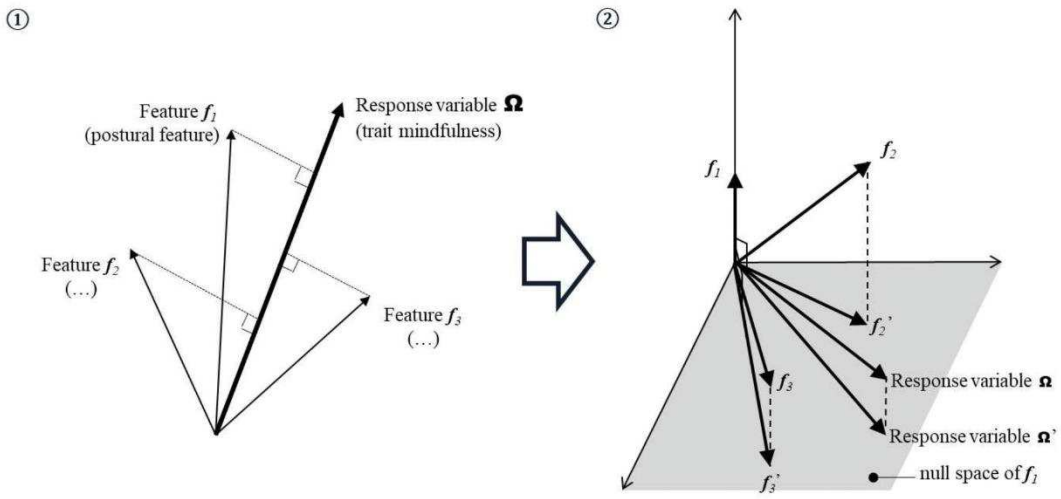


Figure 2 - An illustration of the Orthogonal Forward Regression (OFR) algorithm for feature ranking. The algorithm operates iteratively: 1) all candidate features are ranked according to their correlations to the response variable, namely the squared cosine of the angle between the feature and the response variable; the most correlated feature (with the maximum squared cosine) is ranked first; 2) all remaining features and the response variable are orthogonalized with respect to the first feature, in order to eliminate the contribution of the latter to the output; then, the first postural feature is stored and removed from the set of candidate features, and the algorithm iterates on the remaining orthogonalized features and response variable, until all features are ranked.

Random probe method. After feature ranking, feature selection was performed by the random probe method[21]. Specifically, 100 randomly drawn "probe" vectors were appended to the set of candidate features, and ranked together with the latter as described above. The higher the probability for a probe to rank better than a candidate feature, the lower the relevance of that candidate feature. For each candidate feature *i*, the cumulative probability $P_p(i)$ for a probe *p* to rank better than that feature was computed; $P_p(i)$ can be interpreted as the risk of keeping

feature *i* although it is irrelevant. All candidate features for which that risk is larger than a user-defined threshold were discarded. The threshold was chosen to be 0.10 in the EC condition for regression and classification; in the EO condition, the thresholds were chosen to be 0.05 and 0.20 for regression and classification, respectively (see *Suplemental Material* for detailed explanations of the interpretation and the choice of the threshold).

Model selection. The purpose of model selection is to select the model that is expected to generalize best, *i.e.* to have the smallest generalization error, given the available data. It was performed by Leave-One-Out (LOO) cross-validation, a method that provides an unbiased estimation of the generalization error of a model[22]. Two steps were performed: *(1)* among models with the same complexity (e.g. NN models with the same number of hidden neurons), trained with different initial parameter values, find the NN model with initial parameter values that achieves the lowest generalization error; *(2)* among models with different levels of complexity (e.g., for classification, the logistic model and NN classifiers with a variable number of hidden neurons), find the model that achieves the lowest generalization error.

Jacobian matrix. As a preliminary step, we discarded models that were obviously prone to overfitting by checking the rank of their Jacobian matrices. The Jacobian matrix of a NN model with q parameters $\{w_1, w_1, \ldots, w_q\}$, trained from a dataset of N examples, is the (N, q) matrix whose column i contains the values of the derivative of the model output with respect to parameter w_i. Hence, each column of the Jacobian matrix expresses the effect of the variation of a parameter on the model output. The rank of the Jacobian matrix is the number of linearly independent columns, *i.e.* the number of parameters whose effects on the output are linearly independent. If the Jacobian matrix does not have full rank (*i.e.* if its rank is not equal to q), it means that the effects, on the model output, of two parameters (or more) are not independent.

In other words, the model has too many parameters because some of them are redundant, so that overfitting is very likely to occur. Such a model should be discarded[23,24].

Root Mean Square Error. One could intuitively consider that model selection should be based on the minimum of the cost function $J(\boldsymbol{w})$ (Equation 1), because it reflects the distance between the model predictions and the measured values for the response variable.

The Root Mean Square Error (RMSE) is computed on the training/validation set as:

$$\mathrm{RMSE} = \sqrt{\frac{1}{N}\sum_{k=1}^{N}(r_k)^2} \qquad (1)$$

where r_k is the modeling error on example k, and where the summation is performed over all N examples of the training/validation set. However, the RMSE is not a relevant estimator of the generalization error because the modeling error on the training/validation set can be made as small as desired by just adding hidden neurons, which is detrimental to generalization. Thus, the value of RMSE is not a suitable criterion for model selection[23].

Leave-One-Out. Model selection was based on the comparison of the Leave-One-Out (LOO) score between candidate models of increasing complexity. For a given complexity, a LOO score is computed in N steps where N is the number of examples of the training/validation set ($N = 109$); at each step, one example of the training/validation set is withdrawn from the set, a model is trained (with a given set of initial parameter values) with the remaining N-1 examples; the prediction error on the withdrawn example is computed, and the LOO score of the model is computed as described below. In the present work, this procedure was iterated 1000 times, with 1000 different sets of initial parameter values. Finally, the model with the smallest LOO was stored as the "best" candidate model of the considered complexity. This

procedure was performed for complexities (number of hidden neurons) ranging from 0 hidden neuron (*i.e.* linear model) to 5 hidden neurons, as described in the *Results* section.

For regression, the LOO score of a model is computed as (Equation 2):

$$S_{LOO} = \sqrt{\frac{1}{N}\sum_{k=1}^{N}\left(r_k^{-k}\right)^2} \quad (2)$$

where r_k^{-k} is the prediction error on example k when it is withdrawn from the training set, the model having been trained on the remaining N-1 examples[23]. Thus the LOO score is an estimation of the generalization error of the model, given the training/validation data.

For classification, the LOO score is computed as follows: if the left-out example k is misclassified, the error r_k^{-k} is taken equal to 1, otherwise to 0. The LOO score is computed as (Equation 3):

$$S_{LOO} = \frac{1}{N}\sum_{k=1}^{N} r_k^{-k} \quad (3)$$

The sum on the right-hand side is the number of misclassification errors, hence the LOO score is an estimation of the misclassification rate of the classifier, given the training/validation data.

Assessment of the model performance in the classification approach

ROC curve and related indices. When solving a classification problem with two classes (mindful and non-mindful), quantifying the model performance can be achieved in a number of ways. Performance indices classically include *(i)* the accuracy (*i.e.* percentage of examples that are correctly classified, Equation 4) or, equivalently, the misclassification rate (1-accuracy), *(ii)* the sensitivity (*i.e.* the percentage of examples of the *mindful* class – considered as the "positive" class – that are correctly assigned, also called true positive rate, Equation 5), and *(iii)* the specificity (*i.e.* the percentage of examples of the *non-mindful* class that are correctly assigned, Equation 6):

$$\text{Accuracy} = \frac{\text{True } \textit{mindful} \text{ examples} + \text{True } \textit{non-mindful} \text{ examples}}{\text{Total number of examples}} \quad (4)$$

$$\text{Sensitivity} = \frac{\text{True } \textit{mindful} \text{ examples}}{\text{Total number of } \textit{mindful} \text{ examples}} \quad (5)$$

$$\text{Specificity} = \frac{\text{True } \textit{non-mindful} \text{ examples}}{\text{Total number of } \textit{non-mindful} \text{ examples}} \quad (6)$$

The Receiver Operating Characteristic (ROC) curve depicts graphically the relation between sensitivity and $(1 - specificity)$ (*i.e.* percentage of examples of the "non-mindful" class that are (incorrectly) assigned to the "mindful" class, also called false positive rate), at various thresholds. Each threshold value represents the decision boundary, within the range $[0,1]$, for predicting whether an example belongs to the "mindful" class: for instance, an example is classified as "mindful" if the corresponding output of the model is above threshold, otherwise it is considered as "non-mindful". The area under curve (AUC) of the ROC curve quantifies the ability of the model to correctly assign an example to the "mindful" class. A value of 1 denotes perfect classification performance, whereas a value below 0.5 means that the model does not perform better than a random classifier (defined below)[25].

Random classifier. In addition to computing the above performance indices, it is useful to compare the results of the selected classifier to those of a simple-minded "baseline classifier" in order to ascertain that the results are acceptable. Here we investigated whether there exists a deterministic relation between the posture and the trait mindfulness, both by regression and by classification. In the classification approach, we tested whether mindfulness status (mindful *vs* non-mindful) can be inferred from the selected postural features. If the posture is not related to

the trait mindfulness at all, the selected model should not perform better than chance. Consequently, in the present work, the most suitable baseline model is a random classifier. Briefly, a random classifier assigns each example randomly to one of the C classes with probability $1/C$, thereby having an accuracy of $1/C$. For a two-class classifier (e.g. mindful *vs* non-mindful), the random classifier will have 50% accuracy and any classifier whose accuracy is smaller than 50% is not acceptable.

Results

Overall summaries

Table 1 summarizes the basic statistics on demographic (age and gender) and biometric (weight and height) measures for the three military units where examples originated from, and for the two subsets of data we created from the original sample (training/validation and test sets).

Table 1 - Summary of demographic (age and gender) and biometric (weight and height) data for the three military units from which the examples originated, and for the training/validation and test sets. These data pertain to the 156 subjects selected from the study (see *Participants* section).

	Variables							
	Age (years)		**Gender (males)**		**Weight (kg)**		**Height (cm)**	
	M	SD	n	%	M	SD	M	SD
Total (N=156)	26	9	138	88	74	10	177	8
Military unit								
EFMC (N=99)	22	3	99	100	74	7	178	6
SC (N=33)	28	7	31	94	78	13	177	8
IRBA (N=24)	40	12	8	33	67	12	169	8
Training/validation set (N=109)	26	8	99	91	74	10	177	8
Test set (N=47)	27	10	39	83	73	9	175	8

N=number of subjects; M=mean; SD=standard deviation; n=number of males; %=proportion of males; EFMC=Ecole des fusiliers marins et commandos; SC=Submarine crew; IRBA=French armed forces biomedical research institute;

Table 2 reports the score of trait mindfulness, as assessed with the FMI questionnaire, for the three military units, and for the training/validation and test sets. For the variable "mindfulness status" (see *Method* section for a description of how it was computed), 71% of examples were labelled as "mindful" and that proportion was similar in the training/validation ($N_{mindful}$=77) and test sets ($n_{mindful}$=33).

Table 2 - Score of trait mindfulness, as assessed with the Freiburg Mindfulness Inventory, for the three military units from which the examples originated, and for the training/validation and test sets. These data pertain to the 156 subjects selected from the study (see *Participants* section).

	Freiburg Mindfulness Inventory	
	M	SD
Total (N=156)	41	6
Military unit		
EFMC (N=99)	43	5
SC (N=33)	42	5
IRBA (N=24)	37	7
Training/validation set (N=109)	42	6
Test set (N=47)	41	6

N=number of subjects; M=mean; SD=standard deviation; EFMC=Ecole des fusiliers marins et commandos; SC=Submarine crew; IRBA=French armed forces biomedical research institute;

Selected features

The postural features that were selected as relevant to estimate the trait mindfulness (as described in the *Feature Selection* section) are presented in Table 3.

Only cross-terms (*i.e.* pairwise products of primary features) were selected. The number of selected features varied depending on the approach (classification or regression) and the condition (EC or EO). It should be noted that, in the EC condition, the two most relevant selected features were the same for classification and regression. By contrast, in the EO condition, features that were selected completely differed between classification and regression approaches.

Table 3 – Results of feature selection for the regression and classification approaches, in Eyes closed and Eyes open conditions, separately. A detailed description of the postural features is provided in *Supplementary information*.

	Selected features
Regression	
Eyes closed condition	Mean-ML × log-Alpha-AP Mean-ML × PF95AP Beta-ML × log-Alpha-ML
Eyes open condition	MP3 × Beta-ML
Classification	
Eyes closed condition	Mean-ML × log-Alpha-AP Mean-ML × PF95AP
Eyes open condition	Zero-cross-V-AP × Beta-AP Mean-ML × log-slope-MP Mean-ML × log-Alpha-AP MP3 × log-Power-ML MP3 × log-Alpha-AP

Selected models

Figure 3 shows the LOO score and the training RMSE of the models on which the LOO method was applied (*i.e.* models whose Jacobian matrix have full rank) for the regression approach, in EC and EO conditions separately. As expected, the RMSE decreases when the model complexity (number of hidden neurons) increases, from the multilinear model (0 hidden neuron) upward. By contrast, the LOO score computed as described above in the *Leave-One-Out* section goes through a minimum for the NN model including a single hidden neuron, and subsequently increases, both in the EC condition and in the EO condition. Therefore, the NN model including a single hidden neuron was selected as the best model, given the training/validation data, to solve the regression problem in both conditions.

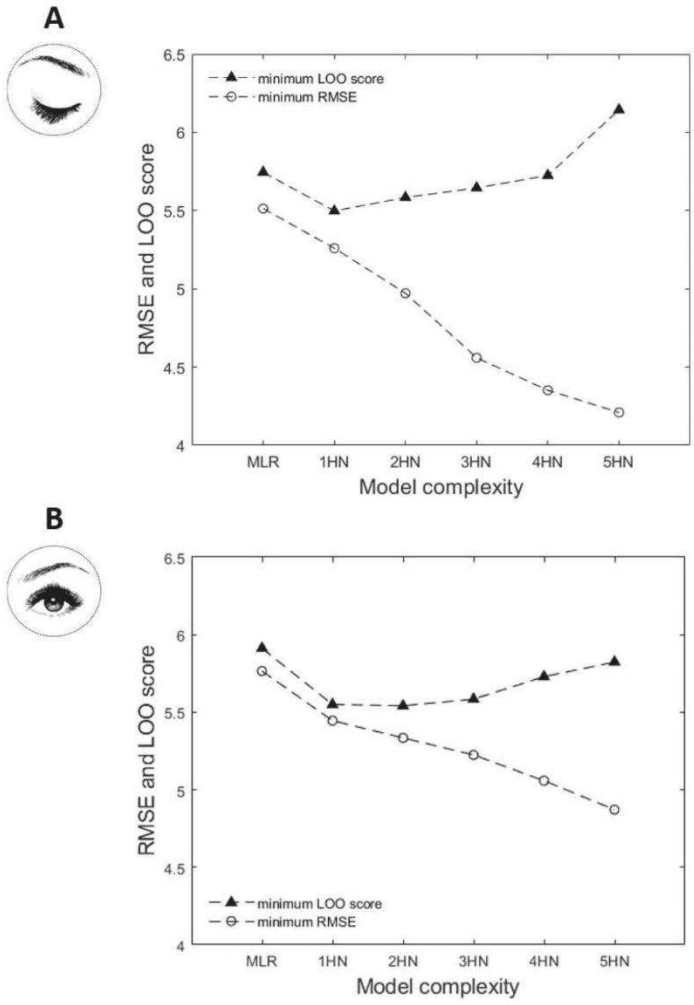
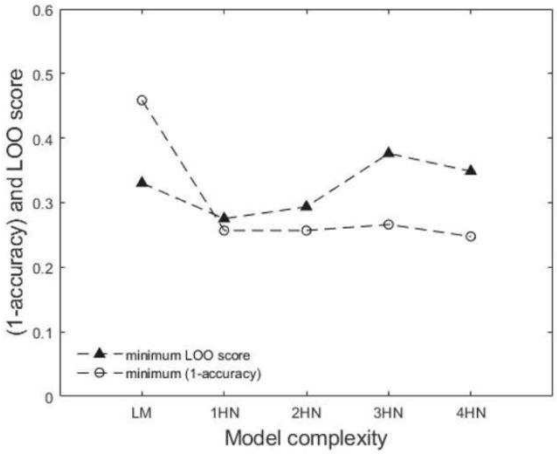


Figure 3 - In the regression approach, variation of the Leave-One-Out (LOO) score and of the Root Mean Square Error (RMSE) on the training set as a function of model complexity (MLR: multilinear regression; *n*HN: neural network (NN) with *n* hidden neurons ($n \neq 0$)), (A) in Eyes closed (EC) condition and (B) in Eyes open (EO) condition. The LOO score (estimation of the generalization error given the training/validation data) was minimum for the NN model including a single hidden neuron, both in the EC condition and in the EO condition. Therefore, this model complexity was selected to solve the regression problem in both conditions.

Figure 4 shows the LOO score and the misclassification rate ($1 - accuracy$) of the models on which the LOO method was applied (*i.e.* models whose Jacobian matrix have full rank) for the classification approach, in EC and EO conditions separately. As expected, the misclassification rate decreases when the model complexity increases, from the logistic model (0 hidden neuron) upward. By contrast, the LOO score goes through a minimum for the NN model including a single hidden neuron in the EC condition, and subsequently increases with respect to model complexity (Figure 4A). Therefore, the NN model including a single hidden neuron was selected as the best model, given the experimental data, to solve the classification problem in the EC condition. In the EO condition, the LOO score is minimum for the NN model including three hidden neurons and remains higher with the logistic model and other NN models. However, the choice between the NN model including 3 hidden neurons and the NN model including a single hidden neuron is not perfectly clear because the LOO scores were not very different (Figure 4B). In such a case, it is advantageous to select the simplest model *i.e.* with the lowest complexity. Therefore, the NN model including a single hidden neuron was selected as the best model, given the experimental data, to solve the classification problem in the EO condition.

A


0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0
(1-accuracy) and LOO score
minimum LOO score
minimum (1-accuracy)
LM
1HN
2HN
3HN
4HN
Model complexity

B

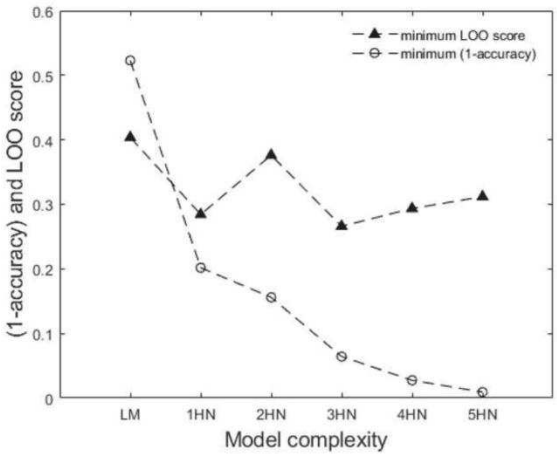

0.6
0.5
0.4
0.3
0.2
0.1
0
(1-accuracy) and LOO score
minimum LOO score
minimum (1-accuracy)
LM
1HN
2HN
3HN
4HN
5HN
Model complexity

Figure 4 – In the classification approach, variation of the Leave-One-Out (LOO) score and of the misclassification rate $(1 - accuracy)$ as a function of model complexity (LM: logistic model; nHN: neural network (NN) with n hidden neurons ($n \neq 0$)), (A) in Eyes closed (EC) condition and (B) in Eyes open (EO) condition. In the EC condition, the LOO score is minimum with the NN model including a single hidden neuron. Therefore, the NN model including a single hidden neuron was selected to solve the classification problem in the EC condition. In the EO condition, the LOO score is minimum for the NN model including three hidden neurons. However, the choice between the NN model including 3 hidden neurons and the NN model including a single hidden neuron is not perfectly clear because the LOO scores are not very different. Therefore, the simplest model *i.e.* the NN model including a single hidden neuron was selected as the best model, given the experimental data, to solve classification problem in the EO condition.

Model performance

Table 4 shows the performance of the models that were selected for solving the regression problem, in EO and EC conditions separately. Two performance indices are reported: *(i)* the RMSE (see *Method* section for a detailed description) and *(ii)* the Pearson correlation coefficient between the model predictions and the measured values of the FMI score. On the test set (disjoint from the training/validation set), the lower the RMSE and the higher the correlation coefficient, the better the model generalization ability, given the available test data. In the EC condition, the RMSE is very similar on the test set and on the training/validation set, which proves that the model does not overfit the training data. Moreover, the model predictions and the measured values of the FMI score are positively correlated, both on the training/validation set and on the test set. Therefore, such a model is acceptable, albeit with a relatively small value of the correlation coefficient. By contrast, in the EO condition, the RMSE on the test set is

much larger than on the training/validation set, which shows that the models overfit the training data. Additionally, on the test set the correlation coefficient between the model predictions and the measured values for FMI score is negative. Taken together, these findings show that the model is unacceptable. To summarize, our findings show that, given the available experimental data, the regression model trained from postural data collected in EC condition, with the selected postural features, performs correctly, while the regression model trained from postural data collected in EO condition does not, all other things being equal.

Table 4 – Performance of the models that were selected for solving the regression problem, in the Eyes closed condition and in the Eyes open condition. Two indices of performance are reported: *(i)* the Root mean square error (RMSE), and *(ii)* the Pearson correlation coefficient *r* between the model predictions and the measured values for the Freiburg Mindfulness Inventory score. Results are presented separately for the training/validation set and the test set.

	RMSE	**Correlation** *r (p-value)*
Eyes closed condition		
Training/validation set	5.26	.49 (<0.001)
Test set	5.34	.42 (<0.01)
Eyes open condition		
Training/validation set	5.47	.44 (<0.001)
Test set	6.87	-.26 (0.07)

RMSE= Root mean square error;

Table 5 shows the performance of the NN model including a single hidden neuron for solving the classification problem in the EC condition. The accuracy of the NN model on the

test set (74%) is almost the same as for the training/validation set (77%), highlighting the good generalization ability of the model. The accuracy of the NN model is much higher than the performance of the baseline classifier that was defined with 50% accuracy (see *Method* section for detailed explanations).

Table 5 - Performance of the NN model including a single hidden neuron when solving the classification problem in the Eyes closed condition. Results are reported separately for the training/validation set and the test set.

	Performance indices			
	Accuracy	**Sensitivity**	**Specificity**	**AUC**
Training/validation set	77%	96%	31%	0.63
Test set	74%	97%	21%	0.63

AUC=area under curve

Table 6 shows the performance of the NN model with a single hidden neuron for solving the classification problem in the EO condition. The NN model has 80% accuracy on the training/validation set, but the accuracy drops to 64% on the test set.

Table 6 - Performance of the NN model with a single hidden neuron when solving the classification problem in the Eyes open condition. Results are reported separately for the training/validation set and the test set.

	Performance indices			
	Accuracy	**Sensitivity**	**Specificity**	**AUC**
Training/validation set	80%	94%	47%	0.69
Test set	64%	85%	14%	0.50

AUC=area under curve

Regression and classification approaches showed that model performance on the training/validation set was quite similar in EC and EO conditions, but on the test set was much lower in the EO condition than in the EC condition. In other words, the model generalization ability was worse in the EO condition than in the EC condition.

Discussion

In this study, we tested the enhanced body awareness hypothesis in trait mindfulness by investigating the relation between the trait mindfulness and the posture. The postural signal, as a new objective measure of body awareness, was probed to test whether it enables to estimate the trait mindfulness. Specifically, we tested whether the selected postural features enabled *(i)* to estimate the FMI score (regression approach), and *(ii)* to discriminate between mindful and non-mindful participants (classification approach). We show that NN models designed from postural data collected in EC condition successfully estimate the mindfulness status (with 74% accuracy) and the FMI score from the selected postural features. This result supports the hypothesis that there exists a deterministic relation between the posture and the trait mindfulness.

Moreover, we explored how the body awareness engagement affects the relation between the posture and the trait mindfulness. Body awareness is more strongly engaged when postural control rests on extra-visual information only (from vestibular and somatosensory systems), than when visual cues are available. Body awareness engagement was experimentally controlled by instructing participants either to keep their eyes closed (EC condition) or to keep their eyes open (EO condition). We report a condition effect on the model performance: a model trained from data collected in EC condition estimates the trait mindfulness from the selected postural features more accurately than a model trained from data collected in EO condition (74% vs 64% accuracy). In other words, the deterministic relation between the posture and the trait mindfulness emerges as a function of the body awareness engagement. In addition, the selection procedure showed that the reliability of postural features (when estimating the trait mindfulness) increased with body awareness engagement: in the EC condition, the same best two postural features were selected for solving the regression and the classification problems.

By contrast, in the EO condition, postural features that were selected fully differed between classification and regression. In summary, our empirical evidence highlights that the trait mindfulness is associated with higher body awareness engagement in postural control, thus providing substantial support to the enhanced body awareness hypothesis in mindfulness.

Although the trait mindfulness was associated with enhanced body awareness, our findings do not allow inferring any causal relationship between mindfulness and body awareness. Such a limitation is particularly important to consider if mindfulness is operationalized as training in the form of brief interventions (e.g. Mindfulness Based Stress Reduction, Mindfulness-Based Cognitive Therapy) or long-term meditation practice. Only studies that will experimentally manipulate mindfulness will provide evidence, if any, that mindfulness improves body awareness as assessed with posture analysis. Such an effect of the mindfulness practice on body awareness has already been reported[4] but needs to be extended to the posture.

Psychological studies classically assess the trait mindfulness by means of self-report instruments[26]. Yet, this approach raises methodological concerns because self-report measures may be vulnerable to limitations of introspection and social-desirability biases[27-29]. Attempting to address this issue, several behavioral measures were recently developed but reported mixed findings. In line with the enhanced body awareness hypothesis, they are mainly based on the subjective report of bodily indicators (such as heartbeat tracking, breath counting, etc.)[4,30]. On the basis of our results, we propose the posture as a promising candidate that could be used as an objective measure of trait mindfulness. The present work has taken the first step by highlighting a deterministic relation between the trait mindfulness and the posture. The point to note is that inferring the trait mindfulness from the postural signal should be considered with caution, because such a psychophysiological relation was experimentally established within well-defined conditions. Hence, further investigations are needed to test whether the postural signal co-varies with the trait mindfulness across many different experimental contexts[15]. In

this perspective, researchers are encouraged to use techniques from the field of machine learning[31] that could lead to better modeling of complex psychophysiological processes characterizing mindfulness.

References

1 Gu, J., Strauss, C., Bond, R. & Cavanagh, K. How do mindfulness-based cognitive therapy and mindfulness-based stress reduction improve mental health and wellbeing? A systematic review and meta-analysis of mediation studies. *Clinical psychology review* **37**, 1-12 (2015).

2 Hölzel, B. K. *et al.* How does Mindfulness meditation work? Proposing mechanisms of action from a conceptual and neural perspective. *Perspectives on Psychological Science* **6**, 537-559 (2011).

3 Verdonk, C., Trousselard, M., Canini, F., Vialatte, F. & Ramdani, C. Toward a Refined Mindfulness Model Related to Consciousness and Based on ERP. *Perspectives on Psychological Science* **(in press)**, doi:10.31234/osf.io/d5s7w (postprint) (2020).

4 Treves, I. N., Tello, L. Y., Davidson, R. J. & Goldberg, S. B. The relationship between mindfulness and objective measures of body awareness: A meta-analysis. *Scientific reports* **9**, 1-12 (2019).

5 Mehling, W. E. *et al.* Body awareness: construct and self-report measures. *PloS one* **4**, e5614 (2009).

6 Craig, A. D. How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Nature reviews. Neuroscience* **3**, 655-666 (2002).

7 Tuthill, J. C. & Azim, E. Proprioception. *Current Biology* **28**, R194-R203 (2018).

8 Brown, K. W. & Ryan, R. M. The benefits of being present: Mindfulness and its role in psychological well-being. *Journal of Personality and Social Psychology* **84**, 822-848, doi:10.1037/0022-3514.84.4.822 (2003).

9 Hanley, A. W., Mehling, W. E. & Garland, E. L. Holding the body in mind: Interoceptive awareness, dispositional mindfulness and psychological well-being. *Journal of psychosomatic research* **99**, 13-20 (2017).

10 Mehling, W. E. *et al.* The Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness (MAIA). *PLoS One* **7**, e48230, doi:10.1371/journal.pone.0048230 (2012).

11 Amboni, M., Barone, P. & Hausdorff, J. M. Cognitive contributions to gait and falls: evidence and implications. *Movement disorders* **28**, 1520-1533 (2013).

12 Fitzpatrick, R. & McCloskey, D. I. Proprioceptive, visual and vestibular thresholds for the perception of sway during standing in humans. *The Journal of physiology* **478**, 173-186 (1994).

13 Forbes, P. A., Chen, A. & Blouin, J. S. in *Handbook of clinical neurology* Vol. 159 61-83 (Elsevier, 2018).

14 Yamamoto, T. *et al.* Universal and individual characteristics of postural sway during quiet standing in healthy young adults. *Physiological reports* **3** (2015).

15 Cacioppo, J. T. & Tassinary, L. G. Inferring psychological significance from physiological signals. *American psychologist* **45**, 16 (1990).

16 Geman, S., Bienenstock, E. & Doursat, R. Neural networks and the bias/variance dilemma. *Neural computation* **4**, 1-58 (1992).

17 Trousselard, M. *et al.* Validation of a French version of the Freiburg Mindfulness Inventory - short version: relationships between Mindfulness and stress in an adult population. *BioPsychoSocial Medicine* **4**, 1-11 (2010).

18 Walach, H., Buchheld, N., Buttenmüller, V., Kleinknecht, N. & Schmidt, S. Measuring mindfulness - the Freiburg Mindfulness Inventory (FMI). *Personality and Individual Differences* **40**, 1543-1555 (2006).

19 Guyon, I. & Elisseeff, A. An introduction to variable and feature selection. *J Mach Learn Res* **3**, 1157-1182 (2003).

20 Chen, S., Billings, S. A. & Luo, W. Orthogonal least squares methods and their application to non-linear system identification. *International Journal of control* **50**, 1873-1896 (1989).
21 Stoppiglia, H., Dreyfus, G., Dubois, R. & Oussar, Y. Ranking a random feature for variable and feature selection. *J Mach Learn Res* **3**, 1399-1414 (2003).
22 Vapnik, V. *The nature of statistical learning theory*. (Springer science and business media, 2013).
23 Dreyfus, G. *Neural networks: methodology and applications*. (Springer Science and Business Media, 2005).
24 Zhou, G. & Si, J. A systematic and effective supervised learning mechanism based on Jacobian rank deficiency. *Neural computation* **10**, 1031-1045 (1998).
25 Bradley, A. P. The use of the area under the ROC curve in the evaluation of machine learning algorithms. *Pattern recognition* **30**, 1145-1159 (1997).
26 Sauer, S. *et al.* Assessment of mindfulness: Review on state of the art. *Mindfulness* **4**, 3-17, doi:10.1007/s12671-012-0122-5 (2013).
27 Baumeister, R. F., Vohs, K. D. & Funder, D. C. Psychology as the science of self-reports and finger movements: Whatever happened to actual behavior? *Perspectives on Psychological Science* **2**, 396-403 (2007).
28 Grossman, P. Defining mindfulness by how poorly I think I pay attention during everyday awareness and other intractable problems for psychology's (re) invention of mindfulness: Comment on Brown et al.(2011). *Psychological Assessment* **23**, 1034-1040 (2011).
29 Van Dam, N. T. *et al.* Mind the hype: A critical evaluation and prescriptive agenda for research on mindfulness and meditation. *Perspectives on psychological science* **13**, 36-61 (2018).
30 Wong, K. F., Massar, S. A. A., Chee, M. W. L. & Lim, J. Towards an objective measure of mindfulness: Replicating and extending the features of the breath-counting task. *Mindfulness* **9**, 1402-1410 (2018).
31 Yarkoni, T. & Westfall, J. Choosing prediction over explanation in psychology: Lessons from machine learning. *Perspectives on Psychological Science* **12**, 1100-1122 (2017).

Supplementary information

1) The biomechanical modeling framework of standing posture

Generally speaking, the ability of humans to stand requires a balance control, because standing erect is inherently an unstable situation. Two thirds of the body mass is located in the upper two thirds of the body, and, in addition to possible exogenous disturbances, endogenous factors such as breathing, heartbeat and intrinsic noise in sensory and motor systems cause continual disturbances[1,2].

In the simplest biomechanical description of standing, the body is viewed as an "inverted pendulum"[3]: the center of mass (CoM), which is the point where the resultant $\vec{G}$ of all the gravity forces acting on the body is applied[2], moves continuously in anterior-posterior and medio-lateral directions with respect to the ankle (Figure 1).

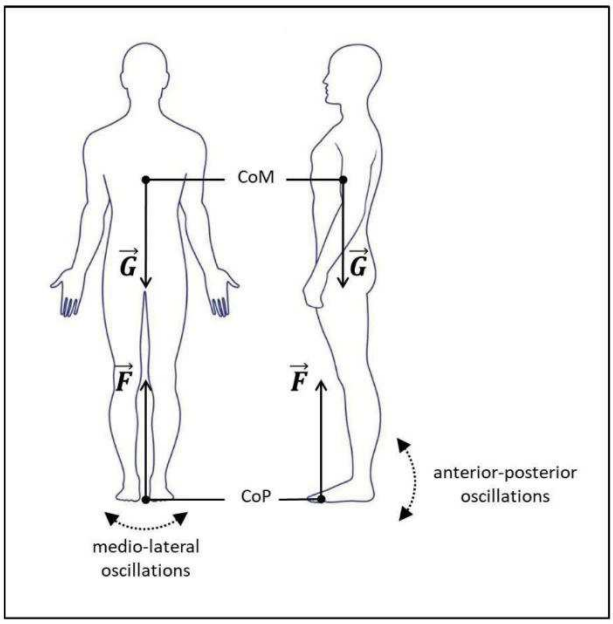


Figure 1 - Biomechanical model of standing posture. Center of mass (CoM); center of pressure (CoP); vertical ground reaction force vector $\vec{F}$; gravitational vector $\vec{G}$.

The oscillations of body posture need to be controlled in order to prevent falling. For this purpose, three major sensory sources are involved: the visual system, the vestibular system, and the somatosensory system; the latter includes a multitude of peripheral sensors (e.g. joint mechanoreceptors, muscle spindles, cutaneous baroreceptors, etc.). The postural controller integrates body information from these multiple sensory sources, and orientates the whole body segment relative to gravitational vector $\vec{G}$ in using peripheral effectors such as muscles that act around the ankle[1].

In practice, a simple and affordable technique to assess postural control is the static posturography, in which individuals are instructed to maintain quiet stance on a fixed support surface (force platform) with their eyes open or closed. Sway movements of the body are recorded through the trajectory of the center of pressure (CoP) on the force platform, which can be visualized in a horizontal plane with the statokinesigram (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**).

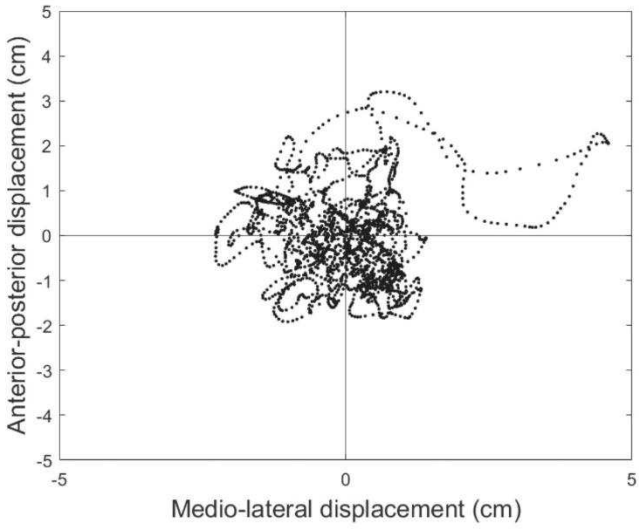


Figure 2 - Example of statokinesigram that was collected on Eyes closed condition, after data filtering and normalization. The statokinesigram displays the time series of the center of pressure position along medio-lateral (x axis) and anterio-posterior (y axis) axes. It should be noted that origin of axes corresponds to the midpoint between both internal malleolus.

The CoP is the point of application of the vertical ground reaction force vector $\vec{F}$, which is the sum of pressures acting on the part of the body that is in contact with the ground[2]. Even though the CoP strictly does not coincide with the projection of the CoM onto the ground (Figure 1), it is usually assumed that the former reflects the latter during quiet standing[4]. Thus, analysis of posturography provides useful insight about the control process of postural balance during quiet standing[5].

2) Computation of postural features

This section summarizes the computation of the 16 primary features that were extracted from the postural signal. Data was first low-pass filtered with a 10 Hz cutoff frequency by a fourth-ordered zero-phase-lag Butterworth filter. The values of all 16 postural features were subsequently computed, for each participant and for each condition (Eyes closed and Eyes open) separately[6].

Mean-ML and Mean-AP. The features Mean-ML and Mean-AP are the mean positions of the center of pressure (CoP) along medio-lateral (CoP-ML) and anterior-posterior (CoP-AP) axes, respectively. These features are defined as follows:

$$Mean - ML = \frac{1}{P}\sum_{p=1}^{P} \text{CoP-ML}_p \quad (1)$$

$$Mean - AP = \frac{1}{P}\sum_{p=1}^{P} \text{CoP-AP}_p \quad (2)$$

where p is the sampling index that ranges from 1 to P.

log-LNG. The feature log-LNG is the log of the total length (in millimeters) of the CoP trajectory on the horizontal plane. This feature is obtained as follows:

$$log - LNG = \log \sum_{p=1}^{P-1} D_p \quad (3)$$

where D_p is the length of the CoP trajectory between two sampling indices (p and $(p+1)$):

$$D_p = \left[\left(\text{CoP-ML}_{p+1} - \text{CoP-ML}_p\right)^2 + \left(\text{CoP-AP}_{p+1} - \text{CoP-AP}_p\right)^2\right]^{1/2} \quad (4)$$

Zero-cross-V-AP : The instantaneous speed of the CoP is the speed between two sampling times (p and $(p+1)$), which is computed by dividing the distance D_p by the sampling period $T = 25$ms. The velocity profile depicts the instantaneous speed of the CoP as a function of time.

The feature Zero-cross-V-AP is the total number of events that are defined as the instants of time when the CoP-AP velocity profile crosses zero (**Figure 3**), where postural data was first low-pass filtered with a 2.5 Hz cutoff frequency.

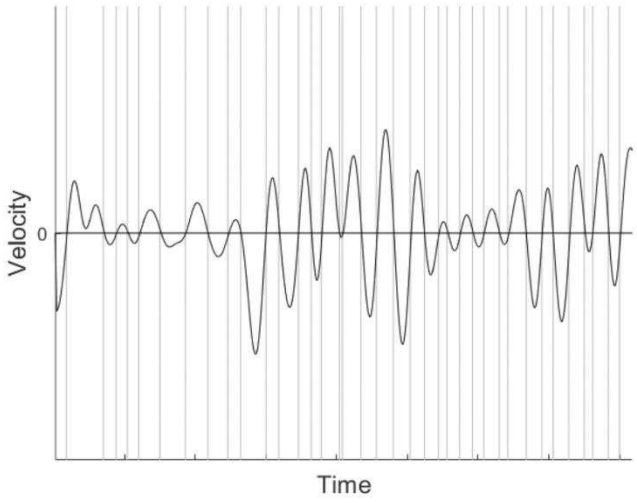


Figure 3 - Velocity profile of the center of pressure along the anterior-posterior axis. Vertical lines represent instants of time when the velocity profile crosses zero. Zero-cross-V-AP is the total number of zero-cross events in the time-span of recording.

log-Alpha-ML, log-Alpha-AP, Beta-ML and Beta-AP. These features are related to the parameters α and β of the probability density function of the Gamma distribution, denoted $p(x)$, which is formulated in general terms as:

$$p(x) = \frac{1}{\Gamma(\alpha)\beta^{\alpha}} x^{\alpha-1} e^{-\frac{x}{\beta}} \quad (5)$$

where x is the inter-zero-cross interval in the velocity profile, *i.e.* the interval between two zero-cross events (see above definition of the feature Zero-cross-V-AP as example). Specifically, x_{ML} and x_{AP} are the inter-zero-cross intervals in the velocity profiles on ML and AP axes, respectively. The features are defined as follows:

$$log - Alpha - ML = \log \alpha_{ML}$$

$$log - Alpha - AP = \log \alpha_{AP}$$

$$Beta - ML = \beta_{ML}$$

$$Beta - AP = \beta_{AP}$$

MP3 and log-slope-MP. These features are defined using the so-called "sway density", which is computed by counting the number of consecutive points of the statokinesigram that, for each time instant, fall inside a circle of radius *R* centered at the current CoP point. The sway density curve (SDC) depicts the variations with time of the length of the time intervals (in seconds) during which the CoP trajectory stays within a circle of radius *R* centered at the current CoP location. The SDC often exhibits an oscillatory waveform, which means that the CoP stays around a location for a period of time corresponding to a peak of the oscillatory SDC waveform and then migrates to another location (Figure 4).

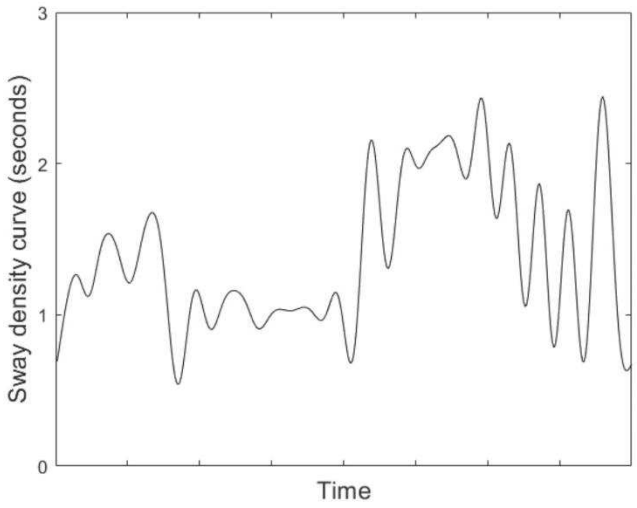


Figure 4 - Sway density curve (SDC) that depicts the variation in time of the length of the time intervals (in seconds) during which the CoP trajectory stays within a circle of radius R=3mm centered at the CoP location. The SDC exhibits a regular alternation of peaks and troughs: the peaks correspond to periods of time in which the CoP stays around a location, and the troughs correspond to periods of time in which the CoP migrates to another location.

After computing the SDC, the peak detection was performed. The MP3 feature is the mean of peak amplitudes (in seconds) of the SDC waveform for R = 3mm:

$$\mathrm{MP3} = \frac{1}{I}\sum_{i=1}^{I} \mathrm{peak}_i \qquad (6)$$

where I is the total number of peaks in the time-span of recording, and peak_i denotes the amplitude of the i-th peak of the SDC.

Thus, the larger the value of MP3, the longer the CoP trajectory stays locally. MP indices for other values of R can be obtained similarly (e.g. MP2 for R = 2mm, etc.).

The feature log-Slope-MP is the log of the slope of the line obtained by linear regression of MP *vs*. R from 2 mm to 5 mm.

log-Power and log-Power-ML. The feature log-Power is the log of total power (in mm^2) of the signal that describes the variation in time of the CoP position on the horizontal plane.

The feature log-Power is obtained as the integrated area of the power spectral density function from 0.15 Hz to 5 Hz. Denoting the discrete power spectrum density function by $G(f_m)$, the increment frequency by $\delta f = 0.15$ Hz, the feature log-Power is defined as follows:

$$log - Power = \log \sum_{m=1}^{m=98} G(f_m)\delta f \quad (7)$$

where $f_m = 0.15 + (m-1)\delta f$ and m the increment number that ranges from 1 to 98.

The feature log-Power-ML is the log of the total power of the signal that describes the variation in time of the CoP position along the medio-lateral axis. The feature log-Power-ML is computed similarly to the feature log-Power.

PF95AP. The feature PF95AP is the frequency (in Hz) where 95% of the total power of the signal describing the variation in time of the CoP position along the anterior-posterior axis is found.

The smallest discrete value *v* which satisfies the following equation is calculated:

$$\sum_{m=1}^{m=v} G(f_m)\delta f \geq 0.95 * \text{Power} \quad (8)$$

By using obtained *v*, PF95AP is defined as follows:

$$PF95AP = v\delta f \quad (9)$$

log-MV, log-MV-AP and log-MV-ML. These features are the log of the mean velocity (in $mm.sec^{-1}$) of the CoP on the horizontal plane, along the anterior-posterior axis and the medio-lateral axis, respectively. They are defined as follows:

$$log\ -MV = \log\frac{LNG}{P \times T} \quad (10)$$

$$log\ -MV - AP = \log\frac{1}{P \times T}\sum_{p=1}^{P-1}\left|\text{CoP-AP}_{p+1} - \text{CoP-AP}_{p}\right| \quad (11)$$

$$log\ -MV - ML = \log\frac{1}{P \times T}\sum_{p=1}^{P-1}\left|\text{CoP-ML}_{p+1} - \text{CoP-ML}_{p}\right| \quad (12)$$

where LNG is the total length of CoP trajectory on the horizontal plane (see description of *log-LNG* feature above), p is the sampling index ranging from 1 to *P*, and *T* is the sampling period = 25ms.

Table 1 summarizes the basic statistics of the 16 postural primary features that were extracted from the postural signal.

Table 1 - Means (M) and standard deviations (SD) prior to standardization of the 16 primary postural features in the original sample (N=156), on Eyes closed and Eyes open conditions.

	Conditions	
Postural features (unit)	*Eyes closed* (M ± SD)	*Eyes open* (M ± SD)
MP3 (sec)	2.17 ± 0.99	3 ± 1.71
Mean-AP (mm)	41.52 ± 18.45	40.51 ± 19.29
Mean-ML (mm)	-1.27 ± 8.53	-1.37 ± 7.54
Zero-cross-V-AP	112.28 ± 15.62	107.89 ± 15.24
Beta-ML	0.14 ± 0.05	0.14 ± 0.05
log-Alpha-ML	0.24 ± 0.18	0.24 ± 0.18
log-Alpha-AP	0.29 ± 0.18	0.26 ± 0.17
Beta-AP	0.17 ± 0.05	0.17 ± 0.05
log-slope-MP	0.20 ± 0.63	0.54 ± 0.69
log-LNG	6.12 ± 0.31	5.91 ± 0.33
log-MV	2.19 ± 0.31	1.97 ± 0.33
log-MV-ML	1.29 ± 0.38	1.24 ± 0.42
log-MV-AP	1.99 ± 0.31	1.70 ± 0.30
log-Power	3.20 ± 1.17	2.95 ± 1.4
log-Power-ML	2.77 ± 0.79	2.76 ± 0.86
PF95AP	1.02 ± 0.28	0.85 ± 0.25

3) Strategy for data analysis

Regression *vs* classification approaches. The problem that we addressed in the present work was to find the deterministic relation, if any, between the postural signal and the trait mindfulness. To this end, we tested whether features from the postural signal accounted for the FMI score, both being quantitative variables. In addition, the "mindfulness status" (mindful *vs* non-mindful) was computed from the FMI score, thus considering trait mindfulness as a categorical response variable. Hence, depending on the response variable one would consider, *i.e.* the FMI score or the mindfulness status, two distinct problems should be solved: a regression problem and a classification problem, respectively.

Regression approach. The question was: "Can one estimate the FMI score from the postural features, given the available data?". It was assumed that the FMI score y could be appropriately modelled as the sum of the regression function of postural features $f(\mathbf{X})$, which was unknown, and a random zero-mean variable modelling the uncertainty on y. A model was searched in several families of functions $g(\mathbf{X},\boldsymbol{\theta})$ (linear or nonlinear) described below, and the parameters $\boldsymbol{\theta}$ were estimated from the training data. The ultimate goal is to find a model $g(\mathbf{X},\boldsymbol{\theta})$, that is as close as possible to the unknown regression function $f(\mathbf{X})$, given the available data.

Classification approach. The question was: "Can one predict the mindfulness status (mindful or non-mindful) from the postural features, given the available data?". Thus, the classification task was: assign each subject, described by a set of postural features, to one of the two classes defined by the modalities of mindfulness status ("mindful" and "non-mindful"). Solving the classification problem involved two steps: *(i)* estimating the vector of parameters

$\boldsymbol{\theta}$ of the function $g(\mathbf{X},\boldsymbol{\theta})$ that best approximates the posterior probability of the class mindful, *i.e.* the probability that a subject belongs to the class mindful, given his/her set of postural features; *(ii)* assigning the subject to one of the classes, according to the following decision rule: the subject is assigned to the class "mindful" if the posterior probability of that class is larger than a selected threshold t, which is taken equal to 0.5 if false positives and false negatives are equally undesirable.

Linear and nonlinear models. Multiple linear regression and logistic regression were first performed because they are the simplest model for solving regression problems and classification problems, respectively.

Multiple linear regression. Multiple linear regression models how the FMI score y of a subject depends linearly on the vector $\mathbf{X}$ of the values of the postural features x_j. The model is of the form:

$$g(\mathbf{X}, \boldsymbol{\theta}) = \theta_0 + \sum_{j=1}^{F} \theta_j x_j \qquad (13)$$

where $\sum \theta_j x_j$ is a linear combination of postural features x_j, j=1, …, F where F is the number of selected postural features.

In multiple linear regression, the parameters $(\theta_0, \theta_1, \ldots, \theta_j)$ are estimated by minimizing a cost function that pictures the "distance" between the model predictions and the measured values for the FMI score. This is done by least squares fitting, which consists in minimizing the cost function (Equation 14) with respect to its parameters:

$$J(\boldsymbol{\theta}) = \sum_{k=1}^{N} \left(y_k - g(\mathbf{X}^k, \boldsymbol{\theta}) \right)^2 \qquad (14)$$

where y_k is the trait mindfulness (FMI score) of the *k*th subject of the training set, $\mathbf{X}^k$ is the *k*th vector of postural features, $\boldsymbol{\theta}$ is the vector of model parameters, and *N* is the number of subjects in the training set.

Because multiple linear regression models are linear with respect to their parameters, the least squares cost function is quadratic with respect to them, so that the cost function has a single minimum.

Logistic regression. Logistic regression models the posterior probability that a subject is mindful given the vector **X** of his/her postural features by:

$$p = \frac{1}{1 + e^{-\left(\theta_0 + \sum_{j=1}^{F} \theta_j x_j\right)}} \tag{15}$$

where $\sum \theta_j x_j$ is a linear combination of the subject's postural features x_j.

As mentioned above, the subject is assigned to the class "mindful" if $g(\boldsymbol{X}, \theta) > t$ where t is a threshold chosen by the user, otherwise the subject is assigned to the class "non-mindful". The boundary between the classes in feature space is the locus of points such that $g(\mathbf{X}, \boldsymbol{\theta}) = t$. If $t = 0.5$, $e^{-\left(\theta_0 + \sum_{j=1}^{N} \theta_j x_j\right)} = 1$, so that $\left(\theta_0 + \sum_{j=1}^{N} \theta_j x_j\right) = 0$. The latter relation is the equation of a hyperplane in feature space, so that the classifier obtained by logistic regression is a linear classifier although the model of the posterior probability is nonlinear. The generalization of this result to $t \neq 0.5$ is trivial.

The estimation of the parameters of the model is performed by the maximum likelihood method. Considering a vector of parameters $\boldsymbol{\theta}$, and given the set of observed postural features for the examples of the training set, the set of estimated posterior probabilities can be computed from Equation 15. The likelihood function is the probability that the postural features and the corresponding classes of the training set can be observed given the parameters. The maximum

likelihood method computes the values of the parameters for which the likelihood function is maximum.

Neural Networks. For nonlinear regression, and for the design of nonlinear classifiers, Neural Networks (NN) were used in the present study. As nonlinear models, NNs are particularly attractive to model relations between physiological and psychological phenomena that are very likely to be nonlinear[7]. Being nonlinear with respect to both their variables and their parameters, NNs are parsimonious in terms of number of parameters: they require a smaller number of parameters, hence of examples, for a given modelling accuracy, than models that are linear with respect to their parameters, such as polynomials; equivalently, for a given number of parameters and a given number of examples, they have a better modelling accuracy than linear-in-their-parameters models.

We used the simplest form of NN (termed "feedforward neural network" or Multilayer Perceptron), which is a linear combination of nonlinear parameterized functions called "hidden neurons". It is conveniently represented graphically as shown in Figure 5.

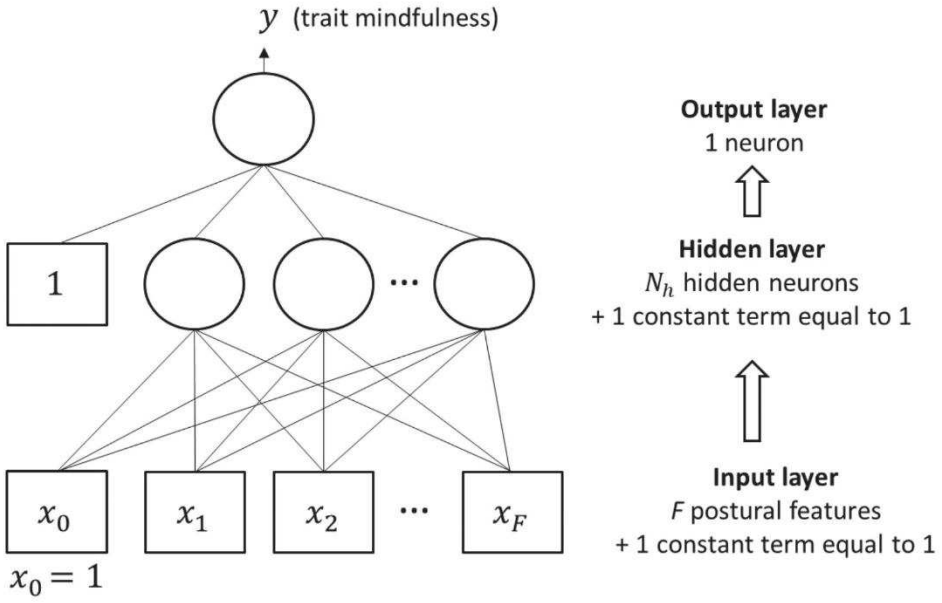


Figure 5 - Graphical representation of a feedforward neural network. In such a network, the information flows from bottom (inputs) to top (output), hence the name "feedforward network". This representation stems from the biological inspiration that prompted the initial interest in formal neurons[8,9]. In the present study, the inputs of the network were the selected postural features of a subject and the output y of the network was his/her Freiburg Mindfulness Inventory score in the regression approach, and his/her mindfulness status (mindful *vs* non-mindful) in the classification approach.

In a feedforward neural network, information flows in the forward direction only, from inputs to output. In the present study, the inputs of the network (shown in squares on Figure 5) were the F selected postural features, plus a constant term ("bias") equal to 1; the output of the network was the FMI score (in the regression approach) or the mindfulness status (in the classification approach). In the first case, the output of the network was a linear combination of the outputs of the hidden neurons (shown in circles on Figure 5), and of a constant term equal

to 1; in the second case, the output of the network was a logistic function of that linear combination.

Each hidden neuron computes a nonlinear function of a linear combination of the network inputs. We denote by θ_{ij} the parameter associated to a connection from network input j ($j = 0$ to F) to hidden neuron i ($i = 1$ to N_h where N_h is the number of hidden neurons). Then the output z_i of hidden neuron i is given by

$$z_i = \tanh\left(\sum_{j=0}^{F} \theta_{ij} x_j\right) \tag{16}$$

Denoting by θ_{oi} the parameter associated to the connection between hidden neuron i and the output neuron, the network output is defined, for the regression approach, as follows:

$$y = \sum_{i=0}^{N_h} \theta_{oi} z_i \quad \text{with } z_0 = 1 \tag{17}$$

For the classification approach, the network output is given by

$$y_o = \frac{1}{1 + \exp\left(-\sum_{i=0}^{N_h} \theta_{oi} z_i\right)} \quad \text{with } z_0 = 1 \tag{18}$$

It provides an approximation of the posterior probability of the class of the subject given the postural features.

To find the optimal estimate of their parameters, NN models require the minimization of the cost function $J(\boldsymbol{\theta})$ as described above (Equation 14). Because NNs are nonlinear models with respect to the parameters, the least squares cost function has several minima, one of which must be selected. Therefore, different trainings (with different initial values of the parameters) provide different models corresponding to different minima of the cost function.

4) Feature selection: choice of the threshold in the random probe method

For feature selection, the method used for selecting the set of relevant postural features for the estimation of the response variable (FMI score or mindfulness status) was performed in two steps: *(1)* ranking of the postural features in order of decreasing relevance to the response variable using the Orthogonal Forward Regression (OFR) algorithm, and *(2)* rejection of irrelevant features by the random probe method. The latter step is important since keeping irrelevant features is likely to be detrimental to the performance of our models, and rejecting relevant features may be just as bad.

To this end, a set of 100 random features, called "probes", was appended to the list of candidate postural features; the probes were ranked together with the postural features by the OFR algorithm (see section *Method* for a detailed description of the algorithm[10]). Once postural features were ranked, selection was performed. The candidate postural features that ranked below a given proportion of probes (rejection threshold) were discarded. This rejection threshold was computed based on the Cumulative Distributive Function (CDF) of the rank of the probes (as a probe is a random feature, its rank is a random variable), which allows the model designer to control the risk of selecting a postural feature although it is irrelevant. The CDF of the rank of the probes was computed by performing 100 iterations of the OFR as follows: at each iteration, one probe was appended to the list of candidate postural features; we ran the OFR on a set of $(F + 1)$ features including the F postural features and the probe. That probe was ranked just as the postural features, and its rank was stored. Then, for each rank r (r ranging from 1 to $(F + 1)$), the cumulative probability of the rank of the probes was estimated as the ratio of the number of probes ranking at or better than rank r to the total number of probes.

Figure 6 illustrates the selection of the rejection threshold. Considering the classification approach in Eyes Closed condition, 136 postural features were extracted from the postural

signal and the CDF of the rank of the probes was computed. Figure 6 shows that the probability that the rank of probes be smaller than or equal to 2 (*i.e.* that one of the best 2 selected postural features be less relevant than one of the probes) is zero. By contrast, CDF of the rank of the probes drastically increases from 0 to 0.15 for $r = 3$. Therefore, in this case, the designer should use a threshold of 10% if it is deemed desirable to select the first two features only. By so doing, the designer accepts a10% risk of selecting a feature although it is weakly relevant or irrelevant. Thus, as in any statistical method, a trade-off must be performed between the risk of designing an oversize model and the risk of designing too small a model.

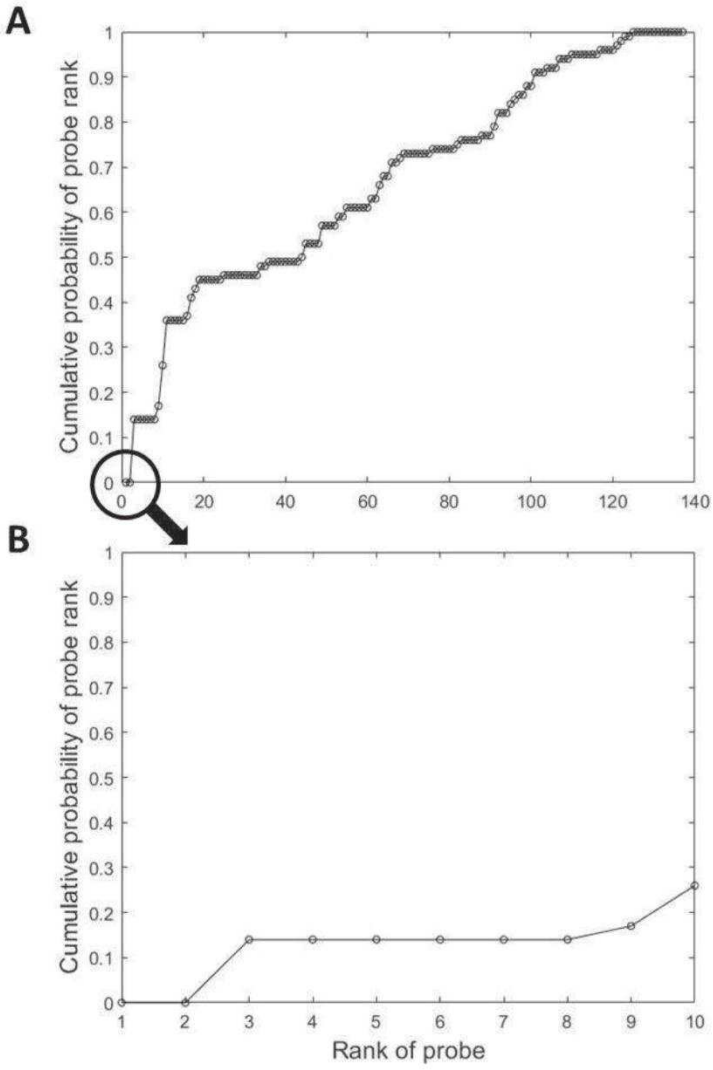


Figure 6 - Cumulative distribution function of the probes **(A)**, with a zoom on the first ten ranks of probes **(B)**.

References

1 Forbes, P. A., Chen, A. & Blouin, J. S. in *Handbook of clinical neurology* Vol. 159 61-83 (Elsevier, 2018).

2 Winter, D. A. Human balance and posture control during standing and walking. *Gait and posture* **3**, 193-214 (1995).

3 Gage, W. H., Winter, D. A., Frank, J. S. & Adkin, A. L. Kinematic and kinetic validity of the inverted pendulum model in quiet standing. *Gait & posture* **19**, 124-132 (2004).

4 Morasso, P. G., Spada, G. & Capra, R. Computing the COM from the COP in postural sway movements. *Human Movement Science* **18**, 759-767 (1999).

5 Baratto, L., Morasso, P. G., Re, C. & Spada, G. A new look at posturographic analysis in the clinical context: sway-density versus other parameterization techniques. *Motor control* **6**, 246-270 (2002).

6 Yamamoto, T. *et al.* Universal and individual characteristics of postural sway during quiet standing in healthy young adults. *Physiological reports* **3** (2015).

7 Cacioppo, J. T. & Tassinary, L. G. Inferring psychological significance from physiological signals. *American psychologist* **45**, 16 (1990).

8 McCulloch, W. S. & Pitts, W. A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity. *The bulletin of mathematical biophysics* **5**, 115-133 (1943).

9 Minsky, M. & Papert, S. *Perceptrons*. (MIT Press, 1969).

10 Chen, S., Billings, S. A. & Luo, W. Orthogonal least squares methods and their application to non-linear system identification. *International Journal of control* **50**, 1873-1896 (1989).

2) *Les points clefs de l'article n°3*

- Il existe des modèles numériques capables d'estimer le trait mindfulness à partir des variables posturales, ce qui démontre l'existence d'une relation déterministe entre le trait mindfulness et le signal postural.
- La précision des modèles est meilleure quand ils sont conçus à partir des données posturales recueillies en condition *yeux fermés*, *i.e.* quand la conscience corporelle est plus fortement engagée dans le contrôle postural, ce qui démontre qu'un niveau élevé de mindfulness est associé à une meilleure conscience corporelle.

3) *Discussion de l'article n°3*

Les résultats de la partie expérimentale II démontrent qu'il existe une relation déterministe entre le trait mindfulness et le signal postural : les modèles numériques, conçus à partir des variables posturales mesurées en condition yeux fermés, sont capables d'estimer le statut mindfulness (mindful *vs* non mindful) avec une précision de 74% et le score au questionnaire FMI. Par ailleurs, nous observons que la précision des modèles est meilleure dans la condition *yeux fermés* que dans la condition *yeux ouverts*. Pour mémoire, notre postulat était le suivant : la conscience corporelle extéroceptive est plus engagée dans le contrôle postural quand l'individu a les *yeux fermés* que quand il a les *yeux ouverts*. Autrement dit, nos résultats montrent que l'estimation du trait mindfulness à partir du signal postural est plus précise dans la condition où la conscience corporelle est plus fortement engagée dans le contrôle postural. Ces données corroborent l'hypothèse qu'un niveau élevé de mindfulness est associé à une meilleure conscience corporelle. Cette conclusion est étayée par les résultats de l'étape de sélection des variables posturales, qui montrent que celles mesurées dans la condition *yeux fermés* sont plus pertinentes pour estimer le trait mindfulness que celles mesurées dans la condition *yeux ouverts*. En effet, nous observons dans la condition *yeux fermés* que les variables posturales sélectionnées sont identiques pour les modèles de régression et de classification, ce qui n'est pas le cas dans la condition *yeux ouverts*. Entre d'autres mots, l'information posturale est plus pertinente pour estimer le trait mindfulness quand elle est recueillie dans une condition où le contrôle de la posture exige un plus fort engagement de la conscience corporelle. L'ensemble de ces résultats nous permettent de

répondre par l'affirmative à la seconde question de recherche : l'analyse du signal postural, en particulier dans la condition *yeux fermés* où la conscience corporelle extéroceptive est fortement impliquée dans le contrôle postural, permet d'estimer le niveau de mindfulness. Autrement dit, le signal postural est un biomarqueur pertinent du haut niveau de conscience corporelle extéroceptive associé au trait mindfulness.

Même si les résultats de la partie expérimentale II démontrent qu'un niveau élevé de mindfulness est associé à une meilleure conscience corporelle extéroceptive, ils ne permettent pas d'établir une relation *causale* entre le trait mindfulness et la conscience corporelle. En d'autres mots, ces résultats ne permettent pas d'affirmer que le trait mindfulness entraîne une augmentation du niveau de conscience corporelle extéroceptive. Cet élément est fondamental à prendre en compte si nos résultats sont extrapolés à un contexte dans lequel la mindfulness est opérationnalisée comme une méthode pour atteindre un état mindful ou cultiver le trait mindfulness (ex : une pratique méditative, un programme clinique). En effet, seule une étude longitudinale qui contrôle expérimentalement la pratique de la mindfulness (avec une intervention mindfulness et une intervention contrôle actif) pourrait permettre de démontrer que la mindfulness entraîne une augmentation de la conscience corporelle extéroceptive. Un effet causal de la mindfulness est rapporté pour la composante *intéroceptive* de la conscience corporelle (Treves *et al.*, 2019), mais des travaux complémentaires sont nécessaires pour l'étendre à la composante *extéroceptive* de la conscience corporelle.

Dans la littérature, le trait mindfulness est le plus souvent mesuré au moyen d'auto-questionnaires (Sauer *et al.*, 2013), parmi lesquels nous retrouvons le FMI utilisé dans les parties expérimentales I et II. Le caractère subjectif de ces outils de mesure est une limite méthodologique car ils sont exposés aux limites de l'introspection et au biais de désirabilité sociale (Baumeister *et al.*, 2007; Grossman, 2011; Van Dam *et al.*, 2018). De façon intéressante, des travaux s'attachent à développer des mesures objectives du trait mindfulness. Basé sur le mécanisme d'augmentation de la conscience du corps dans la mindfulness, ces outils de mesure sont des tâches comportementales dans lesquelles le participant doit percevoir des informations sensorielles en provenance de son corps (ex : le nombre de ses mouvements respiratoires) (Levinson *et al.*, 2014; Wong *et al.*, 2018). Les résultats obtenus dans la partie expérimentale II suggèrent que l'analyse de la posture statique pourrait constituer une autre mesure objective du trait mindfulness. Notre travail

expérimental constitue une première étape qui démontre l'existence d'une relation déterministe entre le trait mindfulness et le signal postural. Néanmoins, cette relation psychophysiologique a été établie dans un contexte expérimental bien défini, et des travaux complémentaires sont nécessaires pour s'assurer que le signal postural et le trait mindfulness covarient dans différents contextes expérimentaux (Cacioppo *et al.*, 1990).

III. Étude de l'effet de la variation de l'information vestibulaire sur les fonctions cognitives de prise de décision et d'inhibition

1) Présentation de l'article n°4

Dans l'introduction de ce travail, nous avons présenté les données de la littérature relatives à l'influence de l'information corporelle sur la cognition : l'information corporelle *intéroceptive* (ex : la phase du cycle cardiaque) influence un large éventail de fonctions cognitives ; pour l'information corporelle *extéroceptive*, les travaux antérieurs montrent essentiellement son influence sur la perception. A notre connaissance, aucune étude ne s'est intéressée à l'influence de l'information corporelle *extéroceptive* sur des fonctions cognitives essentielles comme l'inhibition et la prise de décision. C'est donc l'objet de la partie expérimentale III dans laquelle nous évaluerons l'impact de la perturbation de l'information vestibulaire sur les performances d'inhibition et de prise décision.

L'inhibition, définie comme la capacité à supprimer une réponse quand celle-ci n'est plus appropriée, est une fonction cognitive clef pour s'adapter à un environnement complexe et changeant. De façon intéressante, les études de neuroimagerie montrent que l'inhibition implique le cortex pariétal qui est aussi activé pour le traitement de l'information *extéroceptive* et son intégration avec l'information *intéroceptive* (Salvato *et al.*, 2020). Le cortex pariétal inclut notamment l'aire motrice supplémentaire et le cortex vestibulaire qui sont impliqués respectivement dans l'inhibition et le traitement de l'information vestibulaire (Chambers *et al.*, 2009a; Lopez *et al.*, 2011; Osada *et al.*, 2019). Ces éléments suggèrent que la perturbation de l'information vestibulaire pourrait impacter la fonction d'inhibition. Dans ce travail expérimental, nous évaluerons la fonction d'inhibition au moyen du paradigme de la tâche de signal Stop : les participants réalisent une tâche de temps de réaction de choix dans laquelle ils doivent répondre à un stimulus, qui est appelé « stimulus Go » ; dans une faible proportion d'essais (30%), le stimulus Go est suivi par un signal Stop qui indique au participant qu'il doit inhiber sa réponse (Logan *et al.*, 1984; Verbruggen *et al.*, 2009). La performance d'inhibition est classiquement modélisée comme une compétition entre les processus Go et Stop : si le processus Stop s'achève avant le processus Go, la réponse est correctement inhibée, sinon elle est exécutée par erreur (Logan *et al.*, 1984). Ce modèle, appelé « horse race model » dans la littérature anglo-saxonne, permet le calcul de la latence

d'inhibition, qui n'est pas directement mesurable, à partir de la distribution des temps de réponse (TR) pour les essais Go (*i.e.* les essais dans lesquels aucun signal Stop n'est présenté) (Logan *et al.*, 1984; Sebastian *et al.*, 2018; Verbruggen *et al.*, 2009). Il convient de préciser que ce calcul fournit une valeur *unique* de latence d'inhibition, appelée « Stop Signal Reaction Time » (SSRT) dans la littérature anglo-saxonne, pour chaque participant (Band *et al.*, 2003; Congdon *et al.*, 2012). Nous pensons que le calcul d'une valeur unique risque de masquer un potentiel effet de la perturbation de l'information vestibulaire sur la performance d'inhibition. C'est pourquoi, dans le cadre ce travail expérimental, nous choisissons de considérer le SSRT comme une variable *aléatoire* et nous calculerons la totalité de sa distribution au moyen d'une approche computationnelle bayésienne hiérarchique. Trois paramètres seront estimés pour caractériser la distribution ex-gaussienne des SSRTs : les paramètres μ_{Stop} et σ_{Stop} qui correspondent respectivement à la moyenne et à la déviation standard du composant gaussien, et le paramètre τ_{Stop} qui est la moyenne du composant exponentiel (**Figure 12A**; Matzke *et al.*, 2013).

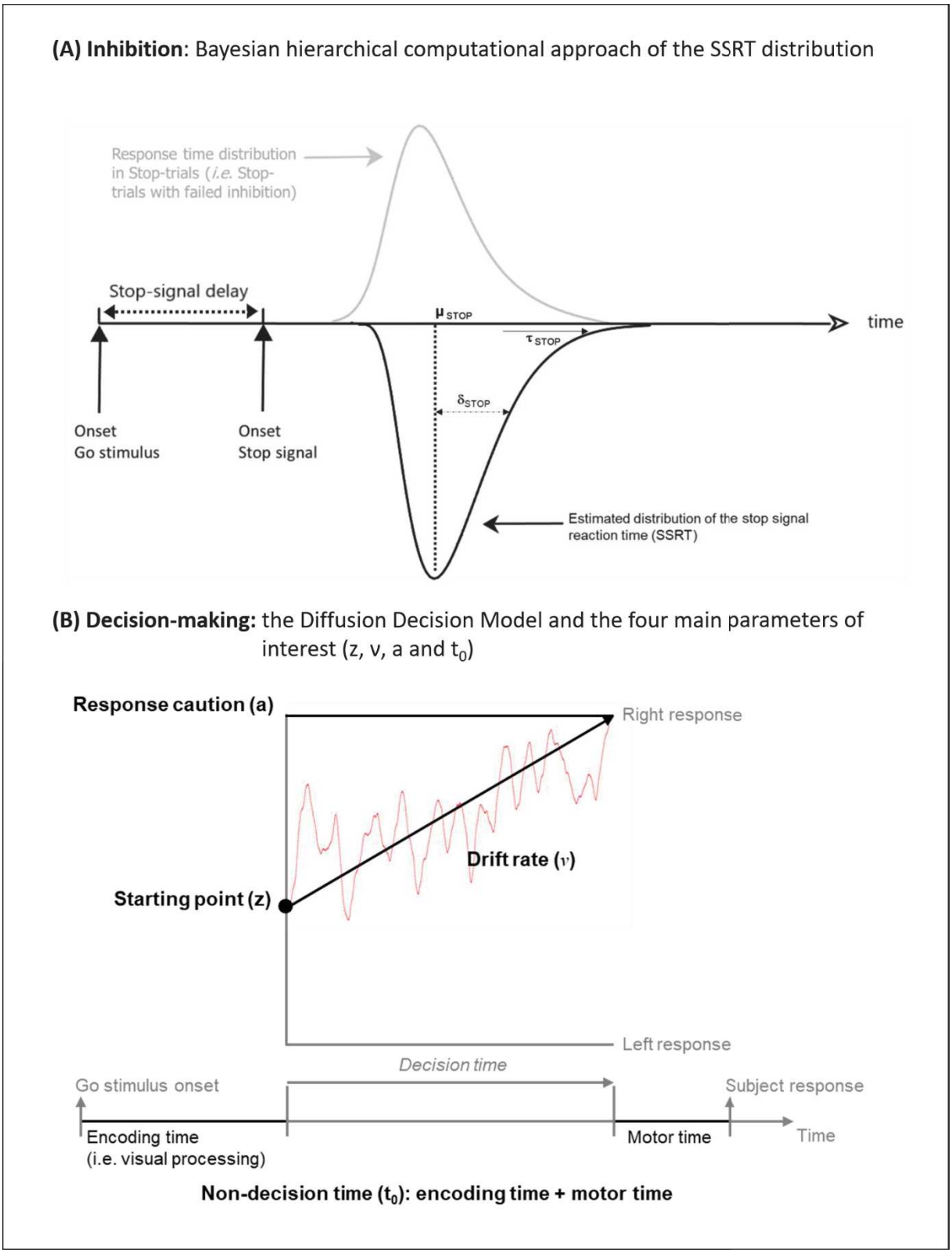


Figure 12 - Modèles computationnels utilisés pour évaluer l'inhibition et la prise de décision (Article n°4)

Dans la tâche de signal Stop classique (Stop-C), le stimulus Go est une forme géométrique et la sélection de la réponse n'implique pas le traitement d'une information de nature corporelle. Dans l'objectif de mieux caractériser l'effet de la perturbation de l'information vestibulaire sur l'inhibition, notamment en considérant la pertinence de l'information vestibulaire au regard du contexte, nous avons développé une tâche de signal Stop « sensorielle » (Stop-S), dans laquelle la réponse au stimulus Go nécessite que le participant traite une information de nature corporelle. Dans cette tâche Stop-S, le participant doit traiter son information corporelle extéroceptive, notamment vestibulaire, pour positionner le stimulus Go par rapport à son zénith apparent (ZA), qui est défini comme le plan passant par le niveau des yeux et parallèle à la gravité terrestre (**Figure 13**). Ainsi, l'évaluation de l'inhibition au moyen des deux tâches Stop-C et Stop-S doit permettre de déterminer si l'influence de l'information vestibulaire sur la fonction d'inhibition dépend de la pertinence de l'information vestibulaire au regard de la tâche. Nous formulons l'hypothèse que la perturbation de l'information vestibulaire pourrait dégrader d'autant plus la performance d'inhibition que l'information vestibulaire est pertinente au regard du contexte. Autrement dit, nous prédisons un effet de la perturbation de l'information vestibulaire sur la performance d'inhibition plus important dans la tâche Stop-S que dans la tâche Stop-C.

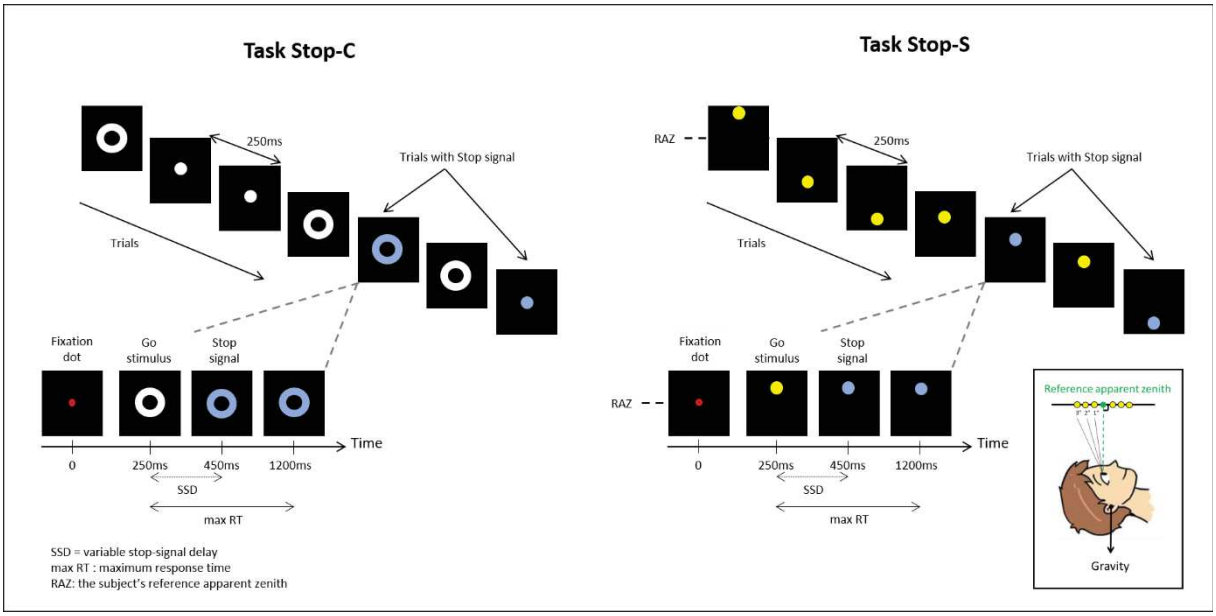


Figure 13 – La tâche de signal Stop classique (Stop-C) et la tâche de signal Stop modifiée dite « sensorielle » (Stop-S) (Article n°4)

Par ailleurs, dans le cadre du paradigme du signal Stop que nous avons décrit plus haut, il nous paraît raisonnable de proposer que la performance d'inhibition soit influencée par d'autres aspects du processus décisionnel, notamment par le processus de prise de décision associé au stimulus Go. En particulier, nous formulons l'hypothèse que la vitesse de traitement du stimulus Go pourrait influencer la performance d'inhibition : en effet, si le traitement du stimulus Go est rapide, la latence d'inhibition doit être courte pour que la réponse soit correctement inhibée. C'est pourquoi, dans ce travail expérimental, nous nous intéresserons aussi au processus de prise de décision associé au stimulus Go. Il convient de souligner que cette analyse est complémentaire de celle sur l'inhibition, car le processus de prise de décision associé au stimulus Go pourrait contaminer le processus d'inhibition qui suit (White *et al.*, 2014). Pour étudier le processus de prise de décision associé au stimulus Go, nous aurons recours au modèle de diffusion (appelée « Diffusion Decision Model » (DDM) dans la littérature anglo-saxonne) qui formalise la prise de décision comme une accumulation d'évidences régi par un processus de diffusion. Autrement dit, les évidences sensorielles s'accumulent jusqu'à atteindre un seuil de décision qui, une fois franchi, entraîne l'exécution de la réponse. Quatre paramètres principaux de ce modèle seront estimés à partir des données comportementales, toujours au moyen d'une approche computationnelle bayésienne hiérarchique (Heathcote *et al.*, 2019) : (1) le *seuil de décision* (paramètre a) qui indique la quantité d'évidences sensorielles nécessaire pour que le choix de la réponse soit fait, (2) le *taux de dérive* (paramètre v) qui reflète la qualité des évidences sensorielles provenant du stimulus, (3) le *temps non décisionnel* (paramètre t_0) qui correspond à la sommes des temps d'encodage du stimulus et de la réponse motrice, et (4) le *point de départ* (paramètre z) qui renseigne sur l'existence d'un biais en faveur de l'une ou l'autre des réponses (**Figure 12B**; Ratcliff *et al.*, 2008).

D'un point de vue expérimental, l'information vestibulaire sera perturbée en exposant le système vestibulaire des participants à une altération gravitationnelle (hyperpesanteur) au moyen d'une accélération radiale en centrifugeuse. Trois conditions expérimentales sont définies en fonction de la RGI appliquée au niveau du système vestibulaire (voir l'Annexe C pour une description détaillée de la RGI) et du récepteur vestibulaire qui est stimulé (les otolithes *vs* les canaux semi-circulaires) : (1) dans la condition *Canal*, une RGI de 1,3G est appliquée et les canaux semi-circulaires sont stimulés ; (2) dans la condition *Otolith*, une RGI

de 1,3G est appliquée et les otolithes sont stimulés; et (3) dans la condition *Control*, aucune altération gravitationnelle n'est appliquée au système vestibulaire (**Figure 14**).

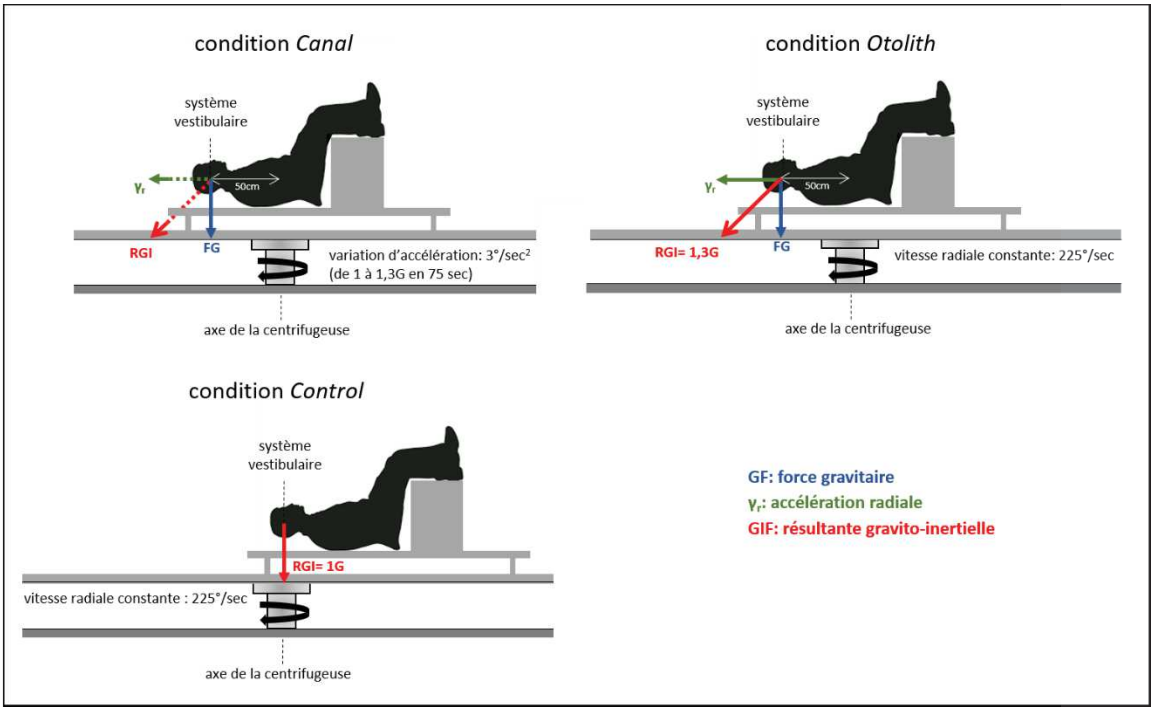


Figure 14 - Protocole de la partie expérimentale III

Pour résumer, dans la partie expérimentale III, nous formulons comme première hypothèse que la perturbation de l'information vestibulaire pourrait dégrader la performance d'inhibition, et cette dégradation pourrait dépendre de la pertinence de l'information vestibulaire au regard de la tâche. Nous testerons cette hypothèse en analysant tout d'abord l'effet des conditions *Otolith* et *Canal* sur les trois paramètres de la distribution des SSRTs (les paramètres μ_{Stop}, σ_{Stop} et τ_{Stop} ; **Figure 12A**) par comparaison à la condition *Control*. Puis, dans un second temps, nous analyserons l'effet de la tâche (Stop-C *vs* Stop-S) sur les trois paramètres de la distribution des SSRTs. De plus, la seconde hypothèse que nous formulons est que le processus de prise décision associé au stimulus Go pourrait influencer le processus d'inhibition. Nous testerons cette hypothèse, dans le cas où la performance d'inhibition est dégradée, en analysant l'effet des conditions et/ou de la tâche sur les quatre paramètres du DDM décrits plus haut (les paramètres a, v, t_0, et z ; **Figure 12B**).

Article n°4

soumis

Title Page

Title

Environment and body-brain interplay affect inhibition and decision-making

Running title

Environment-body-brain interactions degrade cognition

Authors and affiliations

Pierre BOUNY[(a)], Marion TROUSSELARD[(a,b,c)], Sandrine JACOB[(a)], François VIALATTE[(d)], Charles VERDONK[(a,d,*)]

(a) French Armed Forces Biomedical Research Institute
Department of Neurosciences and cognitive sciences
Unit of Neurophysiology of stress
91220 Brétigny-sur-Orge, France

(b) French Military Health Service Academy
75005 Paris, France

(c) University of Lorraine
APEMAC-EPSAM EA 4360
57006 Metz, France

(d) ESPCI Paris – PSL University
Brain Plasticity Unit – CNRS
75005 Paris, France

Abstract

Human ability to respond appropriately in ever-changing environment relies on the fine-tuned interplay between brain and body. Previous research has shown that interoceptive signals (e.g. heartbeats) affect cognition, notably inhibition that is a key element for adaptive behaviour. Here we investigated influence on cognition of exteroceptive signals, which provide the brain with sensory information about body position and movement. A centrifuge-based design was used to disrupt vestibular information while inhibition and decision-making were assessed with the well-established stop-signal paradigm. We report that (1) disrupted vestibular signal affects inhibition in increasing within-individual variability of inhibition latencies; (2) processing sensory information from the body degrades response inhibition performance; and (3) inhibition impairment partly results from an accelerated decision-making process that involves a less conservative decision threshold. Our findings demonstrate that human cognition may be critically impaired in situations where exteroceptive signals are disrupted, with implications for the future of human space flights.

Keywords: cognition, inhibition, decision-making, bodily information, exteroception

Introduction

We act upon the environment while our brain continuously integrates information that comes from within and outside the body. Through the body, the brain receives information about the state of external environment, as well the body in relation to space and movement (exteroception) and the body's internal state (interoception). The fine-tuned interplay of brain and body underlies our ability to cope with changes in the internal and external milieu, and response inhibition is a key cognitive process to adjust our behaviour accordingly.

The very few human studies that investigated how bodily signals influence inhibition focused on interoception. Rae *et al*. reported that cardiac cycle influences response inhibition, which has been shown to be enhanced at systole and attenuated at diastole[1]. Neuroimaging studies suggest that some of the brain areas involved in interoceptive signal processing and inhibition, notably the anterior insula and the anterior cingulate cortex, could overlap[2,3]. Interestingly, another neural system involved in response inhibition, the parietal cortex, is implicated as substrate for processing exteroceptive information and its central integration with interoceptive signals[4]. Specifically, the parietal cortex encompasses the pre-supplementary motor area and the vestibular cortex that are involved in inhibition and processing of vestibular information, respectively[2,5,6]. This implies that inhibition function might be affected by vestibular signal as a rapid, unconscious, cue to guide behaviour.

In the present study, we were interested in the potential influence of disrupted vestibular signal on response inhibition. Based on the aforementioned lines of evidence, we predicted that disruption of vestibular signal could degrade response inhibition performance. To test this hypothesis, we rotated participants in a centrifuge while the position of their vestibular system was varied radially in relation to the rotation axis in order to disrupt vestibular signal through short-term gravitational alteration. While rotating, response inhibition was assessed with the

well-established stop-signal paradigm that included the classical stop-signal task (Stop-C)[7,8] and a modified, "sensorial" stop-signal task (Stop-S). Specifically, the Go task of the task Stop-S required participants to process bodily information for positioning a stimulus with respect to their body position (see section *Method* for detailed description of the task Stop-S). This task was especially designed for the present study to test whether disrupted exteroceptive signal influences response inhibition as a function of the relevance of exteroceptive information to the context.

Inhibition performance in the stop-signal paradigm is formalized as a race between two independent processes, a Go and a Stop process. This so-called horse-race model assumes that if the Stop process finishes first, the response is successfully inhibited; otherwise the response is erroneously executed[7]. Yet, it seems reasonable to assume that the response inhibition is determined by other aspects of the decision process as well: for example, a fast Go process must be accompanied by a fast Stop process in order to obtain an acceptable level of inhibition success[9]. Therefore, the present work also investigated the decision-making process related to the Go task using a well-established computational model of decision-making, that is, the diffusion decision model (DDM)[10]. Thus, by investigating both inhibition and decision-making latent components, we have the potential to provide a sophisticated understanding of how exteroceptive signal influences the different cognitive processes that are involved in the stop-signal paradigm.

Here, we show three main findings: (1) disrupted vestibular signal affects inhibition in increasing variability of longest inhibition latencies at the individual level, depending on the relevance of vestibular information to the context; (2) processing bodily information degrades response inhibition performance, particularly when bodily signal is disrupted; and (3) impaired inhibition is due in part to the acceleration of decision-making process, which involves a less

conservative decision threshold and a reduced non-decisional time that ultimately lead to a poor cognitive performance.

Methods

Participants

Fifty-nine healthy right-handed participants took part in the study. All participants reported no history of neurological or vestibular disorders, and normal or corrected-to-normal vision. Five participants did not complete all experimental conditions due to motion sickness symptoms. After the experimental session, datasets related to 16 participants were discarded because they met any of the following criteria that have been recommended for reliable SSRT estimates[11]: *(i)* percent inhibition (P_{Inhib}) on Stop-trials less than 25% or greater than 75%; *(ii)* percent Go-omission (here named *Go failure*, GF) greater than 40%; and *(iii)* SSRT standard estimate (see below for its detailed computation) that is negative or less than 50 milliseconds (ms). Data from the remaining 38 participants (mean age: 37 years old, SD: 10; 19 females – 50%) were analyzed. All subjects signed a written informed consent form and were paid for their participation. All procedures were approved by the Ile de France XI independent ethics committee.

Procedure

Before the real recordings, participants conducted two training sessions: a first round with the motionless centrifuge to familiarize the subject with the two tasks (100 trials for both tasks; see below for detailed description of tasks), and a second round to familiarize the subject with rotating centrifuge. Then, participants performed the two tasks under three experimental conditions. The order of conditions and tasks was randomized across subjects. The three conditions were defined by the resultant gravitational-inertial force (GIF) applied to the vestibular system (1 or 1.3 G) and by the vestibular organ that was stimulated (semicircular canals or otoliths). We applied gravitational alteration (1.3 G) by positioning the subject's

vestibular system 50 cm from the centrifuge axis. The condition *Canal* applied 1.3G on the semicircular canals that were activated with centrifuge acceleration (variation in acceleration: 3°/seconds^2; RGI: from 1 to 1.3G in 75 seconds). The condition *Otolith* applied 1.3G on the otoliths after two minutes of rotation at constant velocity (225°/seconds), which allowed semicircular canals to return to resting activity levels. The condition *Control* did not apply any gravitational alteration on the vestibular system since it was centered on the centrifuge axis (Figure 1).

In the centrifuge, participants were lying on their back with legs flexed above the body. The subject's body was tightly fixated using a seat belt and adjustable shoulder and hip supports, and the head aligned with the body by means of a padded helmet firmly fixated. Participants wore a helmet-mounted display (BIGEYES H1, VISIONHMD®, Taiwan) where the stimuli were presented, and held two key presses to provide response (Figure 1d).

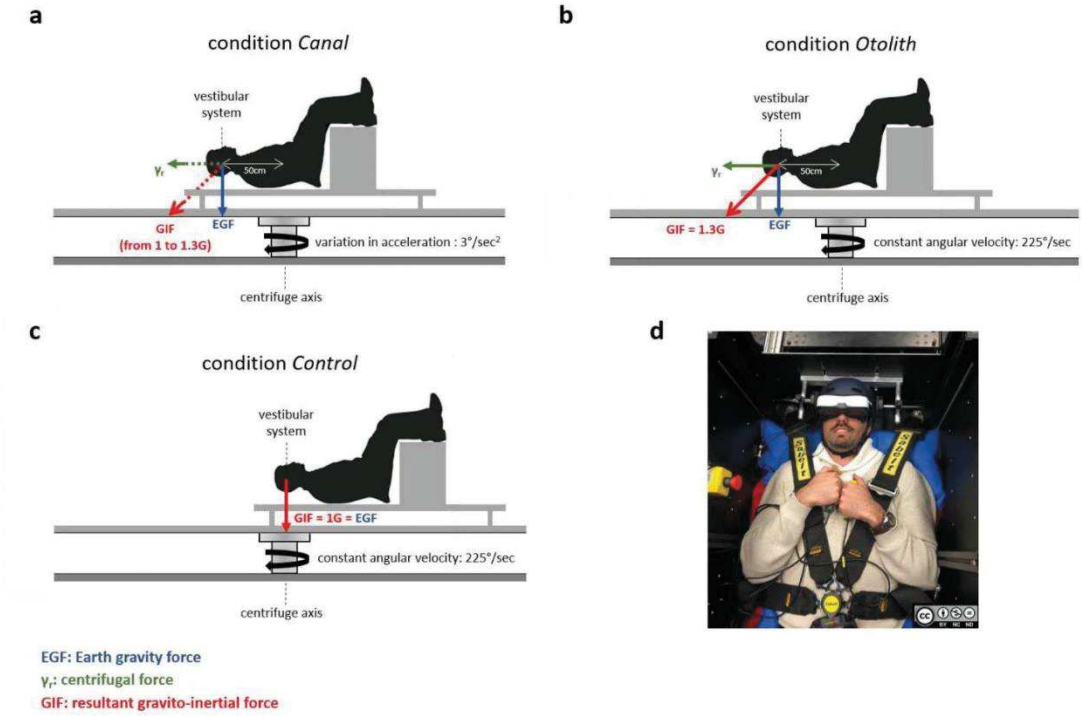


Figure 1 – **Centrifuge-based design**. The resultant gravitational-inertial force (GIF) applied on the subject's vestibular system is the vectorial sum of the Earth gravity force (EGF) and the centrifugal force. **a, b, c,** The RGI was greater (conditions *Canal* and *Otolith*) or equal (condition *Control*) to EGF. In the condition *Canal*, semicircular canals were activated with centrifuge acceleration (variation in acceleration: 3°/seconds^2). In the condition *Otolith*, only otoliths were stimulated after two minutes of rotation at constant velocity (225°/seconds), which allowed semicircular canals to return to resting activity levels. **d,** Picture of a participant that shows the helmet-mounted display where the stimuli were presented, the key presses for response (one held on each hand), and how the head and body were fixed on the rotating platform.

Stop-signal tasks

In the stop-signal paradigm, participants perform a choice response time (RT) task that refers to as the Go task, in which they respond to a stimulus, that is, the Go stimulus. In a minority of trials (30%), the Go stimulus is followed by a Stop signal that instructs participants to withhold their response[7,8]. In the present work, the two stop-signal tasks (Stop-C and Stop-S) were implemented using Matlab 2018b (The Mathworks®) and the PsychToolbox[12]. Both tasks consisted of 100 trials in the condition *Control* and 50 trials in conditions *Canal* and *Otolith* (where rotation time was limited to 75 seconds due to technical specifications of the centrifuge), including 70% Go- and 30% Stop-trials. Each trial began with the presentation of a fixation dot that was replaced by the Go stimulus after 250 msec. In Stop-trials only, the Go stimulus was followed after a variable delay (the stop-signal delay, SSD) by a Stop signal, the blue coloration of the Go stimulus, which instructed participants to withhold their response. Initially set to 200 msec, the SSD was continuously adjusted over trials with the staircase procedure to obtain a P_{inhib} around 50%[13]: after the response was successfully stopped in a Stop-trial (*i.e.*, button press was inhibited) the SSD was increased by 75 msec, whereas when the subject did not stop successfully the SSD was decreased by 75 ms. The Go stimulus was presented until the participant responded, with a maximum response time of 1200 msec. The intertrial interval was set to 250 msec (see *Supplementary Figure 1* for the display sequence for the stop-signal tasks).

As mentioned in the introduction, the two stop-signal tasks differed by the nature of the Go task, which allowed us to test whether disrupted vestibular signal influences response inhibition as a function of the relevance of vestibular information to the context. Specifically, in the task Stop-S participants needed to process vestibular information for positioning the Go stimulus with respect to their reference apparent zenith (RAZ). The RAZ is the plane through eyes that the subject perceived as being parallel to the direction of gravity. The Go stimulus (a

yellow dot) was located above or below the subject's RAZ, with angle intervals of 1°, 2° and 3° (in absolute value) pseudo-randomized across all trials. In contrast, the task Stop-C did not require participants to process vestibular information to provide response; participants were instructed to respond to the shape of Go stimulus (a ring or a circle) as in classical stop-signal task.

Data analysis

Standard measures of inhibition and decision-making. Given successful inhibition produces no overt behaviour, inhibition process is assessed by estimating the SSRT (inhibition latency) from the Go RT distribution[7,8,14]. One standard method, which refers to as the quantile method, has been shown to be reliable and robust against violations of assumptions underlying the horse race model[11,15]. Interestingly, the quantile method does not require an assumption of 50% inhibition as is the case in our data for the task Stop-C (P_{inhib} = [54%-56%] at the group level). All RTs on correct Go-trials were arranged in ascending order, and the RT corresponding to the proportion of failed inhibition (1- P_{inhib}) was selected. Then, the average SSD (calculated from all SSD values) was subtracted from the quantile RT, thus providing an estimate of SSRT. In this way, SSRT reflects the average time that the subject requires in order to successfully inhibit a motor response approximately 50% of the time. Standard behavioural metrics to assess the decision-making process were RT and accuracy (percentage of Go-trials with correct responses, P_{Go}).

Computational models of inhibition and decision-making dynamics. The standard method described above yields a summary measure of inhibition, *i.e.* a single SSRT value per participant, and thus may mask crucial features of experimental effects. To overcome this

limitation, we also treated the SSRT as a random variable and its entire distribution was estimated using a Bayesian hierarchical computational approach (BHA). Of note, the BHA is well suited to handle experimental data with a small number of trials, as is the case in the present study because of the technical specifications of centrifuge-based design. The BHA used data from the entire group to estimate parameters at the individual level[16]. Three main parameters were estimated to characterize the SSRT distribution, given the BHA assumes that SSRTs follow an ex-Gaussian distribution: the μ_{Stop} and σ_{Stop} parameters give the mean and the standard deviation of the Gaussian component and reflect the leading edge and mode of the distribution, respectively; and the τ_{Stop} gives the mean of the exponential component and reflects the tail of the distribution (see *Supplementary Figure 2a*)[17]. Two additional parameters were estimated: the percent trigger-failures (TF) that quantifies failures to launch inhibition process in Stop-trials, and the percent Go-failures (GF) that accounts for errors of omission in the Go task. Estimating the TF and GF parameters has been shown to be critical to avoid over- or underestimation of SSRT distribution parameters, respectively[18,19].

Parameters estimation in BHA relies on Markov chain Monte Carlo (MCMC) sampling that yields posterior distribution for the model parameters. We refer the reader to ref. [20] for in-depth coverage of the MCMC sampling method. In the present work, BHA and MCMC sampling method were implemented using the R package *Dynamic Models of Choice* (DMC)[16]. We initialized MCMC sampling with 33 chains and 120 iterations for each chain. The effective sample size, which adjusts the actual sample size (33 chains × 120 samples) for redundancy due to autocorrelations, was around 250. We estimated the parameters described above for each condition and each task. Model convergence was assessed by applying both visual checking (MCMC chains should have the appearance of "flat fat hairy caterpillars"), the Gelman-Rubin statistic[21], and several functions from the DMC package that quantify redundancy (autocorrelation) and the effective number of independent samples[16].

Similarly, we used the BHA to estimate parameters of the DDM model characterizing decision-making in the Go task. Briefly, the DDM conceptualizes the decision-making process as an evidence accumulator governed by a diffusion process. It assumes that sensory evidence is accumulated over time until a decision threshold is reached, signalling commitment to that response option. Four main parameters relating to different cognitive components of decision-making were estimated: *(i)* the response caution (parameter *a*), a low value indicating that the subject does not accumulate many evidence before making a decision ; *(ii)* the drift rate (parameter *v*), which reflects the strength of evidence from the Go stimulus, thus informing the difficulty of the task; *(iii)* the non-decision time (parameter t_0), which is the duration of encoding and motor processes; and *(iv)* the starting point (parameter *z*) that refers to a potential response bias for one option over another (see *Supplementary Figure 2b*)[10].

Statistical analysis

To test condition and task effects on inhibition and decision-making variables, we used both standard statistical tests and Bayesian equivalents to extend insight and guiding interpretation of significance (p values), according to likely the alternative hypothesis is versus the null. Indeed, a disadvantage of null hypothesis significance testing is that non-significant p values (e.g., when reporting no condition effect on experimental measures) cannot be interpreted as support for the null hypothesis[22,23]. To circumvent this issue and confirm whether the potential non-significant findings reported represent support for the null hypothesis, we calculated the Bayes factor (BF): specifically, we computed the log scale of BF_{10} (noted $\log(BF_{10})$) that can be easily interpreted such that a negative value indicates support for the null hypothesis, whereas a positive value indicates evidence in favour of the alternative hypothesis (see *Supplementary Table 1* for an interpretation scale of $\log(BF_{10})$)[24]. Data were analysed in JASP (version 0.11.1, https://jasp-stats.org/). For the Bayesian analyses, we used the default

JASP priors (paired samples t-tests: medium effect size on a Cauchy distribution of 0.707 ; repeated measures ANOVA: r scale fixed effects of 0.5, r scale random effects of 1, and r scale covariates of 0.354), and our model was compared to the null model for Bayesian repeated measures ANOVA[25]. Standard and Bayesian analyses were performed with either the experimental condition (condition effect) or the task (task effect) as a within-participants factor.

Results

Disrupted vestibular signal affects inhibition in increasing variability of longest inhibition latencies at the individual level

When the semicircular canals were stimulated (condition Canal), the parameters σ_{Stop} and τ_{Stop} of SSRT distribution were shifted to higher values compared to control condition, both in the task Stop-C (parameter σ_{Stop}: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 24.45$,

Figure *2*a; parameter τ_{Stop}: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 18.90$,

Figure *2*b) and in the task Stop-S (parameter σ_{Stop}: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 36.01$,

Figure *2*d; parameter τ_{Stop}: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 11.21$,

Figure *2*e). Conversely, the parameter μ_{Stop} of SSRT distribution shifted to lower values in condition Canal compared to control condition, with a significant change in the task Stop-S ($p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 32.57$) but not in the task Stop-C ($p = 0.08$, $\log(BF_{10}) = 0.09$). The selective stimulation of otoliths (condition Otolith) shifted parameters σ_{Stop} and τ_{Stop} of SSRT distribution to higher values compared to control condition in the task Stop-S (parameter σ_{Stop}: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 21.41$,

Figure *2*d; parameter τ_{Stop}: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 32.02$,

Figure *2*e). Conversely, in the task Stop-C, the parameter τ_{Stop} did not change ($p = 0.43$, $\log(BF_{10}) = -1.28$,

Figure *2*b) and the parameter σ_{Stop} decreased ($p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 8.70$,

Figure *2*a) in condition Otolith compared to control condition. The parameter μ_{Stop} of SSRT distribution shifted to a lower value in the task Stop-S ($p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 18.49$) but did not change in the task Stop-C ($p = 0.08$, $\log(BF_{10}) = -0.16$) in condition Otolith compared to control condition. The increased values of parameters σ_{Stop} and τ_{Stop} mentioned above are reflected in the slowing in the tail of the corresponding SSRT distributions (

Figure *2*c and f). Furthermore, percentage of trigger failure (*i.e.* percentage of Stop signal missed by the subject, parameter TF) was equal or lower when vestibular signal was disrupted compared to control condition, both in the task Stop-S (condition Canal: $p = 0.08$, $\log(BF_{10}) = -0.66$; condition Otolith: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 4.29$) and in the task Stop-C (condition Canal: $p \leq 0.01$, $\log(BF_{10}) = 2$; condition Otolith: $p \leq 0.05$, $\log(BF_{10}) = 0.47$). Percentage of Go failure (*i.e.* percentage of Go stimuli missed by the subject, parameter GF) was not affected by the experimental condition in the two tasks (task Stop-C: $p = 0.27$, $\log(BF_{10}) = -1.38$; task Stop-S: $p = 0.09$, $\log(BF_{10}) = -0.41$). *Supplementary Table 2* (upper part) summarises statistics that inform the effects of disrupted vestibular signal on inhibition performance according to computational measures.

Standard measures did not reveal any condition effect on inhibition performance. The SSRT did not differ between the three experimental conditions, both in the task Stop-C ($p = 0.46$, $\log(BF_{10}) = -1.86$) and in the task Stop-S ($p = 0.59$, $\log(BF_{10}) = -2.07$). The three experimental conditions did not differ for SSD, both in the task Stop-C ($p = 0.37$, $\log(BF_{10}) = -1.69$) and in the task Stop-S ($p = 0.09$, $\log(BF_{10}) = -0.53$). The P_{inhib} did not differ between the three experimental conditions, both in the task Stop-C ($p = 0.09$, $\log(BF_{10}) = -0.43$) and in the task Stop-S ($p = 0.58$, $\log(BF_{10}) = -2.04$). *Supplementary Table 3* (upper part) summarises statistics that inform the lack of effect of disrupted vestibular signal on inhibition performance according to standard measures.

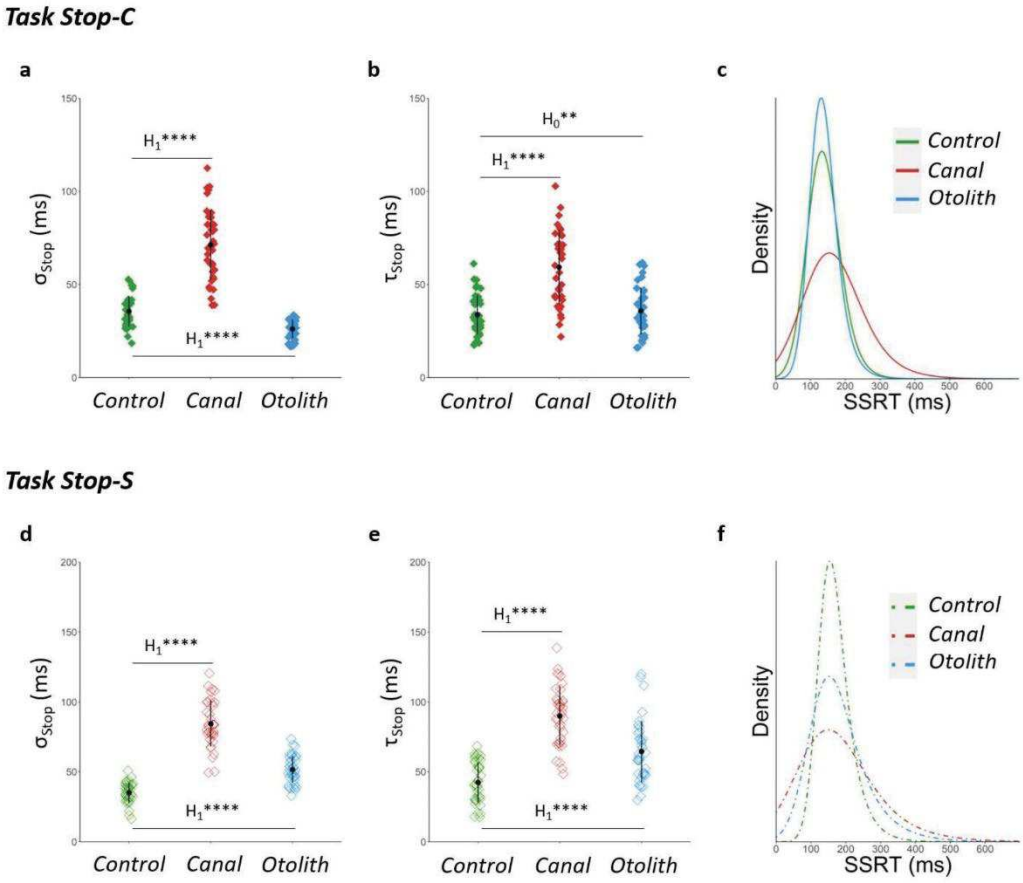


Figure 2 - Effects of disrupted vestibular signal on inhibition performance according to computational measures. a, b, c, In the task Stop-C, the stimulation of semicircular canals (condition Canal, in red) increases values of parameters σ_{Stop} and τ_{Stop} of SSRT distribution compared to condition Control (in green), as depicted by the expansion of the corresponding SSRT distribution tail. **d, e, f,** In the task Stop-S, both the condition Canal and the condition Otolith (in blue), in which otoliths are selectively stimulated, are associated with higher values for parameters σ_{Stop} and τ_{Stop} of SSRT distribution, as illustrated by the slowing in the tail of their SSRT distributions. *Interpretation scale: H_1**** means extreme evidence for the alternative hypothesis; H_0** means strong evidence for the null hypothesis.*

Processing bodily information degrades response inhibition performance, all the more strongly when bodily signal is disrupted

When processing information from the body (task Stop-S), SSRT distribution was consistently characterized by the increase of parameter τ_{Stop} in all experimental conditions including control condition, namely regardless of whether the vestibular signal was disrupted (condition Canal: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 21.83$, Figure 3a; condition Otolith: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 16.90$, Figure 3b; condition Control: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 4.53$, Figure 3c). In addition, when vestibular signal was disrupted (conditions Canal and Otolith), the parameter σ_{Stop} was also shifted to higher values for the task Stop-S relative to the task Stop-C (condition Canal: $p \leq 0.01$, $\log(BF_{10}) = 2.97$, Figure 3d; condition Otolith: 16.6, $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 36.01$, Figure 3e), as opposed to the control condition where the parameter σ_{Stop} did not differ between the two tasks ($p = 0.76$, $\log(BF_{10}) = -1.70$, Figure 3f). In conditions Canal and Otolith, combination of increased values for parameters τ_{Stop} and σ_{Stop} is reflected in the slowing in the tail of the SSRT distributions (Figure 3g and h), which is less marked in the condition Control where only the parameter τ_{Stop} significantly increases (Figure 3i). Mixed evidence has been found for the parameter μ_{Stop} of SSRT distribution: the task Stop-S, compared to the task Stop-C, shifted the parameter μ_{Stop} to higher values in the condition Control ($p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 17.61$), but to lower values in conditions Canal and Otolith (condition Canal: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 11.41$; condition Otolith: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 4.81$). Percentage of trigger failure (parameter TF) was lower in the condition Otolith ($p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 4.05$) and higher in the condition Canal ($p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 7.31$) for the task Stop-S relative to the task Stop-C. In the condition Control, the parameter TF was not affected by the task ($p = 0.10$, $\log(BF_{10}) = -0.47$). Percentage of Go failure (parameter GF) shifted to higher values in the task Stop-S compared to the task Stop-C, with significant changes in conditions Control ($p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 5.57$) and Canal ($p \leq 0.05$, $\log(BF_{10}) = 0.60$) but not in the condition Otolith ($p =$

0.21, $\log(BF_{10}) = -0.99$). *Supplementary Table 2* (lower part) summarises statistics that inform the task effect (Stop-C *vs* Stop-S) on inhibition performance according to computational measures.

Standard measures provided mixed evidence about the task effect on inhibition response performance. The two tasks did not differ for SSRT in all experimental conditions (condition Canal: $p = 0.15$, $\log(BF_{10}) = -0.75$; condition Otolith: $p = 0.33$, $\log(BF_{10}) = -1.29$; condition Control: $p = 0.06$, $\log(BF_{10}) = -0.09$). Conversely, the two tasks differed for SSD that was consistently lower in the task Stop-S compared to the task Stop-C (condition Control: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 12.73$; condition Canal: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 11.52$; condition Otolith: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 7.29$). Participants consistently showed a lower inhibition accuracy (P_{inhib}) in the task Stop-S compared to the task Stop-C (condition Control: $p \leq 0.01$, $\log(BF_{10}) = 2.67$; condition Canal: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 4.65$; condition Otolith: $p \leq 0.05$, $\log(BF_{10}) = 1.01$). *Supplementary Table 3* (lower part) summarises statistics that inform the task effect (Stop-C *vs* Stop-S) on inhibition performance according to standard measures.

We observed that processing bodily information (task Stop-S) while the vestibular signal was disrupted (conditions Canal and Otolith) results in decreased values for both the parameter μ_{Stop} of SSRT distribution and the inhibition accuracy (P_{inhib}). In other words, a shorter inhibition latency does not necessarily imply a better response inhibition performance. According to the horse race model, such an event may occur if a very fast Go process precedes the Stop process because shortening inhibition latency could be insufficient to allow the Stop process to finish before the very fast Go process. To test this hypothesis, we have investigated the decision-making process related to the Go stimulus.

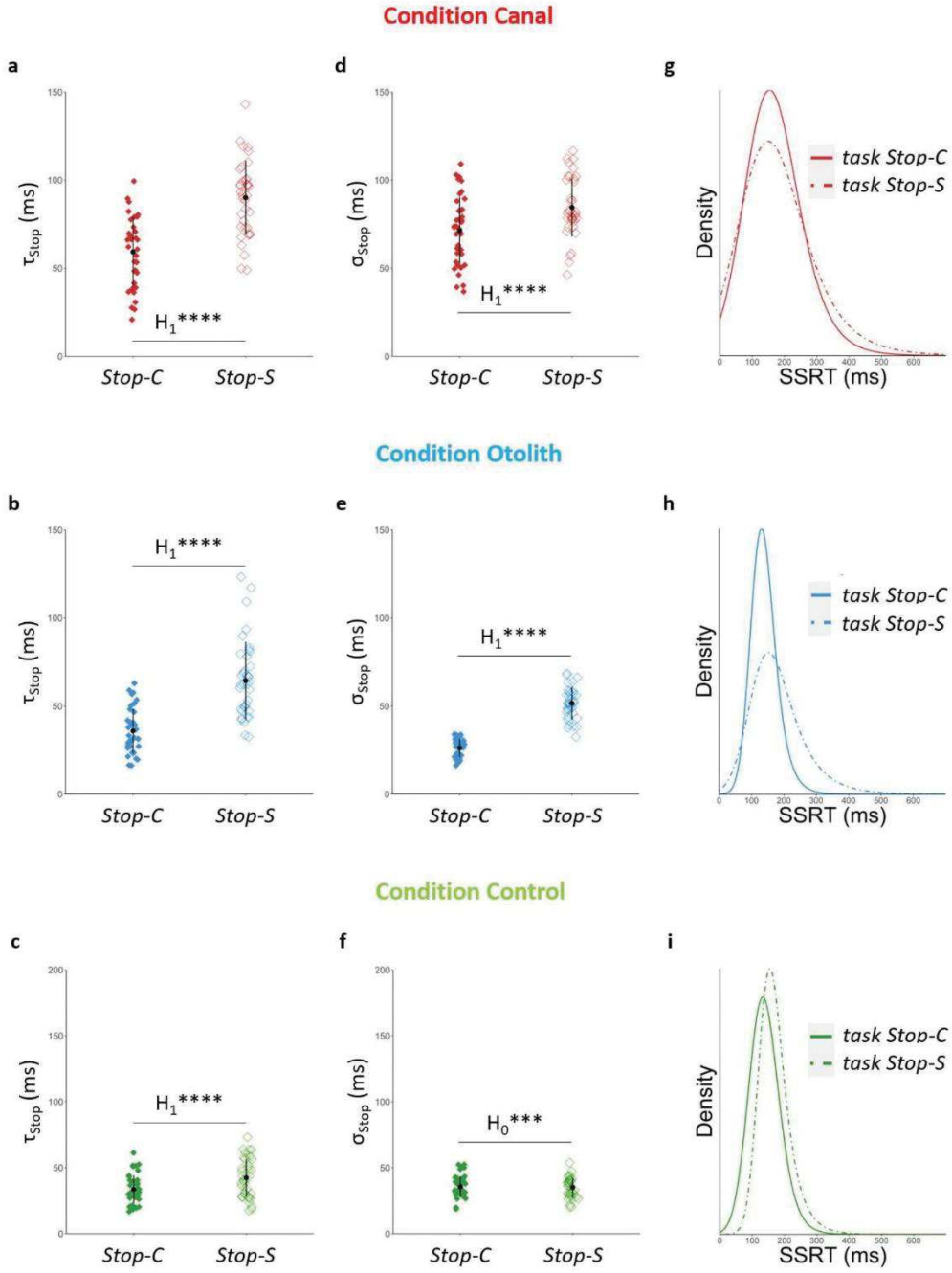

Condition Canal
a
d
g
τ_{Stop} (ms)
σ_{Stop} (ms)
H_1****
Stop-C
Stop-S
Density
task Stop-C
task Stop-S
SSRT (ms)
Condition Otolith
b
e
h
Condition Control
c
f
i
H_0***

Figure 3 - Effects of processing bodily information on inhibition performance according to computational measures. a, b, c, Processing information from the body (task Stop-S) increases the value of parameter τ_{Stop} of SSRT distribution in all conditions, including control condition. **d, e, f,** Task Stop-S is also associated with increased values for the parameter σ_{Stop} of SSRT distribution when vestibular signal is disrupted (conditions Canal and Otolith), as opposed to the condition Control **g, h, i,** In conditions Canal and Otolith, combination of increased values for parameters τ_{Stop} and σ_{Stop} is depicted by the expansion of the corresponding SSRT distribution tail, which is less marked in the condition Control where only the parameter τ_{Stop} significantly increases. *Interpretation scale: H_1**** means extreme evidence for the alternative hypothesis; H_0*** means very strong evidence for the null hypothesis.*

Processing bodily information speeds up the decision-making with a less conservative decision threshold and a reduced non-decisional time

Participants showed faster responses in the task Stop-S than in the task Stop-C, in all experimental conditions (condition Control: $p \leq 0.01$, $\log(BF_{10}) = 2.88$; condition Canal: $p \leq 0.01$, $\log(BF_{10}) = 2.91$; condition Otolith: $p \leq 0.05$, $\log(BF_{10}) = 1.1$). Specifically, participants responded faster in the task Stop-S when the Go stimulus was presented away from their RAZ (*i.e.* angle intervals of -3°, -2°, 2° and 3°; see *Supplementary Tables 5 and 6*). Furthermore, participants showed a lower accuracy on Go trials in the task Stop-S compared to the task Stop-C (condition Control: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 9.79$; condition Canal: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 7.28$; condition Otolith: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 5.61$). The within-individual variability in RTs (IIV RT) was consistently larger in the task Stop-S than in the task Stop-C (condition Control: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 11.51$; condition Canal: $p \leq 0.01$, $\log(BF_{10}) = 2.03$; condition Otolith: $p \leq$

0.001, $\log(BF_{10}) = 15.98$). *Supplementary Table 4* (lower part) summarises statistics that inform the task effect (Stop-C *vs* Stop-S) on decision-making variables according to standard measures.

The nature of trial response (correct *vs* error) interacted with the effect of task on RTs: on the task Stop-C, errors were faster than correct responses (condition Control: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 4.04$; condition Otolith: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 3.74$), except on the condition *Canal* where no difference was found (condition Control: $p = 0.84$, $\log(BF_{10}) = -1.48$) (

Figure **4**a); by contrast, on the task Stop-S, errors were consistently slower than correct responses (condition Control: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 13.51$; condition Canal: $p \leq 0.001$, $\log(BF_{10}) = 3.79$; condition Otolith: $p \leq 0.05$, $\log(BF_{10}) = 1.01$;

Figure **4**b). *Supplementary Table 7* summarises statistics that inform the effect of nature of trial response (correct *vs* error) on RTs.

For DDM-based latent components of decision-making, parameters a (response caution), t_0 (non-decision time), and ν (drift rate) consistently shifted to lower values for the task Stop-S relative to the task Stop-C (parameter a: $p \leq 0.001$ and $\log(BF_{10}) \geq 22.91$ in all conditions; parameter t_0: $p \leq 0.001$ and $\log(BF_{10}) \geq 8.96$ in all conditions; parameter ν: $p \leq 0.001$ and $\log(BF_{10}) \geq 23.97$ in all conditions;

Figure **4**c). The parameter z (starting point) did not differ between the two tasks ($p \geq 0.14$ and $\log(BF_{10}) \leq -0.7$ in all conditions;

Figure **4**c). *Supplementary Table 8* (lower part) summarises statistics that inform the task effect (Stop-C *vs* Stop-S) on the four DDM-based latent parameters of decision-making.

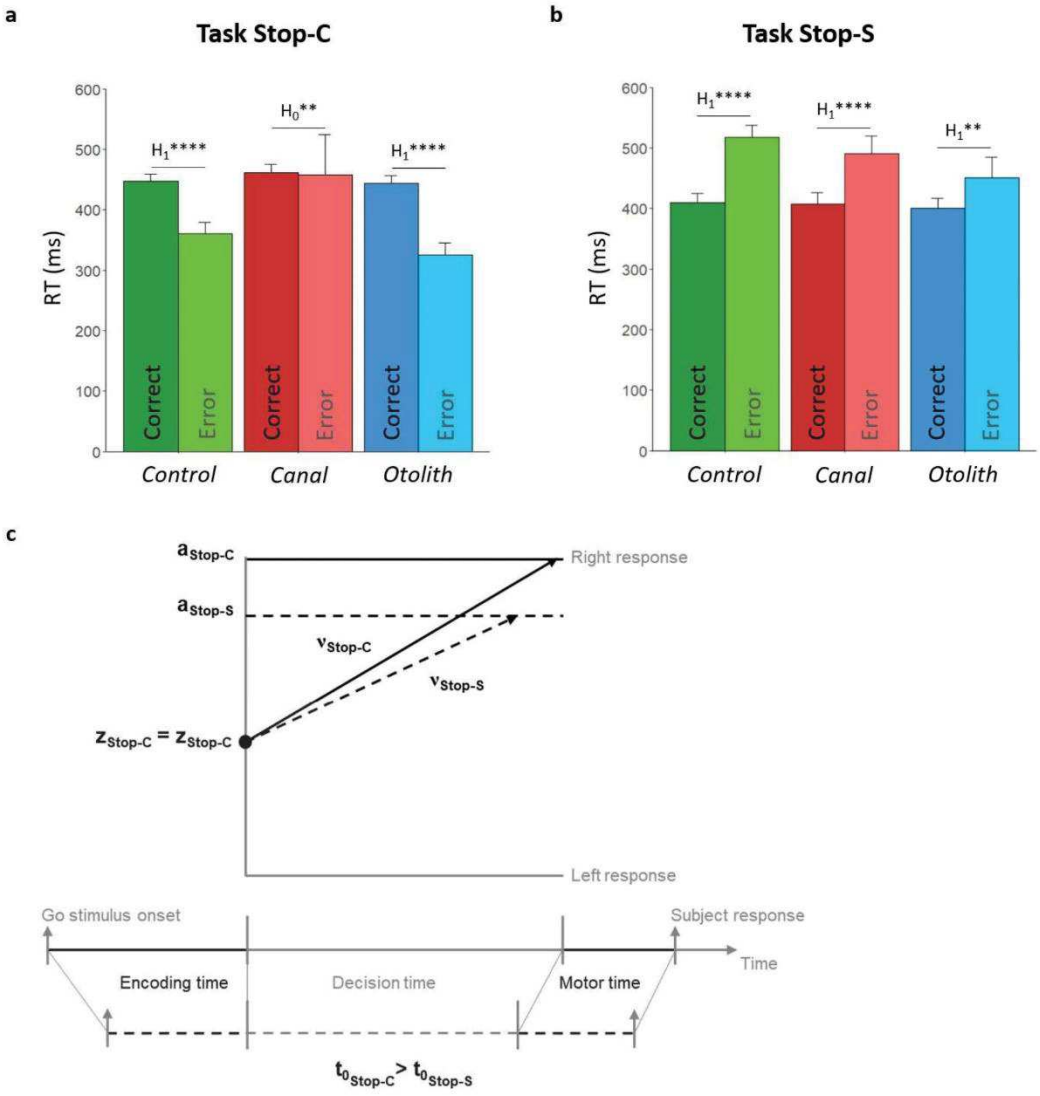


Figure 4 - Effects of processing bodily information on decision-making performance. a, On the task Stop-C, errors (lighter colors) are faster than correct responses (darker colors), except on the condition Canal where no difference was found. **b,** By contrast, on the task Stop-S, errors are consistently slower than correct responses. **c,** Schematic representation of the task effect on the parameters of diffusion decision model (solid black lines refer to the task Stop-C, and dotted black lines refer to the task Stop-S). *Interpretation scale: H_1**** means extreme evidence for the alternative hypothesis; H_0** means strong evidence for the null hypothesis.*

Descriptive statistics (mean and standard deviation) of all inhibition and decision-making variables are summarized in Tables 1 and 2, respectively, for each task and each condition separately.

Table 1 - Inhibition performance. Descriptive statistics (mean ± standard deviation) of inhibition measures, including standard metrics (upper part) and parameters estimated using a computational-based approach (lower part), as a function of the task and the condition.

	Task Stop-C			**Task Stop-S**		
	Condition			*Condition*		
Variable (unit)	*Control*	*Otolith*	*Canal*	*Control*	*Otolith*	*Canal*
$\mathbf{P_{Inhib}}$ (%)	54 ± 6	55 ± 7	56 ± 7	50 ± 7	51 ± 11	50 ± 10
SSRT (ms)	157 ± 41	159 ± 36	165 ± 49	171 ± 44	169 ± 50	179 ± 59
SSD (ms)	268 ± 66	258 ± 71	262 ±64	218 ± 74	206 ± 77	200 ± 65
$\boldsymbol{\mu_{Stop}}$ (ms)	109 ± 11	112 ± 8	106 ± 9	126 ± 15	105 ± 9	89 ± 19
$\boldsymbol{\sigma_{Stop}}$ (ms)	36 ± 8	26 ± 5	71 ± 19	35 ± 7	52 ± 9	84 ± 17
$\boldsymbol{\tau_{Stop}}$ (ms)	34 ± 11	36 ± 13	59 ± 20	42 ± 14	64 ± 22	90 ± 21
TF (%)	5.13 ± 6.08	2.70 ± 2.72	1.91 ± 2.45	3.38 ± 3.70	1.05 ± 0.53	4.37 ± 2.29
GF (%)	0.28 ± 0.64	0.26 ± 0.86	0.52 ± 1.11	1.17 ± 1.21	0.63 ± 1.47	1.16 ± 1.39

P_{Inhib}: inhibition accuracy (percentage of Stop-trials with successful inhibition); SSRT: stop signal reaction time; ms: milliseconds; SSD: stop signal delay; μ_{Stop}: mean of the Gaussian component of the SSRTs distribution; σ_{Stop}: standard deviation of the Gaussian component of the SSRTs distribution; τ_{Stop}: mean of the exponential component of the SSRTs distribution; GF: Go failure (percentage of Go stimuli missed by the subject); TF: trigger failure (percentage of stop-signal missed by the subject)

Table 2 - Decision-making performance. Descriptive statistics (mean ± standard deviation) of measures that inform the decision-making process, including standard behavioural metrics (upper part) and four main parameters of the diffusion decision model (lower part), as a function of the task and the condition.

	Task Stop-C			**Task Stop-S**		
	Condition			*Condition*		
Variable (unit)	*Control*	*Otolith*	*Canal*	*Control*	*Otolith*	*Canal*
$\mathbf{P_{Go}}$ (%)	98 ± 2	98 ± 4	97 ± 3	91 ± 6	90 ± 10	91 ± 7
$\mathbf{RT_{Tot}}$ (ms)	446 ± 77	442 ± 85	461 ± 88	417 ± 93	407 ± 107	416 ± 112
$\mathbf{RT_{Correct}}$ (ms)	447 ± 77	443 ± 85	461 ±86	410 ± 94	401 ± 103	408 ± 113
$\mathbf{RT_{Error}}$ (ms)	361 ± 88	326 ± 70	457 ± 294	518 ± 121	450 ± 191	490 ± 174
IIV RT (ms)	105 ± 22	96 ± 24	115 ± 50	138 ± 31	138 ± 34	153 ± 60
a (a.u.)	1.78 ± 0.18	1.73 ± 0.16	1.74 ± 0.13	1.35 ± 0.21	1.33 ± 0.24	1.26 ± 0.15
v (a.u.)	4.00 ± 0.44	4.20 ± 0.46	3.91 ± 0.36	1.49 ± 1.44	1.26 ± 1.40	1.43 ± 1.23
t_0 (ms)	224 ± 68	238 ± 77	239 ± 62	151 ± 78	151 ± 95	143 ± 85
z (a.u.	0.51 ± 0.05	0.51 ± 0.06	0.51 ± 0.06	0.52 ± 0.07	0.50 ± 0.06	0.51 ± 0.07

P_{Go}: decision-making accuracy (percentage of Go-trials with correct responses); RT_{Tot}: mean reaction time for all Go-trials; ms: milliseconds; $RT_{Correct}$: mean reaction time for Go-trials with correct responses; RT_{Error}: mean reaction time for Go-trials with errors; IIV RT: intra-individual variability in reaction times; a: response caution ; a.u.: arbitrary unit; v: drift rate; t_0: non-decision time; z: starting point

Discussion

Disrupted vestibular signal impairs inhibition

The first major observation of the present study is that the disruption of vestibular signal degrades the response inhibition performance. Using a centrifuge-based design that disrupted vestibular system through short-term gravitational alteration, we found an increase in the variability of inhibition latencies at the individual level. When stimulating semicircular canals, the parameters σ_{Stop} and τ_{Stop} of SSRT distribution increased, illustrating that longest inhibition latencies were characterized by a larger variability. Furthermore, the selective stimulation of otoliths impaired inhibition as a function of the relevance of otolith information to the context. We used two different tasks to manipulate the relevance of vestibular information, and disrupted otolith signal only affected inhibition when processing otolith information was required to solve the Go task. In this respect, parameters σ_{Stop} and τ_{Stop} of SSRT distribution increased, thus illustrating once again a larger variability of the longest inhibition latencies. It has been suggested that the tail of SSRT distribution indicates lapses of attention rather than inhibitory capacity[26,27]. Here, we found that slowing in the tail of SSRT distribution can be associated with less failure to launch inhibition process (parameter TF), thus suggesting that impaired inhibition caused by disrupted vestibular signal is not the result of attentional deficit. To summarize, our results demonstrate that disrupted vestibular signal degrades inhibition depending on the relevance of vestibular information to the context. The present study is novel in that, to date, it is the first work to examine the influence of *exteroceptive* signals on inhibition. Our findings are in line with the recent work of Rae *et al.* focusing on interoception that has shown that cardiac signal influences response inhibition performance[1]. Our results also extend previous research showing that exteroceptive signals influence spatial cognitive ability, in

particular when they are disrupted such as in sensory illusions (e.g., the somatogravic illusion[28,29], the Aubert effect[30-32], etc.).

Our insights have substantial implications for environments where individuals are exposed to high body constraints and cognitively demanding situations. A large body of literature indicates that spatial disorientation caused by sensory illusions is largely incriminated in aeronautical accidents[29]. Our findings demonstrate that disruption of vestibular signal through short-term gravitational alterations that characterize space flights, for example during launch and entry phases of spacecraft[33,34], might impair crew's response inhibition capacity. Furthermore, it is proposed that artificial gravity could be an effective countermeasure to minimizing side effects of spaceflight environment due to microgravity[34]. Interestingly, we here provide direct evidence that gravitational alteration during intermittent artificial gravity might actually impair crew's cognition (at least transiently), thus suggesting that concurrent countermeasures might be necessary to optimize this putative countermeasure.

Processing information from the body impairs inhibition, particularly when bodily signal is disrupted

We further found that inhibition was impaired when processing bodily information was required to solve the Go task (task Stop-S), with a decreased inhibition accuracy and a larger variability of the longest inhibition latencies (increased parameter τ_{Stop} of SSRT distribution). Importantly, this effect was observed in all conditions including the control condition, namely regardless of whether the vestibular signal was disrupted. In addition, when the vestibular signal was disrupted (conditions Canal and Otolith), the inhibition pattern of the task Stop-S was characterized with an even greater increase in variability of longest inhibition latencies (due to increase in the parameter σ_{Stop} of SSRT distribution). Taken together, our findings demonstrate that processing information from the body degrades inhibition, particularly when bodily signal

is disrupted. The task effect is maximized in the condition Otolith in which the percentage of stop-signal missed by the subject (parameter TF) is minimal, thus confirming that impaired inhibition does not result from attention lapses. In addition, results show that the nature of the Go task influences the inhibition performance and therefore support the idea that the Go and Stop processes are not completely independent[9]. The novel, sensorial stop-signal task we have developed extends the assessment of inhibition to situations where response that needs to be suppressed stems from processing of exteroceptive information. This task is particularly attractive because it might provide a more ecologically valid test of inhibition, since most of actions that are inhibited in daily life involve bodily information processing (e.g. inhibiting a movement of foot while walking). And, more importantly, the sensorial stop-signal task allows a sophisticated understanding of how inhibition is influenced by exteroceptive signal. In particular, it provides a way to test whether exteroceptive signal affects inhibition as a function of the relevance of exteroceptive information to the context. The findings of the present study are consistent with the recent work of Kunzendorf *et al.* focusing on interoception that has shown that cardiac signal differentially modulates the processing of information according to its relevance to the context[35].

Furthermore, we found that mean inhibition latency (parameter μ_{Stop} of SSRT distribution) decreased when the vestibular signal was disrupted (conditions Canal and Otolith) while processing bodily information (task Stop-S). Interestingly, such an observation conflicts with the lower inhibition accuracy we reported above. Indeed, according to the horse race model, a decreased mean inhibition latency that reflects a faster Stop process should lead to a higher level of inhibition success, given the Stop process is much more likely to finish before the Go process[7,8]. Alternatively, if a very fast Go process precedes the Stop process, shortening the inhibition latency could be insufficient to maintain the level of inhibition success. Consequently, a decreased mean inhibition latency can be associated with a lower (or the same)

inhibition performance due to the high speed of Go stimulus processing. To test this latter hypothesis and disentangling apparently contradictory results regarding the inhibition performance, the decision-making process related to the Go stimulus needs to be investigated.

Processing bodily information speeds up the decision-making process and ultimately leads to poor cognitive performance

Overall, almost all participants reported that the sensorial Go task, which required them to process bodily information for positioning the stimulus with respect to their RAZ, was more difficult than the classical one. Standard behavioural measures supported participants' subjective reports in showing a lower decision-making accuracy (P_{Go}) and a larger within-individual variability in RTs (IIV RT), in the task Stop-S compared with the task Stop-C. In addition, the latent decision-making component of drift rate (parameter v), which reflects the quality and strength of evidence from the Go stimulus, was lower in the task Stop-S thus supporting the higher level of difficulty of this task. Surprisingly, even though processing bodily information was more difficult, it was not corroborated by a lengthening of the decision-making process. Rather, RTs were shorter or equal in the task Stop-S compared with the task Stop-C, depending on the angle interval of the Go stimulus from the RAZ. First and foremost, the combination of high error rates and short RTs might suggest that participants made more errors in the task Stop-S because they responded quickly. The speed-accuracy trade-off can be tested by investigating RTs as a function of the response: error responses are typically faster than correct responses when speed is stressed and are usually slower than correct responses when accuracy is stressed[10]. We found that error responses were consistently slower than correct responses in the task Stop-S, thus rejecting the hypothesis that participants committed more errors because they responded quickly. To summarize, processing information from the body speeds up the decision-making process although participants perceived the task as more

difficult and favoured an accuracy-based response strategy. To clarify these counterintuitive findings, the decision-making process may be probed more deeply using the DDM-based approach. Of note, the DDM-based latent components that are computationally estimated from behavioural data are immune to speed-accuracy trade-offs. We found that the shortening of decision-making process affected both its decisional and non-decisional components. Specifically, the response caution (parameter a), which indicates the overall amount of sensory evidence that needs to be accumulated before decision, was lower in the task Stop-S compared to the task Stop-C. In other words, participants accumulated less evidence when processing bodily information before deciding on one or the other response alternative. Thus, participants likely failed to maintain the level of success in the Go task because their choice was committed long before enough discriminative bodily evidence was accumulated to respond accurately. Previous research has shown that interoceptive signal, for example cardiac systole, facilitates spontaneous or self-initiated motor actions[35-37]. More recently, Rae *et al*. have reported mixed findings regarding the impact of cardiac signal on intentional inhibition: although decisions to make or withhold actions seemed not to be influenced by cardiac phase, lower insight into bodily signals was linked to urges to move the body. The authors have suggested that reactive behaviour might result from noisy evidence that increases drift rate, and tips accumulators for execution of action towards motor threshold[38]. Interestingly, our results shed light on an alternative hypothesis in providing experimental evidence that processing bodily information might foster reactive behaviour through a less conservative response criterion for decision-making.

To summarize, our findings provide direct evidence that processing information from the body degrades the decision-making and the response inhibition. Specifically, the processing of bodily information is associated with a shortening of the decision-making process, which results from a less conservative decision threshold and a reduced non-decisional (encoding and

motor) time. Consequently, individuals fail to maintain a given level of inhibition success because a faster decision-making process requires a greater strength of inhibitory control for successfully inhibiting the response.

To improve and extend the understanding of how bodily information influences cognition, further experiments should investigate interoceptive and exteroceptive signals in a unified design because their combined effects on cognition are difficult to anticipate. For example, returning to the implications of present findings for the future of human space flights, the combined investigation of exteroceptive and interoceptive signals could provide a mean to disentangle the effect of gravitational alteration from potential confounding factors such as stress. Indeed, it is well known that stress response induces physiological changes and may also alter cognition[39]. In addition, a "holistic", multisignal approach could provide ecologically valid conditions to properly investigate mechanisms by which the brain integrates information originating within and outside the body. Some additional physiological signals might be particularly informative to provide a fined-grained analysis of how cognitive functions are affected by (disrupted) bodily information. Thus, electroencephalographic and electromyographic signals can inform about central and peripheral responses (e.g., error related negativity, partial error, etc.) to environment-body-brain interactions, beyond standard behavioural settings. Yet, some technical challenges should be addressed beforehand, particularly in centrifuge-based designs because of technical specifications resulting from rotation and the limited space on platform, to answer this promising question for neuroscience.

References

1 Rae, C. L. *et al.* Response inhibition on the stop signal task improves during cardiac contraction. *Sci Rep* **8**, 9136 (2018).

2 Chambers, C. D., Garavan, H. & Bellgrove, M. A. Insights into the neural basis of response inhibition from cognitive and clinical neuroscience. *Neuroscience and biobehavioral reviews* **33**, 631-646, doi:10.1016/j.neubiorev.2008.08.016 (2009).

3 Craig, A. D. How do you feel-now? The anterior insula and human awareness. *Nat Rev Neurosci* **10** (2009).

4 Salvato, G., Richter, F., Sedeño, L., Bottini, G. & Paulesu, E. Building the bodily self-awareness: Evidence for the convergence between interoceptive and exteroceptive information in a multilevel kernel density analysis study. *Human Brain Mapping* **41**, 401-418 (2020).

5 Lopez, C. & Blanke, O. The thalamocortical vestibular system in animals and humans. *Brain research reviews* **67**, 119-146 (2011).

6 Osada, T. *et al.* An essential role of the intraparietal sulcus in response inhibition predicted by parcellation-based network. *Journal of Neuroscience* **39**, 2509-2521 (2019).

7 Logan, G. D. & Cowan, W. B. On the ability to inhibit thought and action: A theory of an act of control. *Psychological review* **91**, 295 (1984).

8 Verbruggen, F. & Logan, G. D. Models of response inhibition in the stop-signal and stop-change paradigms. *Neuroscience and biobehavioral reviews* **33**, 647-661 (2009).

9 White, C. N. *et al.* Decomposing decision components in the stop-signal task: a model-based approach to individual differences in inhibitory control. *Journal of cognitive neuroscience* **26**, 1601-1614 (2014).

10 Ratcliff, R. & McKoon, G. The diffusion decision model: theory and data for two-choice decision tasks. *Neural computation* **20**, 873-922 (2008).

11 Congdon, E. *et al.* Measurement and reliability of response inhibition. *Frontiers in psychology* **3**, 37 (2012).

12 Kleiner, M. *et al.* What's new in psychtoolbox-3. *Perception* **36**, 1-16 (2007).

13 Leek, M. R. Adaptive procedures in psychophysical research. *Perception & psychophysics* **63**, 1279-1292 (2001).

14 Sebastian, A., Forstmann, B. U. & Matzke, D. Towards a model-based cognitive neuroscience of stopping–a neuroimaging perspective. *Neurosci Biobehav Rev* **90**, 130-136 (2018).

15 Band, G. P. H., Van Der Molen, M. W. & Logan, G. D. Horse-race model simulations of the stop-signal procedure. *Acta psychologica* **112**, 105-142 (2003).

16 Heathcote, A. *et al.* Dynamic models of choice. *Behavior research methods* **51**, 961-985 (2019).

17 Matzke, D., Dolan, C. V., Logan, G. D., Brown, S. D. & Wagenmakers, E. J. Bayesian parametric estimation of stop-signal reaction time distributions. *Journal of Experimental Psychology: General* **142**, 1047 (2013).

18 Matzke, D., Curley, S., Gong, C. Q. & Heathcote, A. Inhibiting responses to difficult choices. *Journal of Experimental Psychology: General* **148**, 124 (2019).

19 Matzke, D., Love, J. & Heathcote, A. A Bayesian approach for estimating the probability of trigger failures in the stop-signal paradigm. *Behavior research methods* **49**, 267-281 (2017).

20 Van Ravenzwaaij, D., Cassey, P. & Brown, S. D. A simple introduction to Markov Chain Monte–Carlo sampling. *Psychonomic bulletin & review* **25**, 143-154 (2018).

21 Gelman, A. & Rubin, D. B. Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical science* **7**, 457-472 (1992).

22 Rouder, J. N., Speckman, P. L., Sun, D., Morey, R. D. & Iverson, G. Bayesian t tests for accepting and rejecting the null hypothesis. *Psychonomic bulletin & review* **16**, 225-237 (2009).

23 Wagenmakers, E. J. *et al.* Bayesian inference for psychology. Part I: Theoretical advantages and practical ramifications. *Psychonomic bulletin & review* **25**, 35-57 (2018).

24 Jeffreys, H. *Theory of probability*. (1961).

25 Wagenmakers, E. J. *et al.* Bayesian inference for psychology. Part II: Example applications with JASP. *Psychonomic bulletin & review* **25**, 58-76 (2018).

26 Smid, C. R., Karbach, J. & Steinbeis, N. Toward a Science of Effective Cognitive Training. *Current Directions in Psychological Science*, doi:10.1177/0963721420951599 (2020).

27 Schel, M. A., Thompson, A. & Steinbeis, N. Development of behavioral and neural variability of cognitive control. Manuscript submitted for publication (2020).

28 Benson, A. J. in *Perception and control of self-motion* (eds R. Warren & A.H. Wertheim) 145-170 (Erlbaum, 1990).

29 Sánchez-Tena, M. Á., Alvarez-Peregrina, C., Valbuena-Iglesias, M. C. & Palomera, P. R. Optical illusions and spatial disorientation in aviation pilots. *Journal of medical systems* **42**, 79 (2018).

30 Anastasopoulos, D., Bronstein, A., Haslwanter, T., Fetter, M. & Dichgans, J. The role of somatosensory input for the perception of verticality. *Annals of the New York Academy of Sciences* **871**, 379-383 (1999).

31 Aubert, H. Eine scheinbare bedeutende Drehung von Objecten bei Neigung des Kopfes nach rechts oder links. *Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medicin* **20**, 381-393 (1861).

32 Mittelstaedt, H. The subjective vertical as a function of visual and extraretinal cues. *Acta psychologica* **63**, 63-85 (1986).

33 Moore, S. T. *et al.* Long-duration spaceflight adversely affects post-landing operator proficiency. *Sci Rep* **9**, 2677, doi:10.1038/s41598-019-39058-9 (2019).

34 White, O. *et al.* Towards human exploration of space: the THESEUS review series on neurophysiology research priorities. *npj Microgravity* **2**, 16023, doi:10.1038/npjmgrav.2016.23 (2016).

35 Kunzendorf, S. *et al.* Active information sampling varies across the cardiac cycle. *Psychophysiology* **56**, e13322 (2019).

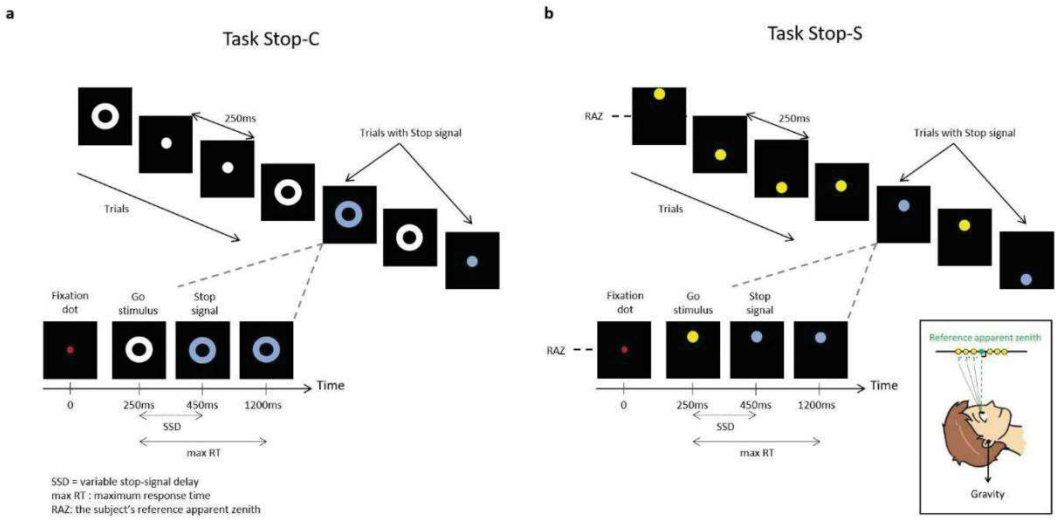
36 Mets, T., Konttinen, N. & Lyytinen, H. Shot placement within cardiac cycle in junior elite rifle shooters. *Psychology of Sport and Exercise* **8**, 169-177 (2007).

37 Ohl, S., Wohltat, C., Kliegl, R., Pollatos, O. & Engbert, R. Microsaccades are coupled to heartbeat. *Journal of Neuroscience* **36**, 1237-1241 (2016).

38 Rae, C. L. *et al.* Impact of cardiac interoception cues and confidence on voluntary decisions to make or withhold action in an intentional inhibition task. *Sci Rep* **10**, 1-15 (2020).

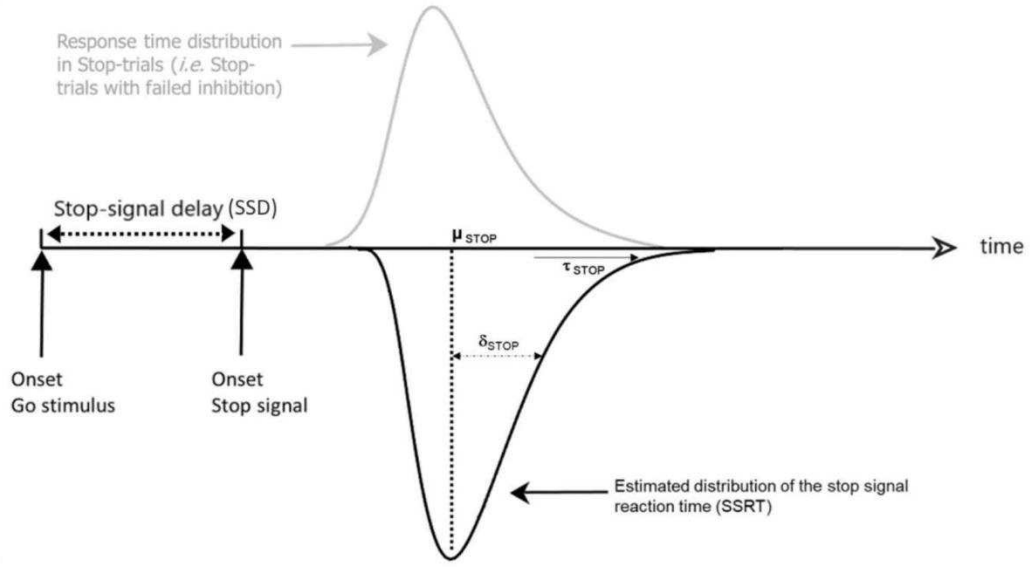
39 Sapolsky, R. M. Stress and the brain: individual variability and the inverted-U. *Nature neuroscience* **18**, 1344 (2015).

Supplementary Material

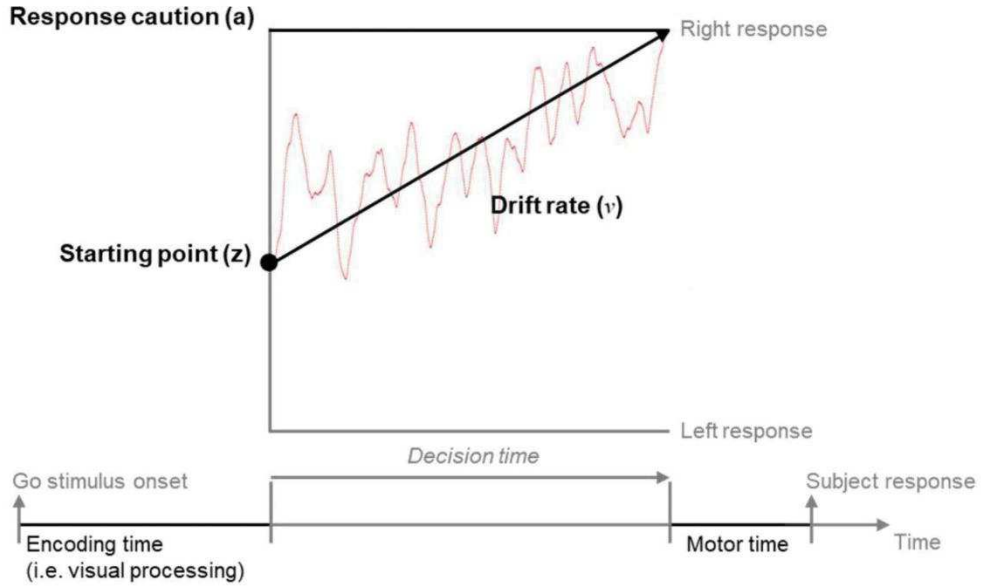


Supplementary Figure 1 – The Stop-signal paradigm. Display sequences for **(a)** the classical (task Stop-C) and **(b)** modified (task Stop-S) stop-signal tasks. In both tasks, participants respond to a Go stimulus, and in a minority of trials (30%) the Go stimulus is followed by a Stop signal that instructs participants to withhold their response. The two tasks differed by the nature of the Go stimulus, which allows us to test whether exteroceptive signal influence inhibition as a function of the relevance of exteroceptive information to the context. In the task Stop-S **(b)**, participants need to process exteroceptive information for positioning the Go stimulus with respect to their reference apparent zenith (RAZ). The RAZ is the plane through eyes that the subject perceived as being parallel to the direction of gravity. The Go stimulus was located above or below the subject's RAZ, with angle intervals of 1°, 2° and 3° (in absolute value) pseudo-randomized across all trials. By contrast, the task Stop-C **(a)** do not require participants to process exteroceptive information to provide response, and the Go stimulus was a geometric shape as in the classical stop-signal paradigm.

a Inhibition



b Decision-making



Non-decision time (t_0): encoding time + motor time

Supplementary Figure 1 – Computational models of inhibition and decision-making dynamics. **a,** Graphical representation of the horse-race model of inhibition. In a Stop-trial, if the response time (RT) is slower than the sum of stop signal delay (SSD) and stop signal reaction time (*i.e.* inhibition latency, SSRT), the response is successfully inhibited. In contrast, if the RT is faster than SSD + SSRT, the response cannot be inhibited and results in a signal response RT (grey distribution). The model assumes that RTs and SSRTs are random variables. The distribution of RTs in Stop-trials (grey distribution) is seen as a RTs distribution that is censored by the SSRTs distribution. In the present study, three parameters of the SSRTs ex-Gaussian distribution were estimated: the mean (parameter μ_{Stop}) and the standard deviation (parameter σ_{Stop}) of the Gaussian component, and the mean (parameter τ_{Stop}) of the exponential component. **b,** Schematic representation of the diffusion decision model with evidence on the ordinate and time on the abscissa. Here four latent decision-making parameters were estimated: *(i)* the response caution (parameter *a*), which indicates the overall amount of evidence that needs to be accumulated before the choice is committed; *(ii)* the drift rate (parameter *v*), which reflects the quality and strength of evidence from the stimulus; *(iii)* the non-decision time (parameter t_0), which sums the duration of encoding and motor processes; and *(iv)* the starting point (parameter *z*), which refers to the response bias for one option over another (left *vs* right).

Supplementary Table 1 - Bayes factor interpretation. A descriptive and approximate classification scheme for the interpretation of the log scale of Bayes factor BF_{10} (adapted from Jeffreys, 1961).

	Log (BF_{10})	Interpretation	Symbol
Growing evidence in favoutr of H_1	> 2	extreme evidence for H_1	H_1^{****}
	[1.48 ; 2]	very strong evidence for H_1	H_1^{***}
	[1 ; 1.48]	strong evidence for H_1	H_1^{**}
	[0.48 ; 1]	moderate evidence for H_1	H_1^{*}
	[0 ; 0.48]	anecdotal evidence for H_1	ns
	0	no evidence	ns
Growing evidence in favoutr of H_0	[-0.48 ; 0]	anecdotal evidence for H_0	ns
	[-1 ; -0.48]	moderate evidence for H_0	H_0^{*}
	[-1.48 ; -1]	strong evidence for H_0	H_0^{**}
	[-2 ; -1.48]	very strong evidence for H_0	H_0^{***}
	< -2	extreme evidence for H_0	H_0^{****}

$log(BF_{10})$: log scale of Bayes factor BF_{10}; H_1: alternative hypothesis; ns: non-significant; H_0: null hypothesis

Supplementary Table 2 - Condition and task effects on inhibition performance according to computational measures. Standard statistics and Bayesian equivalents inform the effects of condition (upper part) and task (lower part) on computational parameters of inhibition.

			Computational measures of inhibition													
			μ_{Stop}			σ_{Stop}			τ_{Stop}			TF			GF		
			Stat	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*
Effect of condition	**Task Stop-C**	*ANOVA*	8.21	<0.001	3.89	149.9	<0.001	70.28	58.35	<0.001	31.23	6.37	<0.01	3.37	1.32	0.27	-1.38
		Post-hoc tests															
		Control *vs* Otolith	-2.11	0.08	-0.16	3.44	<0.001	8.70	-0.80	0.43	-1.28	2.58	<0.05	0.47	0.09	0.93	-1.74
		Control *vs* Canal	1.94	0.08	0.09	-12.9	<0.001	24.45	-9.73	<0.001	18.90	3.42	<0.01	2.00	-1.36	0.46	-1.04
		Otolith *vs* Canal	4.05	<0.001	5.79	-16.4	<0.001	32.11	-8.93	<0.001	16.32	0.85	0.40	-0.81	-1.45	0.46	-0.85
	Task Stop-S	*ANOVA*	102.9	<0.001	47.60	185.6	<0.001	78.08	86.43	<0.001	43.05	18.86	<0.001	12.96	2.50	0.09	-0.41
		Post-hoc tests															
		Control *vs* Otolith	8.10	<0.001	18.49	-6.34	<0.001	21.41	-6.10	<0.001	32.02	4.19	<0.001	4.29	1.95	0.17	-0.04
		Control *vs* Canal	14.30	<0.001	32.57	-18.9	<0.001	36.01	-13.14	<0.001	11.21	-1.80	0.08	-0.66	0.03	0.98	-1.75
		Otolith *vs* Canal	6.20	<0.001	8.92	-12.6	<0.001	24.13	-7.04	<0.001	10.96	-6.00	<0.001	17.52	-1.92	0.17	-0.42
Effect of task	**Condition Control**	*t-test* *Stop-C vs Stop-S*	-8.60	<0.001	17.61	0.31	0.76	-1.70	-4.00	<0.001	4.53	1.68	0.10	-0.47	-4.38	<0.001	5.57
	Condition Otolith		4.10	<0.001	4.81	-16.6	<0.001	36.01	-8.34	<0.001	16.90	3.81	<0.001	4.05	-1.28	0.21	-0.99
	Condition Canal		6.42	<0.001	11.41	-3.39	<0.01	2.97	-10.2	<0.001	21.83	-5.00	<0.001	7.31	-2.31	<0.05	0.60

μ_{Stop}: mean of the Gaussian component of the SSRTs distribution; σ_{Stop}: standard deviation of the Gaussian component of the SSRTs distribution; τ_{Stop}: mean of the exponential component of the SSRTs distribution; TF: trigger failure (percentage of stop-signal missed by the subject); GF: Go failure (percentage of Go stimuli missed by the subject); *Stat*: statistic; *p*: p-value; *BF*: log scale of Bayes factor BF_{10}

Supplementary Table 3 - Condition and task effects on inhibition performance according to standard measures. Standard statistics and Bayesian equivalents inform the effects of condition (upper part) and task (lower part) on standard measures of inhibition.

			Standard measures of inhibition								
			SSRT			SSD			P_{Inhib}		
			Stat	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*
Effect of condition	**Task Stop-C**	*ANOVA*	0.79	0.46	-1.86	1.01	0.37	-1.69	2.50	0.09	-0.43
		Post-hoc tests									
		Control *vs* Otolith	-0.36	0.79	-1.69	1.42	0.48	-0.95	-1.66	0.20	-0.55
		Control *vs* Canal	-1.22	0.67	-0.95	0.84	0.80	-1.45	-2.13	0.11	-0.09
		Otolith *vs* Canal	-0.86	0.79	-1.43	-0.57	0.80	-1.53	-0.47	0.64	-1.60
	Task Stop-S	*ANOVA*	0.53	0.59	-2.07	2.45	0.09	-0.53	0.56	0.58	-2.04
		Post-hoc tests									
		Control *vs* Otolith	0.27	0.97	-1.70	1.51	0.27	-0.45	-0.95	1.00	-1.32
		Control *vs* Canal	-0.72	0.97	-1.49	2.16	0.10	0.16	-0.07	1.00	-1.74
		Otolith *vs* Canal	-0.99	0.97	-1.38	0.64	0.52	-1.57	0.88	1.00	-1.41
Effect of task	**Condition Control**	*t-test* *Stop-C vs Stop-S*	-1.92	0.06	-0.09	6.88	<0.001	12.73	3.26	<0.01	2.67
	Condition Otolith		-0.99	0.33	-1.29	5.00	<0.001	7.29	2.52	<0.05	1.01
	Condition Canal		-1.48	0.15	-0.75	6.46	<0.001	11.52	4.04	<0.001	4.65

P_{Inhib}: inhibition accuracy (percentage of Stop-trials with successful inhibition); SSRT: stop signal reaction time; SSD: stop signal delay; *Stat*: statistic; *p*: p-value; *BF*: log scale of Bayes factor BF_{10}

Supplementary Table 4 - Condition and task effects on decision-making according to standard measures. Standard statistics and Bayesian equivalents inform the effects of condition (upper part) and task (lower part) on standard measures of decision-making performance.

			Standard measures of decision-making performance													
			P_{Go}			RT_{Tot}			$RT_{Correct}$			RT_{Error}			IIV RT		
			Stat	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*
Effect of condition	**Task Stop-C**	*ANOVA*	1.24	0.29	-1.50	3.20	<0.05	0.05	2.88	0.06	-0.20	1.26	0.31	-0.64	3.11	<0.05	0.28
		Post-hoc tests															
		Control *vs* Otolith	0.12	0.91	-1.74	0.49	0.62	-1.32	0.46	0.65	-1.64	0.49	0.63	-0.98	1.12	0.35	0.60
		Control *vs* Canal	1.42	0.48	-0.13	-1.90	0.12	-0.15	-1.81	0.15	-0.31	-1.06	0.61	-0.60	-1.37	0.35	-1.11
		Otolith *vs* Canal	1.30	0.48	-1.24	-2.40	0.06	0.70	-2.27	0.08	0.52	-1.55	0.43	-0.35	-2.49	<0.05	0.22
	Task Stop-S	*ANOVA*	0.24	0.79	-2.29	0.55	0.58	-2.05	0.41	0.67	-2.19	1.74	0.19	-0.80	2.36	0.10	-0.55
		Post-hoc tests															
		Control *vs* Otolith	0.64	1.00	-1.60	0.95	1.00	-1.08	0.84	1.00	-1.15	1.87	0.20	-0.16	0.01	1.00	-1.75
		Control *vs* Canal	0.10	1.00	-1.74	0.08	1.00	-1.74	0.14	1.00	-1.74	0.95	0.70	-1.07	-1.88	0.19	-0.13
		Otolith *vs* Canal	0.54	1.00	-1.62	-0.87	1.00	-1.39	-0.70	1.00	-1.51	-0.92	0.70	-1.23	-1.89	0.19	-0.64
Effect of task	**Condition Control**	*t-test* *Stop-C vs Stop-S*	5.87	<0.001	9.79	3.35	<0.01	2.88	4.25	<0.001	5.20	-5.38	<0.001	6.87	-6.46	<0.001	11.51
	Condition Otolith		4.40	<0.001	5.61	2.57	<0.05	1.12	3.32	<0.01	2.79	-1.45	0.18	-0.33	-8.01	<0.001	15.98
	Condition Canal		4.99	<0.001	7.28	3.37	<0.01	2.91	4.00	<0.001	4.53	-0.02	0.99	1.46	-2.99	<0.01	2.03

P_{Go}: decision-making accuracy (percentage of Go-trials with correct responses); RT_{Tot}: mean reaction time for all Go-trials; $RT_{Correct}$: mean reaction time for Go-trials with correct responses; RT_{Error}: mean reaction time for Go-trials with errors; IIV RT: intra-individual variability in reaction times; *Stat*: statistic; *p*: p-value; *BF*: log scale of Bayes factor BF_{10}

Supplementary Table 5 - Decision-making performance in the task Stop-S as a function of the visual angle of stimulus. Descriptive statistics (mean ± standard deviation) of standard measures informing the decision-making process as a function of the visual angle of stimulus from the subject's 0°.

	Condition Control			**Condition Otolith**			**Condition Canal**		
	Visual angle of stimulus			*Visual angle of stimulus*			*Visual angle of stimulus*		
Variable (unit)	*1°*	*2°*	*3°*	*1°*	*2°*	*3°*	*1°*	*2°*	*3°*
P_{Go} (%)	78 ± 16	94 ± 6	98 ± 4	76 ± 22	93 ± 12	98 ± 6	76 ± 19	95 ± 9	98 ± 5
RT_{Tot} (ms)	457 ± 98	410 ± 99	384 ± 97	460 ± 119	394 ± 119	372 ± 104	459 ± 115	411 ± 116	377 ± 130
$RT_{Correct}$ (ms)	450 ± 107	406 ± 100	383 ± 96	460 ± 120	386 ± 111	371 ± 105	454 ± 116	404 ± 115	374 ± 129
RT_{Error} (ms)	520 ± 131	521 ± 146	514 ± 77	446 ± 183	525 ± 261	511 ± 116	469 ± 173	583 ± 121	730 ± 260
IIV RT (ms)	151 ± 39	130 ± 38	113 ± 29	148 ± 54	124 ± 43	114 ± 32	157 ± 70	137 ± 71	137 ± 73

P_{Go}: decision-making accuracy (percentage of Go-trials with correct responses); RT_{Tot}: mean reaction time for all Go-trials; ms: milliseconds; $RT_{Correct}$: mean reaction time for Go-trials with correct responses; RT_{Error}: mean reaction time for Go-trials with errors; IIV RT: intra-individual variability in reaction times

Supplementary Table 6 - Effect of the visual angle of stimulus (task Stop-S) on correct reaction times. Standard statistics and Bayesian equivalents inform the effect of the visual angle of stimulus on reaction times of correct trials.

	Condition Control			**Condition Otolith**			**Condition Canal**		
	Stat	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*
ANOVA	46.94	<0.001	24.95	34.48	<0.001	19.35	22.08	<0.001	12.80
Post-hoc tests									
1° *vs* 2°	6.16	<0.001	8.43	5.98	<0.001	7.69	3.85	<0.001	5.05
1° *vs* 3°	9.56	<0.001	18.06	7.98	<0.001	17.88	6.62	<0.001	9.46
2° *vs* 3°	3.40	<0.01	6.66	2.00	<0.05	0.46	2.76	<0.01	2.12

Stat: statistic; *p*: p-value; *BF*: log scale of Bayes factor BF_{10}

Supplementary Table 7 - Effect of the nature of trial response on reaction times. Standard statistics and Bayesian equivalents inform the effect of nature of trial response (correct *vs* error) on reaction times.

		Task Stop-C			Task Stop-S		
		Stat	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*
Condition Control	*t-test* *Correct vs Error*	4.01	<0.001	4.04	-7.20	<0.001	13.51
Condition Otolith		4.36	<0.001	3.74	-2.51	<0.05	1.01
Condition Canal		-0.21	0.84	-1.48	-3.74	<0.001	3.79

Stat: statistic; *p*: p-value; *BF*: log scale of Bayes factor BF_{10}

Supplementary Table 8 - Condition and task effects on decision-making according to computational parameters. Standard statistics and Bayesian equivalents inform the effects of condition (upper part) and task (lower part) on four main parameters of diffusion decision model.

			Computational parameters of decision-making process											
			Response caution (a)			Drift rate (v)			Non-decision time (t_0)			Starting point (z)		
			Stat	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*	*Stat*	*p*	*BF*
Effect of condition	**Task Stop-C**	*ANOVA*	1.56	0.22	-1.20	8.68	<0.001	4.22	1.89	0.16	-0.98	0.09	0.91	-2.42
		Post-hoc tests												
		Control *vs* Otolith	1.72	0.27	-0.71	-2.83	<0.05	2.92	-1.64	0.26	-0.76	-0.07	1.00	-1.74
		Control *vs* Canal	1.21	0.46	-1.04	1.23	0.22	-1.18	-1.73	0.26	-0.14	-0.40	1.00	-1.67
		Otolith *vs* Canal	-0.51	0.61	-1.58	4.06	<0.001	4.52	-0.09	0.93	-1.74	-0.37	1.00	-1.70
	Task Stop-S	*ANOVA*	4.42	<0.05	1.00	1.65	0.20	-1.18	0.24	0.78	-0.55	0.89	0.42	-1.74
		Post-hoc tests												
		Control *vs* Otolith	2.86	<0.05	2.03	1.74	0.26	-0.33	<0.001	1.00	-1.75	0.82	0.83	-1.51
		Control *vs* Canal	0.72	0.47	-1.54	0.41	0.68	-1.66	0.61	1.00	-1.60	1.32	0.58	-1.00
		Otolith *vs* Canal	-2.14	0.07	0.43	-1.33	0.38	-1.00	0.61	1.00	-1.56	0.50	0.83	-1.54
Effect of task	**Condition Control**	*t-test Stop-C vs Stop-S*	10.88	<0.001	23.62	11.02	<0.001	23.97	8.31	<0.001	16.82	-1.51	0.14	-0.70
	Condition Otolith		14.82	<0.001	32.61	13.07	<0.001	28.82	5.58	<0.001	8.96	-0.38	0.70	-1.68
	Condition Canal		10.60	<0.001	22.91	12.66	<0.001	27.89	7.25	<0.001	13.80	0.36	0.72	-1.68

Stat: statistic; *p*: p-value; *BF*: log scale of Bayes factor BF_{10};

Supplementary references

Jeffreys, H. (1961). *Theory of probability* (Clarendon Press Ed.).

2) *Les points clefs de l'article n°4*

- La perturbation de l'information vestibulaire dégrade la performance d'inhibition en augmentant la variabilité intra-individuelle des latences d'inhibition les plus longues, et cette dégradation dépend de la pertinence de l'information vestibulaire au regard du contexte.
- Le traitement d'une information corporelle extéroceptive (tâche Stop-S) dégrade la performance d'inhibition, en particulier quand l'information vestibulaire est perturbée.
- La dégradation de la performance d'inhibition dans la tâche Stop-S résulte pour partie de « l'accélération » du processus de prise de décision associée au stimulus Go, qui se caractérise par un seuil de décision moins conservateur et une diminution du temps non décisionnel.

3) *Discussion de l'article n°4*

Les résultats de la partie expérimentale III démontrent tout d'abord que la perturbation de l'information vestibulaire impacte la fonction d'inhibition. La stimulation des canaux semi-circulaires (condition *Canal*) entraîne une augmentation de la variabilité intra-individuelle des latences d'inhibition les plus longues, qui se traduit par l'augmentation des paramètres σ_{Stop} et τ_{Stop} de la distribution des SSRTs. Cet effet de la condition *Canal* sur l'inhibition est observé dans les tâches Stop-C et Stop-S. La stimulation des otolithes (condition *Otolith*) impacte la fonction d'inhibition uniquement quand l'information vestibulaire est pertinente au regard de la tâche : l'augmentation des paramètres σ_{Stop} et τ_{Stop} de la distribution des SSRTs est observé dans la tâche Stop-S mais pas dans la tâche Stop-C. Dans la littérature, certains auteurs suggèrent que l'augmentation des paramètres σ_{Stop} et τ_{Stop} de la distribution des SSRTs reflètent un défaut d'attention envers le signal Stop plutôt qu'un défaut d'inhibition à proprement parler (Schel *et al.*, 2020; Smid *et al.*, 2020). Nos résultats, qui sont détaillés dans l'**Article n°4**, montrent au contraire que l'augmentation des paramètres σ_{Stop} et τ_{Stop} est associée à une diminution de la proportion des essais dans lesquels le participant a omis le signal Stop (reflétée par la variable *Trigger Failure*). Autrement dit, l'augmentation de

la variabilité intra-individuelle des latences d'inhibition provoquée par la perturbation de l'information vestibulaire ne résulte pas d'un défaut d'attention, mais semble bien traduire une dégradation de la capacité d'inhibition. Ces résultats sont en accord avec ceux de Rae *et al.* (2018) qui portent sur l'intéroception et qui montrent que l'inhibition est influencée par le cycle cardiaque (Rae *et al.*, 2018). Par ailleurs, nos résultats permettent d'étendre à la fonction d'inhibition les données de la littérature qui montrent que l'information corporelle extéroceptive influence la perception spatiale, en particulier quand l'information corporelle est perturbée comme c'est le cas dans les illusions sensorielles (ex : l'illusion somatogravique (Benson, 1990; Sánchez-Tena *et al.*, 2018), l'effet Aubert (Anastasopoulos *et al.*, 1999; Aubert, 1861)).

Par ailleurs, nous observons une dégradation de la fonction d'inhibition dans la tâche Stop-S, dans laquelle le participant doit traiter son information corporelle extéroceptive pour répondre au stimulus Go, par comparaison à la tâche Stop-C. Cela se traduit par une diminution de la performance d'inhibition, ainsi qu'une augmentation de la variabilité intra-individuelle des latences d'inhibition les plus longues avec une augmentation du paramètre τ_{Stop} de la distribution des SSRTs. Il convient de souligner que cette dégradation de la fonction d'inhibition dans la tâche Stop-S est aussi observée dans la condition témoin (condition *Control*) où l'information vestibulaire n'est pas perturbée. Par ailleurs, dans les conditions où l'information vestibulaire est perturbée (conditions *Canal* et *Otolith*), le pattern d'inhibition observé dans la tâche Stop-S s'accompagne d'une augmentation du paramètre σ_{Stop} de la distribution des SSRTs, traduisant une plus grande variabilité des latences d'inhibition les plus longues. En résumé, ces résultats démontrent que le traitement de l'information corporelle extéroceptive dégrade la fonction d'inhibition, en particulier quand l'information vestibulaire est perturbée. Ces résultats montrent aussi que, dans le paradigme du signal Stop, la nature du stimulus Go influence la performance d'inhibition, défendant ainsi l'idée que les processus Go et Stop décrits dans le « horse race model » ne sont pas des processus totalement indépendants (White *et al.*, 2014). La tâche de signal Stop « sensorielle » développée dans le cadre de ce travail permet d'étendre l'évaluation de l'inhibition à des situations où la réponse à inhiber est issue du traitement d'une information corporelle. Cette tâche présente l'avantage de proposer un cadre expérimental plus « écologique » d'évaluation de la fonction d'inhibition, car la majorité des actions que nous avons à inhiber dans la vie quotidienne implique le traitement d'une information de nature corporelle (ex : inhiber un mouvement du

pied lors de la marche pour éviter la chute). Dans le cadre de ce travail, la tâche de signal Stop « sensorielle » permet aussi, et surtout, de mieux caractériser l'influence de la variation de l'information corporelle extéroceptive sur la fonction inhibition selon la pertinence de cette information au regard du contexte. Nos résultats démontrent que l'impact de la perturbation de l'information vestibulaire sur l'inhibition dépend de la pertinence de l'information vestibulaire au regard de la tâche. Ces résultats sont en accord avec ceux de Kunzendorf *et al.* (2019) qui portent sur l'influence de l'information *intéroceptive* (le cycle cardiaque) sur la perception, et qui montrent que durant la systole cardiaque le traitement sensoriel est facilité pour l'information *pertinente* au regard de la tâche, alors que ce n'est pas le cas pour l'information *non pertinente* (Kunzendorf *et al.*, 2019).

De plus, nous observons que le SSRT moyen (paramètre μ_{Stop} de la distribution des SSRTs) est plus court dans la tâche Stop-S que dans la tâche Stop-C, ceci dans les conditions où l'information vestibulaire est perturbée (conditions *Canal* et *Otolith*). Ces résultats sont « contradictoires » avec ceux de la performance d'inhibition qui est significativement inférieure dans la tâche Stop-S par comparaison à la tâche Stop-C. En effet, selon le « horse race model », si le processus Stop s'achève avant le processus Go alors la réponse est correctement inhibée. Ainsi, une diminution du SSRT moyen, qui traduit une latence d'inhibition plus courte, devrait être associée à une meilleure performance d'inhibition car le processus Stop est d'avantage susceptible de s'achever avant le processus Go, permettant l'inhibition de la réponse (Logan *et al.*, 1984; Verbruggen *et al.*, 2009). Cependant, dans le cas où le processus Go est très rapide, nous pouvons formuler l'hypothèse que l'accélération du processus Stop (*i.e.* la diminution de la latence d'inhibition) pourrait être insuffisante pour garantir un succès de l'inhibition. Ainsi, dans le cas où le processus Go est très rapide, une diminution du SSRT moyen pourrait s'accompagner d'une performance d'inhibition équivalente ou inférieure. Afin de tester cette hypothèse, nous avons analysé le processus de prise de décision associé au stimulus Go dans les tâches Stop-S et Stop-C.

La tâche Stop-S est rapportée comme plus difficile que la tâche Stop-C par la majorité des participants, en particulier quand le stimulus Go était positionné proche du ZA (angles visuels de -1° et 1°). Cette évaluation est objectivée par les données comportementales qui montrent dans la tâche Stop-S une diminution de la performance aux essais Go et une augmentation de la variabilité intra-individuelle des TR, par comparaison à la tâche Stop-C. De façon étonnante, nous observons que les participants répondent plus vite dans la tâche Stop-

S alors que la tâche est considérée comme plus difficile. Pour expliquer ces résultats, nous formulons l'hypothèse que les participants pourraient privilégier la vitesse à la précision pour répondre dans la tâche Stop-S. En d'autres mots, les participants pourraient faire plus d'erreurs car ils répondent trop vite. Pour caractériser l'échange vitesse-précision, nous avons analysé les TR en fonction de la nature de la réponse (correcte *vs* erreur). Quand le participant *privilégie la vitesse* à la précision, *les erreurs sont plus rapides* que les réponses correctes; à l'inverse, quand le participant *privilégie la précision* à la vitesse, *les erreurs sont plus lentes* que les réponses correctes (Ratcliff *et al.*, 2008). Dans la tâche Stop-S, nous observons que les erreurs sont systématiquement plus lentes que les réponses correctes, ce qui permet de rejeter l'hypothèse selon laquelle la mauvaise performance dans la tâche Stop-S résulterait d'une stratégie privilégiant la vitesse au détriment de la précision. En résumé, les participants répondent plus vite dans la tâche Stop-S alors même qu'ils trouvent la tâche plus difficile et que la stratégie qu'ils adoptent privilégie la précision à la vitesse. Autrement dit, nous observons dans la tâche Stop-S une « accélération » du processus de prise de décision. Pour clarifier ces résultats qui semblent de prime abord contre-intuitifs, nous avons caractérisé plus en détail le processus de décision associé au stimulé Go au moyen du DDM. Comme nous l'avons décrit plus haut, le DDM formalise la prise de décision comme une accumulation d'évidences jusqu'à ce qu'un seuil de décision soit atteint et, une fois franchi, une réponse est exécutée. Les paramètres de ce modèle, estimés à partir des données comportementales (le TR et la proportion de bonnes réponses), présentent l'avantage de ne pas être sensibles à l'échange vitesse-précision (Ratcliff *et al.*, 2008). Nous observons que « l'accélération » du processus de prise de décision dans la tâche Stop-S concerne ses composantes *décisionnelle* (abaissement du seuil de décision) et *non décisionnelle* (raccourcissement des temps d'encodage du stimulus et de la réponse motrice). En particulier, la quantité d'évidences sensorielles nécessaire pour qu'une décision soit prise, autrement dit la prudence de la réponse, est plus faible dans la tâche Stop-S que dans la tâche Stop-C. En d'autres mots, le participant accumule moins d'évidences sensorielles avant de prendre une décision quand il traite une information de nature corporelle. Nous formulons l'hypothèse que les participants pourraient être moins performants dans la tâche Stop-S car ils prennent leur décision avant d'avoir recueilli suffisamment d'évidences sensorielles pour sélectionner la bonne réponse, et ce alors que la tâche est plus difficile. Dans la littérature, des travaux qui portent sur l'intéroception montrent que la variation de l'information intéroceptive, durant la systole

cardiaque par exemple, favorise les comportements moteurs spontanés (Kunzendorf *et al.*, 2019; Mets *et al.*, 2007; Ohl *et al.*, 2016). Par ailleurs, Rae *et al.* (2020) suggèrent qu'une information intéroceptive de mauvaise qualité pourrait favoriser un comportement impulsif : le bruit contenu dans l'information pourrait être à l'origine d'une augmentation du taux de dérive, et favoriser une atteinte plus précoce du seuil de décision qui se traduirait par l'impulsivité du comportement (Rae *et al.*, 2020). A la lumière des résultats obtenus dans la partie expérimentale III, nous proposons une hypothèse alternative : le comportement « impulsif » observé dans la tâche Stop-S, où le processus de prise de décision est accéléré alors même que la tâche est plus difficile, pourrait résulter d'un seuil de décision moins conservateur (*i.e.* une réponse moins prudente au regard des évidences sensorielles disponibles) et d'un raccourcissement du temps non décisionnel. Le traitement de l'information corporelle extéroceptive est caractérisé par une « accélération » du processus de prise de décision et, par voie de conséquence, entraîne une dégradation de la performance d'inhibition car une plus forte capacité d'inhibition est nécessaire pour que la réponse soit correctement inhibée.

Au total, l'ensemble des résultats obtenus dans la partie expérimentale III permettent d'affirmer que la perturbation de l'information vestibulaire dégrade la fonction d'inhibition, et ce d'autant plus que l'information vestibulaire est pertinente au regard du contexte. De plus, le traitement de l'information corporelle extéroceptive est associé à une diminution de la performance cognitive, en partie du fait d'une accélération du processus de prise de décision qui entraîne une dégradation de la performance d'inhibition.

Discussion et perspectives

I. Discussion

A. Les résultats principaux

Le premier objectif de ces travaux expérimentaux a été de démontrer qu'un niveau élevé de mindfulness est associé à une meilleure conscience corporelle. Pour cela, nous avons testé la relation entre le trait mindfulness (en tant que disposition) et deux marqueurs physiologiques : (1) le potentiel évoqué cardiaque (HEP) qui a trait à la composante *intéroceptive* de la conscience corporelle ; et (2) le signal postural qui a trait à la composante *extéroceptive* de la conscience corporelle. Dans la partie expérimentale I, nous avons observé que le niveau de trait mindfulness, évalué par l'auto-questionnaire FMI, n'est pas corrélé à l'amplitude du HEP. De même, l'amplitude du HEP n'est pas corrélée au niveau de *sensibilité* intéroceptive évalué par l'auto-questionnaire MAIA. Par contre, les niveaux de trait mindfulness et de *sensibilité* intéroceptive sont étroitement et positivement corrélés. En résumé, la meilleure conscience corporelle qui est associée à un niveau élevé de mindfulness est démontrée par la mesure subjective de *sensibilité* intéroceptive, mais non par la mesure objective de l'amplitude du HEP. Ces résultats indiquent que l'amplitude du HEP ne doit pas être considérée, en l'état, comme un biomarqueur valide pour rendre compte du haut niveau de sensibilité intéroceptive associée au trait mindfulness. Dans la partie expérimentale II, nous avons observé que l'analyse du signal postural permet d'estimer correctement le trait mindfulness. De plus, nous avons observé que l'estimation du trait mindfulness est plus précise quand le signal postural est recueilli en condition *yeux fermés* par rapport à la condition *yeux ouverts*. Sur la base du postulat argumenté que la conscience corporelle est plus fortement engagée dans le contrôle postural quand l'information visuelle est absente (*i.e.* en condition *yeux fermés*), ces résultats démontrent qu'un niveau élevé de mindfulness est associé à une meilleure conscience corporelle extéroceptive. En somme, nous pouvons affirmer que l'association d'une meilleure conscience corporelle et d'un niveau élevé de mindfulness est vraie pour la composante extéroceptive posturale, mais que cela ne peut pas être étendu à la composante intéroceptive cardiaque telle que mesurée par l'amplitude du HEP.

Le second objectif de ces travaux expérimentaux a été d'évaluer l'effet de la variation de l'information corporelle *extéroceptive* sur la cognition. Pour cela, nous avons testé l'effet

d'une perturbation de l'information vestibulaire, provoquée par une altération gravitationnelle (hyperpesanteur) au moyen d'une rotation en centrifugeuse, sur la performance cognitive dans une tâche de prise de décision et d'inhibition (paradigme du signal Stop). Dans la partie expérimentale III, nous avons observé que la perturbation de l'information vestibulaire impacte la fonction d'inhibition en augmentant la variabilité intra-individuelle des latences d'inhibition les plus longues. Par ailleurs, nous avons observé que le traitement d'une information de nature corporelle entraîne une diminution de la performance d'inhibition, qui est d'autant plus marquée quand l'information vestibulaire est perturbée. Enfin, nous avons observé que cette diminution de la performance d'inhibition est la conséquence d'une « accélération » du processus de prise de décision qui se caractérise par l'abaissement du seuil de décision. En résumé, nous pouvons affirmer que la perturbation de l'information vestibulaire dégrade la fonction d'inhibition, et que le traitement de l'information corporelle extéroceptive est associé à une diminution de la performance cognitive, en partie du fait d'une accélération du processus de prise de décision qui entraîne une dégradation de la performance d'inhibition.

B. Limites des travaux expérimentaux

1) L'évaluation du HEP en condition « de repos »

Dans la partie expérimentale I, nous avons calculé le HEP à partir de signaux EEG et ECG enregistrés au repos : les participants étaient assis dans une pièce calme et dans l'obscurité, et ils avaient pour seule instruction de garder leurs yeux fermés pendant les cinq minutes d'enregistrement. Ce protocole expérimental « au repos » a été préféré à un autre protocole utilisé dans les travaux antérieurs sur le HEP, et dans lequel les signaux EEG et ECG sont enregistrés pendant que les participants effectuent une tâche de perception des battements cardiaques. Ce dernier protocole permet d'étudier la relation entre l'amplitude du HEP et la dimension de *précision* de la conscience corporelle intéroceptive (**Tableau 2** ; Garfinkel *et al.*, 2015). Dans le cadre de ce travail, il ne nous a pas semblé pertinent d'utiliser une tâche de perception des battements cardiaques car les études antérieures montrent de façon constante l'absence de lien entre la mindfulness et la performance dans cette tâche (Khalsa *et al.*, 2008; Khalsa *et al.*, 2020; Melloni *et al.*, 2013; Nielsen *et al.*, 2006; Otten *et al.*,

2015; Parkin *et al.*, 2014). De plus, la validité de construction de cette tâche est discutée car le nombre de battements cardiaques est le plus souvent sous-estimé par les participants, et la corrélation entre le nombre perçu et le nombre réel de battements cardiaques est assez faible et elle varie de façon non linéaire avec la *précision* intéroceptive (Brener *et al.*, 2016; Zamariola *et al.*, 2018).

Cependant, l'absence de relation entre l'amplitude du HEP calculé au « repos » et les mesures subjectives de la sensibilité intéroceptive et du trait mindfulness nous fait formuler l'hypothèse qu'un protocole de « repos » pourrait être impropre à l'évaluation de la conscience corporelle intéroceptive. La conscience du corps a été définie comme la capacité d'un individu à détecter des changements dans l'information corporelle (Mehling *et al.*, 2009), et est un prérequis pour l'adaptation du comportement en réponse aux perturbations du corps et de l'environnement. Ainsi, l'utilisation d'un protocole expérimental dépourvu de toute perturbation de l'information corporelle risque d'occulter une source importante de variabilité interindividuelle de la conscience corporelle. C'est pourquoi, dans le cadre de l'étude de la conscience corporelle *intéroceptive*, la manipulation expérimentale du niveau d'activation cardio-vasculaire pourrait constituer un paradigme de choix pour évaluer le HEP. Cette approche présente par ailleurs l'avantage d'être plus écologique en se rapprochant au plus près des conditions de la vie quotidienne, qui est caractérisée par des perturbations continues du niveau d'activation cardio-vasculaire (ex : l'augmentation de la fréquence cardiaque lors de la montée des escaliers, ou dans des situations émotionnellement intenses). Il existe différentes méthodes pour moduler expérimentalement le niveau d'activation cardio-vasculaire comme par exemple l'exercice physique (Herbert *et al.*, 2007), les changements de posture (Ring *et al.*, 1994), la stimulation vagale (Groves *et al.*, 2005) ou encore l'induction pharmacologique (Khalsa *et al.*, 2016). Cette dernière méthode, qui consiste à administrer au participant une substance modifiant le niveau d'activation de son SNAs, présente l'avantage par rapport aux autres méthodes de permettre la mise en place de protocoles en double-aveugle incluant une condition placebo. Parmi les substances utilisées, l'isoprotérénol est particulièrement adapté à l'étude de l'intéroception cardiaque car il agit directement sur les récepteurs β-adrénergiques du système cardio-vasculaire. L'administration d'isoprotérénol (sous la forme de bolus intra-veineux) constitue un paradigme expérimental particulièrement intéressant pour étudier l'intéroception cardiaque (Hassanpour *et al.*, 2018; Khalsa *et al.*, 2009), et son intérêt a déjà été documenté dans des populations d'individus en bonne santé

et des patients souffrant de pathologies psychiatriques (ex : les troubles du comportement alimentaire et l'anorexie mentale) (Khalsa *et al.*, 2015; Khalsa *et al.*, 2018b).

Dans le cadre de mon postdoctorat, il est prévu que je poursuive mes travaux sur le HEP en analysant l'effet d'une augmentation du niveau d'activation cardio-vasculaire induite par l'administration d'isoprotérénol sur l'amplitude du HEP. Les données ont été recueillies chez des participants ayant bénéficié de bolus intra-veineux d'isoprotérénol (à la posologie de 0,5 ou 2 microgrammes (µg) par bolus) et de sérum physiologique (condition témoin). L'amplitude du HEP sera comparée entre les trois conditions (0,5 µg, 2µg et condition témoin) au moyen de l'approche non paramétrique par permutation que nous avons utilisée dans la partie expérimentale I de ce travail (**Article n°2)**. Nous faisons l'hypothèse que l'amplitude du HEP pourrait être plus élevée dans les conditions où le niveau d'activation cardio-vasculaire est plus important (*i.e.* pendant l'administration de 0,5 µg et 2µg d'isoprotérénol) par comparaison à la condition témoin. Par ailleurs, nous testerons l'existence d'une relation entre l'amplitude du HEP et une mesure de la précision intéroceptive. Dans chacune des trois conditions que nous avons décrites plus haut, les participants ont effectué une tâche dans laquelle ils ont rapporté de manière continue, à l'aide d'un commutateur rotatif, l'augmentation ou la diminution de l'intensité de leur sensations cardiaques (**Figure 15** ; Hassanpour *et al.*, 2018; Khalsa *et al.*, 2009). Nous analyserons la corrélation entre l'amplitude du HEP et la valeur maximale de la mesure de précision intéroceptive, pour chaque condition séparément. Nous faisons l'hypothèse que l'amplitude du HEP pourrait être positivement corrélée avec la valeur maximale de la mesure de précision intéroceptive, en particulier dans les conditions où le niveau d'activation cardio-vasculaire est le plus important (*i.e.* pendant l'administration de 0,5 µg et 2µg d'isoprotérénol).

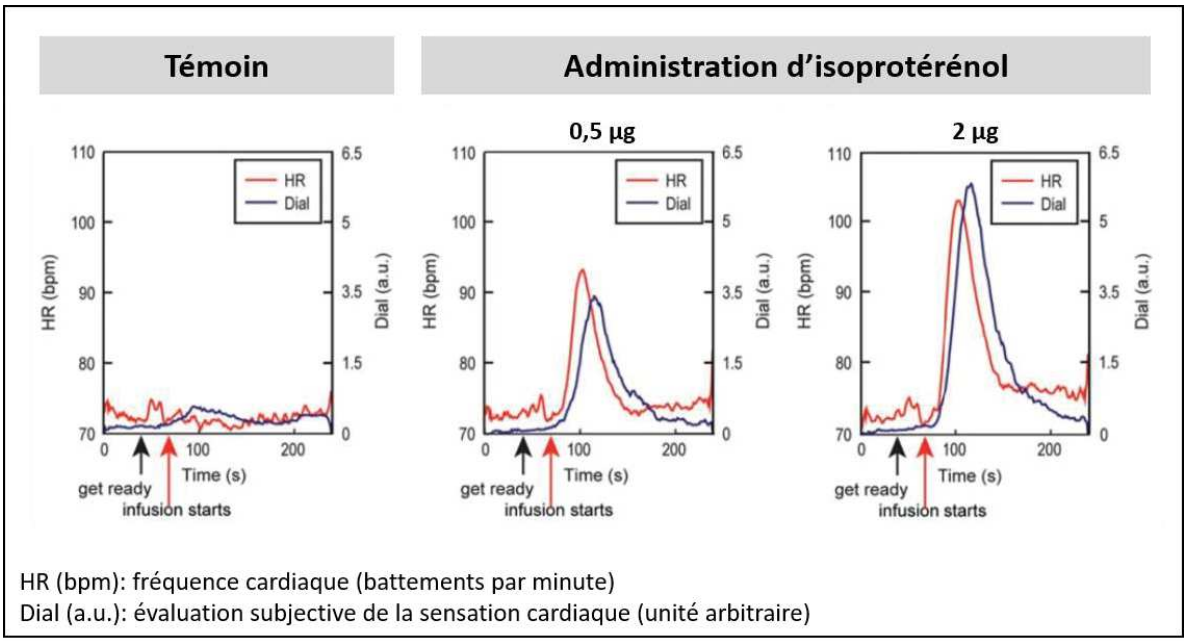


Figure 15 – Etude de l'intéroception cardiaque par l'administration d'isoprotérénol (adapté de Hassanpour et al., 2018)

2) L'interprétation des variables posturales reflétant la conscience corporelle extéroceptive associée au trait mindfulness

Dans la partie expérimentale II, 16 variables ont été extraites directement depuis l'analyse du signal postural dans les domaines temporel et fréquentiel. De plus, en complément de ces 16 variables dites « primaires », nous avons calculé des nouvelles variables appelées « termes croisés » correspondant au produit des variables primaires deux par deux (exception faite du produit d'une variable primaire par elle-même). Les termes croisés sont susceptibles de contenir une information de meilleure qualité que l'information dont sont composées chacune des variables primaires prise séparément. Ce sont $\frac{n\times(n-1)}{2}$ termes croisés, où n est le nombre de variables primaires, qui ont été générés. Au total, 136 variables posturales ont été prises en compte dans la conception des modèles numériques. Des algorithmes de machine learning ont été utilisés pour identifier lesquelles de ces variables posturales étaient effectivement pertinentes pour estimer le trait mindfulness. Cette étape de sélection des variables posturales a été réalisée de manière indépendante pour chacune des conditions dans lesquelles les données posturales ont été recueillies (yeux fermés *vs* yeux

ouverts) et pour chaque type de modèle (régression *vs* classification). Au total, quatre ensembles de variables posturales ont été constitués (**Tableau 1**).

Tableau 3 – Variables posturales pertinentes pour estimer le trait mindfulness (adapté de l'Article n°3)

	Variables posturales
Condition *yeux fermés*	
Modèle de régression	Mean-ML × log-Alpha-AP Mean-ML × PF95AP Beta-ML × log-Alpha-ML
Modèle de classification	Mean-ML × log-Alpha-AP Mean-ML × PF95AP
Condition *yeux ouverts*	
Modèle de régression	MP3 × Beta-ML
Modèle de classification	Zero-cross-V-AP × Beta-AP Mean-ML × log-slope-MP Mean-ML × log-Alpha-AP MP3 × log-Power-ML MP3 × log-Alpha-AP

Dans la condition *yeux fermés*, nous observons que les ensembles de variables posturales des modèles de régression et de classification présentent des similitudes : les variables posturales sélectionnées en première et deuxième position sont identiques pour les deux types de modèle. Par opposition, dans la condition *yeux ouverts*, aucune variable posturale n'est commune aux modèles de régression et de classification. Ces différents résultats suggèrent que l'information contenue dans le signal postural recueilli *yeux fermés* est de meilleure qualité (pour estimer le trait mindfulness) car elle est « reproductible » entre les deux types de modèle, par comparaison à l'information contenue dans le signal postural recueilli *yeux ouverts*.

A partir de ces éléments et des conclusions de la partie expérimentale II, nous pouvons émettre l'hypothèse que le mécanisme de conscience corporelle posturale dans la mindfulness pourrait être décrit au travers des variables posturales sélectionnées. Autrement

dit, la meilleure conscience corporelle associée à un niveau élevé de mindfulness pourrait se traduire par des phénomènes posturaux caractérisables à partir des variables posturales sélectionnées. Nous observons que les variables posturales sélectionnées sont exclusivement des termes croisés, *i.e.* des produits de deux variables primaires, ce qui rend complexe l'interprétation fonctionnelle (biomécanique) de l'information qu'elles contiennent. Par exemple, dans la condition yeux fermés, la première variable sélectionnée est la combinaison de variables qui caractérisent le signal postural à la fois dans le domaine temporel et le domaine fréquentiel : Mean-ML représente la position moyenne du CoP le long de l'axe médio-latéral, et log-Alpha-AP correspond à la transformation logarithmique du paramètre α de la fonction de densité de probabilité de la distribution Gamma caractérisant un paramètre du profil de vitesse du CoP (voir la section *Supplementary information* de l'**Article n°3** pour une description détaillée des variables posturales). Force est de constater qu'il est très difficile de décrire de façon compréhensible le pattern postural qui traduit une meilleure conscience corporelle posturale chez un individu mindful. Par ailleurs, l'effet de la mindfulness sur la variable posturale peut être contre-intuitif quant au phénomène postural attendu dans le cas d'une augmentation de la conscience corporelle. Considérons par exemple la variable Mean-ML qui représente la position moyenne du CoP le long de l'axe médio-latéral : nous proposons le postulat que l'augmentation de la conscience corporelle s'associe à un meilleur contrôle postural et donc à la réduction des oscillations posturales ; par conséquent, nous formulons l'hypothèse que la position moyenne du CoP pourrait être plus proche du point d'équilibre (situé entre les deux malléoles internes) chez les individus mindful par comparaison aux individus non mindful. En d'autres mots, les individus mindful devraient présenter une valeur de Mean-ML plus proche de zéro que les individus non mindful. Cette hypothèse est rejetée par les données expérimentales car la valeur de Mean-ML est égale à -1,46 millimètres (mm) en moyenne chez les individus mindful, alors qu'elle est égale à -0,82 millimètres en moyenne chez les individus non mindful ; autrement dit, la position moyenne du CoP est plus éloignée du point d'équilibre chez les individus mindful présentant une meilleure conscience corporelle. L'ensemble de ces éléments soulignent la difficulté que représente l'interprétation fonctionnelle des variables posturales qui ont été sélectionnées pour caractériser le mécanisme de conscience corporelle posturale dans la mindfulness. Des travaux complémentaires sont nécessaires pour préciser, d'un point de vue biomécanique, la nature

des phénomènes posturaux traduisant la meilleure conscience corporelle extéroceptive qui est associée à un niveau élevé de mindfulness.

3) L'approche unimodale dans l'évaluation de l'impact sur la cognition de l'information corporelle

Les résultats de la partie expérimentale III montrent que la perturbation de l'information vestibulaire dégrade la fonction d'inhibition ; autrement dit, l'inhibition est sensible à la variation de l'information corporelle *extéroceptive*. Ces résultats permettent d'étendre à la composante *extéroceptive* de l'information corporelle les données de la littérature qui montrent que l'inhibition est sensible à la variation de l'information corporelle *intéroceptive* (ex : la phase du cycle cardiaque) (Rae *et al.*, 2018). Néanmoins, nous n'avons pas recueilli dans la partie expérimentale III les signaux intéroceptifs, et il est donc difficile de distinguer les effets sur l'inhibition qui résultent de la variation de la composante *extéroceptive* de ceux liés à la composante *intéroceptive* de l'information corporelle. C'est pourquoi, afin de mieux caractériser les données que nous avons obtenues, les futurs travaux devront s'attacher à contrôler expérimentalement la composante *intéroceptive* de l'information corporelle, par exemple en recueillant le signal cardiaque et les mouvements respiratoires de façon concomitante à la perturbation de l'information vestibulaire. Cette perspective représente un défi technique pour les expérimentations menées en centrifugeuse en raison des contraintes techniques liées à la rotation, et de l'espace disponible pour le matériel expérimental qui est très réduit sur la plateforme.

Dans le cadre des expérimentations en centrifugeuse, il convient d'ajouter que le recueil des signaux intéroceptifs permettrait de contrôler le niveau de stress des participants pendant la rotation de la plateforme. Dans la partie expérimentale III, nous avons cherché à limiter la réaction de stress des participants en leur faisant effectuer, préalablement aux différentes conditions expérimentales, une phase de rotation d'une dizaine de minutes pendant laquelle ils pouvaient se familiariser avec la rotation. Néanmoins, le recueil des signaux intéroceptifs permettrait de quantifier les changements physiologiques induits par cette réaction de stress, et permettrait de contrôler un éventuel effet confondant du stress sur la performance cognitive.

Dans ce travail expérimental, les fonctions cognitives d'inhibition et de prise de décision ont été évaluées avec le paradigme du signal Stop. L'inhibition a été évaluée au moyen des variables comportementales de latence d'inhibition (SSRT) et de performance d'inhibition. La prise de décision a été évalué par les variables comportementales classiques (le pourcentage de réponses correctes et le temps de réaction), ainsi que par les variables latentes du DDM (le seuil de décision, le taux de dérive, le temps non décisionnel et le point de départ). La limitation des mesures à des variables comportementales restreint la compréhension des bases neurales qui sous-tendent l'influence sur la cognition de la variation de l'information corporelle. C'est pourquoi, les travaux futurs devront s'attacher à associer aux mesures comportementales des marqueurs électrophysiologiques, d'origine centrale (ex : le potentiel évoqué cérébral N2 pour l'inhibition et la négativité d'erreur pour la prise de décision, enregistrés au moyen de l'EEG) et périphérique (ex : l'ébauche d'erreur, avec l'électromyogramme), afin d'enrichir la description des bases neurales de l'effet de la variation de l'information corporelle sur les fonctions cognitives d'inhibition et de prise de décision.

Au total, c'est bien une approche multimodale, combinant à la fois une approche *multi-signaux* (extéroceptif et intéroceptif) et une approche *multi-variables* (comportementales et physiologiques), qui garantira le caractère « écologique » du paradigme expérimental pour décrire de manière exhaustive l'influence de l'information corporelle sur le fonctionnement du cerveau.

II. Perspectives

A. Approche computationnelle des neurosciences de la mindfulness et de la conscience du corps

Dans ce travail, nous avons évalué des biomarqueurs de la conscience corporelle (le potentiel évoqué cardiaque et la posture) en analysant des signaux physiologiques qui constituent le substrat biologique de l'information corporelle (Khalsa *et al.*, 2018a). Nous avons considéré que le mécanisme cognitif de conscience corporelle correspond à l'intégration, au niveau cérébral, de l'information corporelle transmise par les voies sensitives ascendantes (appelées « voies bottom-up » dans la littérature anglo-saxonne). Les nouvelles connaissances issues du domaine des neurosciences computationnelles suggèrent que la

perception du corps pourrait être basée sur des mécanismes plus complexes que la simple intégration d'informations sensorielles au niveau central. Ainsi, dans la théorie du cerveau Bayésien, la perception est décrite selon un mécanisme de codage prédictif : le cerveau fait des prédictions sur les causes (ou origines) possibles de l'information sensorielle à partir d'un modèle interne préétabli, et ce qui est perçu est la cause qui a la plus grande vraisemblance (*i.e.* la probabilité maximale que l'information sensorielle soit observée si la cause considérée en est l'origine) (Keller *et al.*, 2018). Si la prédiction est erronée par rapport à la cause réelle de l'information sensorielle, le modèle interne du cerveau est alors actualisé pour garantir une meilleure précision des prédictions futures (Friston, 2010). Le système est défini comme étant en homéostasie (*i.e.* en équilibre) quand les erreurs de prédiction sont faibles ou inexistantes. Quand les erreurs de prédictions sont importantes, il y a un découplage entre l'information sensorielle et les prédictions faites par le cerveau. Il a été récemment proposé l'hypothèse que cette situation engendre la mise en place de stratégies visant à moduler les valeurs accordées à l'information sensorielle et/ou aux prédictions, dans le but de retrouver l'équilibre du système (Paulus *et al.*, 2019). En d'autres mots, la valeur du poids attribué à l'information sensorielle et à la prédiction, ainsi que la capacité du cerveau à actualiser son modèle interne, pourraient permettre de caractériser la perception du corps dans des conditions normales ou pathologiques.

Nous souhaitons prolonger ce travail par deux perspectives de recherche : (1) la caractérisation du fonctionnement mindful selon la théorie du cerveau Bayésien, et (2) l'évaluation d'un modèle computationnel récent d'inférence active de l'intéroception cardiaque avec la mesure du HEP. Concernant la première perspective de recherche, notre travail de réflexion a été initié dans un commentaire (**Article n°5**) que nous avons soumis en réponse à une proposition de modèle neurocomputationnel de l'impact d'un programme de mindfulness sur le fonctionnement du cerveau (Manjaly *et al.*, 2020). La seconde perspective de recherche sera développée dans le cadre de mon postdoctorat.

1) Proposition de caractérisation du fonctionnement mindful selon la théorie du cerveau bayésien

(a) Présentation de l'article n°5

Manjaly *et al.* (2020) proposent un tout premier modèle neurocomputationnel de la mindfulness décrivant les mécanismes qui pourraient être impliqués dans l'efficacité du programme clinique *Mindfulness Based Cognitive Therapy* dans le traitement de la dépression. Les auteurs suggèrent que la pratique de la mindfulness pourrait (1) améliorer la perception sensorielle, ce qui se traduit par une augmentation de la vraisemblance de l'information sensorielle (qui est de meilleure qualité) ; et (2) promouvoir un « décentrage » de l'attention qui est portée au corps et à l'environnement, ce qui aurait pour conséquence de diminuer la précision du modèle interne (Manjaly *et al.*, 2020 ; **Figure 16**). En d'autres mots, selon les auteurs, la mindfulness serait caractérisé par une augmentation du poids attribué à l'information sensorielle et une diminution du poids attribué au modèle interne (appelé « prior » dans la littérature anglo-saxonne).

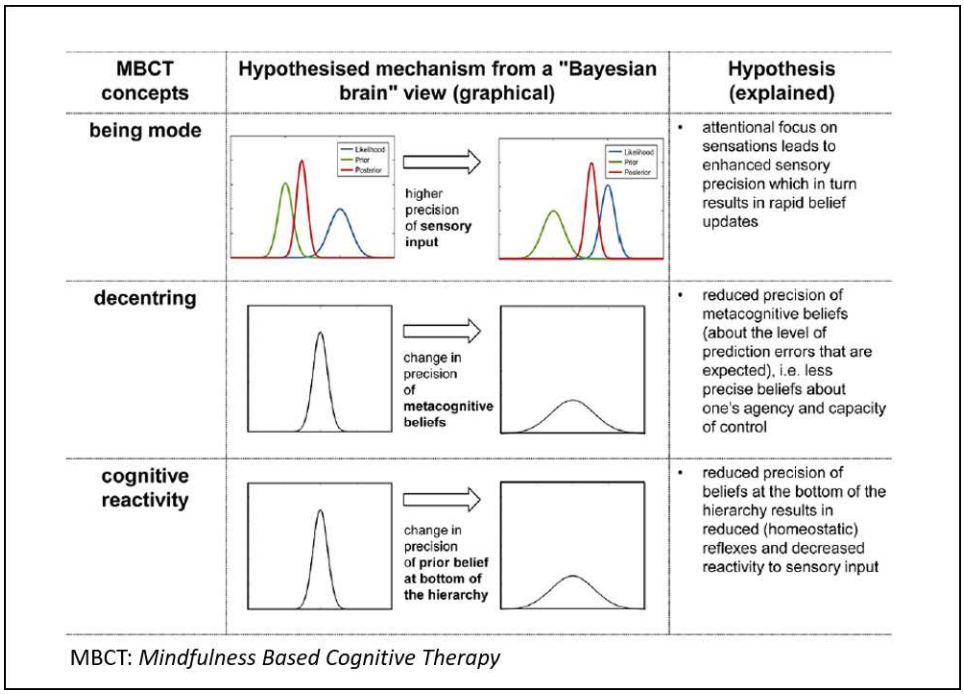


Figure 16 - Modèle théorique des mécanismes neurocomputationnels de la Mindfulness Based Cognitive Therapy dans le traitement de la dépression (adapté de Manjaly et al., 2020)

De notre point de vue, le mécanisme d'augmentation de la vraisemblance de l'information sensorielle et le mécanisme de diminution de la précision du prior sont incompatibles. En effet, si dans la mindfulness l'information sensorielle est de meilleure qualité, il nous paraît raisonnable de proposer que le modèle interne soit lui aussi de meilleure qualité (car « enrichi » de l'information sensorielle) et se traduise par un prior plus précis. Dans l'**Article n°5**, nous proposons de caractériser le fonctionnement mindful par les mécanismes suivants : l'augmentation de la précision du prior, qui résulte d'une augmentation de la vraisemblance de l'information sensorielle, pourrait se combiner à une actualisation continue du prior « instant après instant ». L'ajustement dynamique du prior, en fonction de l'instant présent, permet d'associer une augmentation de la précision du modèle interne avec une réduction de l'erreur de prédiction. Par ailleurs, l'abaissement du seuil d'accès à la conscience dans la mindfulness, hypothèse que nous proposons dans l'**Article n°1** mais que nous ne développons pas dans le cadre de ce travail, pourrait contribuer à augmenter la vraisemblance de l'information sensorielle en favorisant son accès à la conscience (Verdonk *et al.*, 2020).

Article n°5

Commentaire publié dans la revue *Frontiers in Psychiatry* le 02 février 2021

Title Page

Title

Commentary: A Computational Theory of Mindfulness Based Cognitive Therapy from the "Bayesian Brain" Perspective

Authors and affiliations

Charles VERDONK [(a, *)], Marion TROUSSELARD [(a, b, c)]

(a) French Armed Forces Biomedical Research Institute
Department of Neurosciences and cognitive sciences
Unit of Neurophysiology of stress
91220 Brétigny-sur-Orge, France

(b) French Military Health Service Academy
75005 Paris, France

(c) Lorraine University
APEMAC/EPSAM, EA 4360
57006 Metz, France

[*]Corresponding author:

Charles VERDONK
Mail: verdonk.charles@gmail.com

Abstract

Manjaly and Iglesias (2020) introduce a neurocomputational model of mechanisms through which Mindfulness Based Cognitive Therapy may work, based on a Bayesian perspective. They claim that mindfulness increases the precision of likelihood, but decreases the precision of prior. In this commentary, we argue that these two mechanisms conflict when describing mindful functioning. We suggest an alternative mechanism – namely the dynamic updating of prior beliefs as a function of context, which contributes to active inference. The moment-to-moment attentional pattern of mindfulness could promote the optimal adjustment of prior beliefs to the context of present experience.

Keywords: mindfulness, Bayesian brain, context-updating hypothesis, predictive coding, active inference

A Commentary on A Computational Theory of Mindfulness Based Cognitive Therapy from the "Bayesian Brain" Perspective.

Manjaly ZM and Iglesias S (2020). Front. Psychiatry. 11:404. doi: 10.3389/fpsyt.2020.00404

Introduction

In their seminal paper, Manjaly and Iglesias (2020) introduce a theoretical model of the neurocomputational underpinnings of Mindfulness Based Cognitive Therapy (MBCT). Taking a "Bayesian brain" perspective, they propose a promising framework that seeks to answer a question that remains at the frontier of neurosciences: "How does mindfulness work?". The authors claim that mindful functioning increases the precision of likelihood (*i.e.,* the precision of incoming sensory information), but decreases the precision of prior (*i.e.,* the precision of internal model prior to receiving new sensory evidence), thus reducing the significance of prediction error (which is the discrepancy between the prior and the likelihood).

Manjaly and Iglesias propose that the being mode in mindfulness (*i.e.* accepting whatever sensations arise) may enhance the precision of likelihood by promoting attentional skills, notably the ability of focused attention, which enables individuals to access an extensive sensory experience (Lutz et al., 2015). In our own recent work, we suggested that attentional amplification in mindfulness could result in a lower consciousness threshold, thus facilitating the access of sensory information to the global neural workspace (Verdonk et al., 2020; for a review of the global neural workspace theory, see Dehaene and Changeux, 2011). Consequently, the increased quantity of (sensory or metacognitive) evidence that is consciously processed may improve the precision of information (likelihood).

Nevertheless, we disagree on a second point, which argues that mindfulness could be associated with prior that is less precise (*i.e.* less informative), resulting in low reactivity (Manjaly and Iglesias, 2020). Even though such a computational mechanism could account for

reduced reactivity (in the sense of active inference), we believe that it is clearly inconsistent with the first computational mechanism—the increased precision of likelihood. The brain is a dynamic system in which events are intrinsically dependent—one experience will impact the next. Thus, a more precise likelihood at time *t* is expected to lead to a more precise prior at time *t+1*. Indeed, the process of updating beliefs integrates new and old information (from present and past experience, respectively) to improve future predictions. Consequently, the precision of priors should gradually increase as mindful experience accumulates (Figure 1). It should be noted that, to keep behavior adaptive, the prior precision must not exceed the likelihood precision. Indeed, in cases in which prior becomes more precise than likelihood, one would expect that individuals become less adaptive because they are less inclined to change when receiving new information.

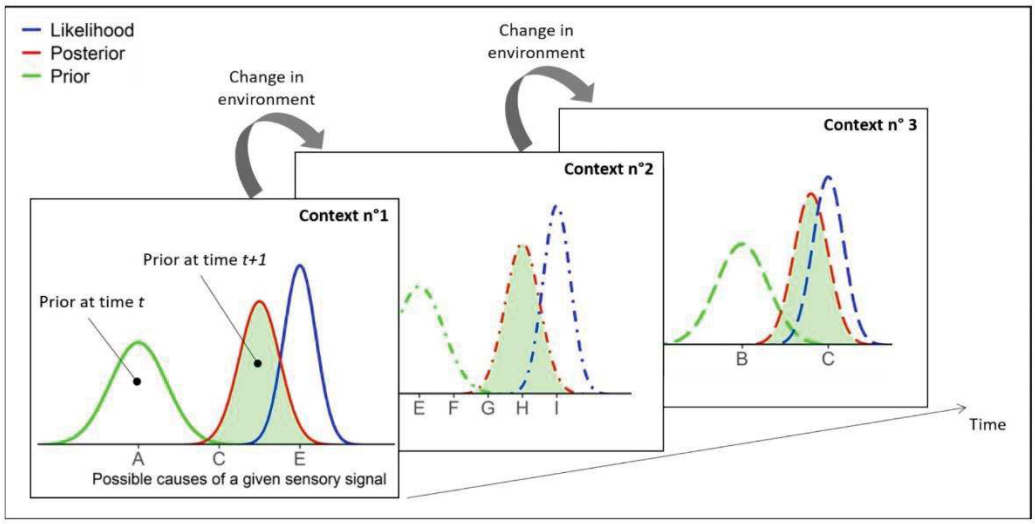


Figure 1- Graphical summary of two neurocomputational mechanisms through which mindfulness may work. First, mindfulness increases the precision of likelihood (*i.e.*, the precision of incoming sensory information), by decreasing the threshold of conscious access through attentional amplification. Thus, at time *t*, belief is updated by integrating the more precise likelihood and the prior (*i.e.*, the internal model prior to receiving new sensory evidence), which leads to a more precise posterior. Consequently, the newly updated prior at time *t+1* (green area), which is equivalent to the posterior at time *t*, shows an increased precision. Second, the attentional pattern of mindfulness, which is executed "moment to moment", enables the prior belief to be optimally adjusted to the context of present experience. Thus, prior beliefs are iteratively updated as changes in environment occur over time. This dynamic process makes it possible to continuously minimize prediction error, which is the discrepancy between the prior and the likelihood, as the latter is the best suited to the present context.

The context-updating hypothesis

Learning from (sensory) experience contributes to make an agent's prior (internal model) more precise, by reducing the range of possible causes of an input in relation to the context of experience. In other words, given an input and a context, possible causes are limited on the basis of the agent's past experience. Consequently, the probabilities of (remaining) causes increase, as well as the precision of prior, as experience accumulates.

Here, we argue that mindfulness is characterized by optimal adjustment of prior beliefs to the context of present experience, which contributes to minimizing prediction error. The attentional pattern of mindfulness, which is executed "moment to moment" (Kabat-Zinn, 1994;Lutz et al., 2015), could enable prior beliefs to be timely updated as a function of the present context.

Sensory information is continuously processed unconsciously. Conscious access, on the other hand, is thought to start when attention amplifies a given piece of information and allows it to access the global neural workspace (Dehaene and Changeux, 2011). The context-updating theory suggests that a belief (mental representation) is updated when the individual receives a new piece of information indicating a change in the environment. After initial sensory processing, a process of comparison evaluates the representation of the previous context and, if new evidence is detected, the representation is updated (Donchin and Coles, 1988). By linking the global neural workspace model and context-updating theory, we propose that the attentional pattern of mindfulness, which is executed "moment to moment", may enable gradually more precise priors to be optimally updated as a function of the context of present, conscious experience. This dynamic, moment-to-moment process could help to minimize the prediction error by limiting the discrepancy between the likelihood and the prior, as the latter is expected to be the most appropriate given the present context. Our hypothesis may be represented graphically by iterative updating of prior beliefs as changes in environment occur over time

(Figure 1). This dynamic process makes it possible to continuously minimize the distance between the likelihood and the prior, which reflects the significance of the prediction error.

This computational strategy is of particular interest in our ever-changing environment, because it enables continuous adjustment of cognitive and physiological reactivity. The flexibility that is cultivated through mindfulness practice could relate to this strategy when switching between modes (being *vs* doing), depending on which has greater relevance to the present context. Returning to the clinical focus of Manjaly and Iglesias' article, depression relapse is thought to result from self-reinforcing rumination, which corresponds to repetitive, negative thoughts. Within the "context-updating" framework, rumination could be described as resulting from the lack of updating of the prior, which remains fixed on a negative mental representation (belief) irrespective of emotional changes in the present context (Barrett and Bar, 2009). Furthermore, we suggest that the efficiency of MBCT in the treatment of depression relapse, including reduced rumination (Chambers et al., 2009), could rely on better updating (flexibility) of priors as a function of the present, emotional context.

Manjaly and Iglesias provide several experimental recommendations for future empirical work testing their theoretical model. The context-updating hypothesis presented in this commentary can be tested using the hierarchical gaussian filter, which derives update equations for beliefs in considering their time-varying structure (Mathys et al., 2014). Context flexibility (*i.e.,* the ability to adjust belief as a function of current context) in mindfulness can be tested by estimating separate parameters (for priors, likelihood and prediction errors) on different temporal hierarchies. Finally, it should be noted that the context-updating framework may be applicable to other psychiatric disorders that can be seen in terms of a deficiency in context processing (*i.e.*, context rigidity), such as the Post-Traumatic Stress Disorder (Kube et al., 2020).

Conclusion

Manjaly and Iglesias propose a theoretical, computational framework that offers a promising way to investigate the mechanisms through which mindfulness improves health and well-being. However, it appears to us that a core mechanism in their model – namely, the decreased precision of prior – conflicts with the mechanism of increased precision of likelihood. We suggest that mindfulness could be characterized by the increased precision of prior, because of the increased precision of likelihood, and the dynamic updating of prior beliefs to the context of the present experience, which ultimately lead to optimal active inference.

References

Barrett, L.F., and Bar, M. (2009). See it with feeling: affective predictions during object perception. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 364**,** 1325-1334.

Chambers, R., Gullone, E., and Allen, N.B. (2009). Mindful emotion regulation: An integrative review. *Clinical psychology review* 29**,** 560-572.

Dehaene, S., and Changeux, J.P. (2011). Experimental and theoretical approaches to conscious processing. *Neuron* 70**,** 200-227.

Donchin, E., and Coles, M.G.H. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating? *Behavioral and brain sciences* 11**,** 357-374.

Kabat-Zinn, J. (1994). *Wherever you go, there you are: Mindfulness meditation in every day life.* New York: Hyperion.

Kube, T., Berg, M., Kleim, B., and Herzog, P. (2020). Rethinking post-traumatic stress disorder–A predictive processing perspective. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*.

Lutz, A., Jha, A.P., Dunne, J.D., and Saron, C.D. (2015). Investigating the Phenomenological Matrix of Mindfulness-related Practices from a Neurocognitive Perspective. *The American psychologist* 70**,** 632-658.

Manjaly, Z.M., and Iglesias, S. (2020). A Computational Theory of Mindfulness Based Cognitive Therapy from the "Bayesian Brain" Perspective. *Frontiers in Psychiatry* 11**,** 404.

Mathys, C.D., Lomakina, E.I., Daunizeau, J., Iglesias, S., Brodersen, K.H., Friston, K.J., and Stephan, K.E. (2014). Uncertainty in perception and the Hierarchical Gaussian Filter. *Frontiers in human neuroscience* 8**,** 825.

Verdonk, C., Trousselard, M., Canini, F., Vialatte, F., and Ramdani, C. (2020). Toward a Refined Mindfulness Model Related to Consciousness and Based on ERP. *Perspectives on Psychological Science* 15**,** 1095-1112.

(b) Les points clefs de l'article n°5

- Les mécanismes neurocomputationnels d'augmentation de la vraisemblance de l'information sensorielle et de diminution de la précision du prior nous semblent incompatibles pour caractériser le fonctionnement mindful.
- Nous proposons de caractériser le fonctionnement mindful par un ajustement dynamique « instant après instant » du modèle interne, ce qui permet d'associer une augmentation de la précision du prior avec une réduction de l'erreur de prédiction.

Sur le plan expérimental, le mécanisme d'ajustement dynamique du prior dans la mindfulness pourrait être testé dans le cadre du paradigme d'apprentissage probabiliste (pour un exemple, voir Palminteri *et al.*, 2015). Brièvement, dans une tâche d'apprentissage probabiliste, l'expérimentateur fait fluctuer le degré d'association entre un stimulus et une réponse, créant ainsi des conditions dans lesquelles l'association stimulus-réponse est stable ou instable. Nous formulons l'hypothèse que, dans la condition où l'association stimulus-réponse est instable, la performance des individus mindful pourrait être meilleure que celle des individus non mindful.

2) Validation d'un modèle computationnel d'inférence active de l'intéroception cardiaque avec la mesure du HEP

Dans ce travail, nous nous sommes intéressés au mécanisme d'augmentation de la conscience du corps qui occupe une place centrale parmi les mécanismes cognitifs proposés pour expliquer les effets salutogéniques de la mindfulness (Farb *et al.*, 2015; Hölzel *et al.*, 2011; Verdonk *et al.*, 2020). La conscience du corps est de plus en plus étudiée dans le champ de la psychiatrie car les symptômes en lien avec l'intéroception (ex : des palpitations, un essoufflement) caractérisent de nombreuses pathologies psychiatriques (la dépression, le TSPT, les troubles du comportement alimentaire, etc.) (Khalsa *et al.*, 2018a). Paradoxalement, le concept d'intéroception est encore absent de la nosologie psychiatrique et il n'est pas explicitement identifié dans l'approche dimensionnelle des pathologies psychiatriques (appelée « Research Domain Criteria initiative » dans la littérature ango-saxonne).

L'évaluation de la qualité de l'intéroception dans les pathologies psychiatriques pourrait contribuer à améliorer leur diagnostic, l'évaluation du pronostic et le suivi évolutif. En particulier, le développement de biomarqueurs innovants pourrait permettre un diagnostic plus précoce et un suivi personnalisé plus performant de l'efficacité des traitements (Khalsa *et al.*, 2016).

Nous avons présenté plus haut les nouvelles connaissances issues des neurosciences computationnelles pour décrire le fonctionnement du cerveau. Dans le cadre des pathologies psychiatriques, les mécanismes neurocomputationnels à l'origine du dysfonctionnent de l'intéroception pourraient être : (1) l'attribution d'un poids excessif au modèle interne de perception du corps, autrement dit un prior « trop précis » (mécanisme *top-down*) ; (2) une dégradation de la qualité de l'information corporelle du fait d'une perception déficiente, autrement dit une diminution de la vraisemblance de l'information corporelle (mécanisme *bottom-up*) ; et (3) un défaut d'ajustement du modèle interne en réponse aux changements de l'environnement interne (Paulus *et al.*, 2019). Ainsi, en proposant un niveau intermédiaire de description du mécanisme de conscience corporelle, les neurosciences computationnelles offrent la possibilité de « combler » l'écart existant entre la physiologie et le comportement. En particulier, l'approche neurocomputationnelle pourrait permettre la distinction entre un mécanisme *top-down* et un mécanisme *bottom-up* pour caractériser une intéroception fonctionnelle (ex : dans le fonctionnement mindful) ou dysfonctionnelle (ex : dans les pathologies psychiatriques).

Dans le cadre de mon postdoctorat, il est prévu que je teste un modèle computationnel d'inférence active de l'intéroception cardiaque avec la mesure du HEP. Les modèles d'inférence active constituent une extension du mécanisme de codage prédictif que nous avons décrit plus haut : la prédiction faite par le cerveau représente le futur état du système, autrement dit l'état « désiré » par le système ; par conséquent, au lieu d'actualiser son modèle interne, l'individu va choisir une action qui lui permettra d'atteindre un état qui soit le plus proche possible de l'état désiré (Friston *et al.*, 2017). Smith *et al.* (2020) ont proposé récemment un modèle d'inférence active de l'intéroception cardiaque, qui a été validé avec des mesures comportementales au sein d'un échantillon d'individus en bonne santé et de patients souffrant de pathologies psychiatriques (Smith *et al.*, 2020). Il est prévu pendant mon postdoctorat que je participe au travail de validation de ce modèle computationnel avec la mesure du HEP. Nous modéliserons l'amplitude du HEP à l'échelle de l'individu en utilisant un

modèle Bayésien de la perception qui est dérivé de la modélisation de l'inférence active par un processus de décision markovien (Parr *et al.*, 2017; Smith *et al.*, 2020). L'extension de la validité de ce modèle d'inférence active de l'intéroception cardiaque à la mesure du HEP présente un intérêt pour le développement de nouvelles stratégies de prise en charge des pathologies psychiatriques. Par exemple, pour la prévention et le traitement du TSPT, la validation du HEP comme biomarqueur de la qualité de l'intéroception pourrait permettre d'envisager son utilisation en neurobiofeedback (Chiba *et al.*, 2019), avec l'objectif d'améliorer le niveau de conscience du corps par l'entraînement (dont le contenu et le format restent à déterminer).

B. Perspectives d'application médico-militaire

1) Aide à la gestion du stress : entraînement de la conscience corporelle

Dans l'introduction de ce travail, nous avons présenté un des enjeux de la recherche biomédicale du Service de Santé des Armées qui est le développement d'interventions innovantes destinées à optimiser les ressources psycho-cognitives du combattant, afin de lui permettre de faire face au stress du combat. Cette approche de santé positive est particulièrement intéressante dans le cadre de la prévention primaire du TSPT, car elle cible le développement des ressources plutôt que la réduction des facteurs de risques qui ne sont pas modifiables dans cette pathologie. Dans cette perspective, le trait mindfulness constitue une ressource psycho-cognitive d'intérêt car il est associé à une meilleure adaptation au stress dans la population militaire (Verdonk, 2013), et il est un facteur protecteur contre l'émergence du TSPT jusqu'à quatre ans après le traumatisme (Gibert *et al.*, 2020a; Gibert *et al.*, 2020b). De plus, le trait mindfulness peut être augmenté grâce à un entraînement à la mindfulness (Brown *et al.*, 2003; Kiken *et al.*, 2015), ce qui permet d'envisager son implémentation au sein de la population militaire dans le cadre d'un programme d'activités de prévention primaire.

Le modèle de la mindfulness dans lequel s'inscrit ce travail accorde une place centrale au mécanisme d'augmentation de la conscience du corps. Dans la mindfulness, la régulation de l'attention sur le corps augmente le niveau de conscience corporelle en facilitant l'accès à la conscience de l'information corporelle, ce qui a pour conséquence d'améliorer la régulation

des émotions et le contrôle cognitif (**Figure 1** ; Verdonk *et al.*, 2020). En termes d'application médico-militaire, nous formulons l'hypothèse qu'entraîner le combattant à la conscience de son corps pourrait constituer une stratégie de prévention primaire d'aide à la gestion du stress. En effet, augmenter le niveau de conscience corporelle intéroceptive du combattant pourrait aider celui-ci à mieux identifier sa réponse émotionnelle face au stress, qui est un prérequis indispensable pour mettre en place des stratégies de régulation efficaces. La prise de conscience de l'émotion, *via* la perception de son « substrat sensoriel » qu'est l'information corporelle intéroceptive (Craig, 2002; Kreibig, 2010), pourrait permettre à l'individu de reconnaître l'émotion, de l'observer et de s'en détacher, et ensuite de faire un choix sur la meilleure façon de réagir au regard de la situation (ex : réagir avec calme plutôt que de manière impulsive) (Ludwig *et al.*, 2020).

D'un point de vue pratique, la mise en place d'un programme d'entraînement à la conscience du corps au profit du combattant implique de répondre à deux questions : (1) « Quelle(s) forme(s) doit avoir l'intervention pour garantir son implémentation dans le programme d'activités déjà très dense des unités militaires ? » ; et (2) « Comment évaluer l'efficacité de la dite-intervention ? ». Pour la première question, une solution consisterait à utiliser une intervention déjà en place dans les armées (depuis une trentaine d'années) : les Techniques d'Optimisation du Potentiel (TOP). Brièvement, les TOP sont une méthode de préparation mentale qui vise l'apprentissage d'un ensemble de techniques et de stratégies mentales permettant de mobiliser au mieux les ressources physiques et psychologiques, en fonction des exigences des situations rencontrées (**Figure 17**). Les techniques utilisées dans les TOP font appel à des procédés de base comme le contrôle de la respiration, la relaxation musculaire et l'imagerie mentale. La méthode se présente sous la forme d'une « boîte à outils » personnalisable, qui permet aux combattants formés de mener à bien leurs missions tout en prévenant les effets délétères du stress (Perreaut-Pierre, 2016).

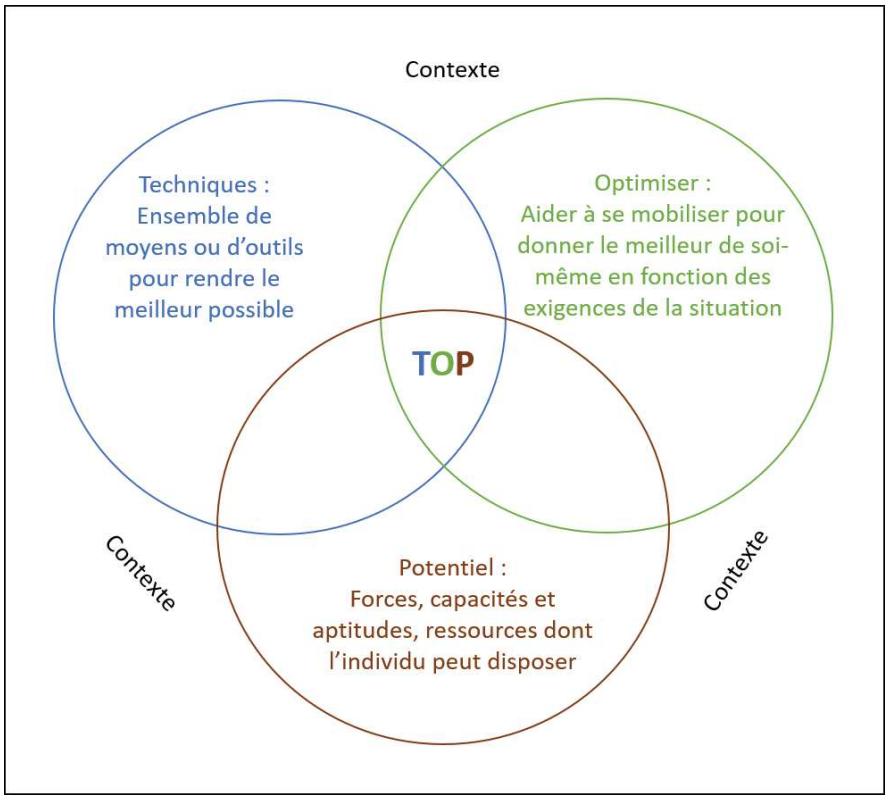


Figure 17 - Les Techniques d'Optimisation du Potentiel

Nous formulons l'hypothèse qu'un des mécanismes par lesquels les TOP optimisent la gestion du stress pourrait être l'augmentation de la conscience du corps. A l'issue de mon travail de thèse, je collaborerai dans un projet de recherche en cours d'élaboration au sein du Ministère des armées (projet POSITION) dont objectif est de tester l'efficacité d'une intervention TOP comme programme d'entraînement à la conscience du corps (pour une description de la problématique spécifique à ce projet, voir ci-après la section II.B.2)(a)). L'efficacité de l'intervention TOP sur le niveau de conscience corporelle sera évaluée par l'analyse de la posture (avant *vs* après l'intervention) en suivant une méthodologie semblable à celle qui a été utilisée dans la partie expérimentale II de notre travail.

Le neurobiofeedback est un outil innovant qui pourrait constituer une autre forme d'intervention destinée à augmenter le niveau de conscience corporelle du combattant. Le neurobiofeedback pourrait entraîner le combattant à contrôler l'activité de régions cérébrales spécifiques impliquées dans le traitement de l'information corporelle. Une des motivations de ce travail était l'évaluation du HEP comme marqueur physiologique fournissant une information quantitative (un « feedback ») sur le traitement conscient de l'information intéroceptive cardiaque. Les résultats de la partie expérimentale I ne nous permettent pas de

considérer le HEP calculé au repos comme un biomarqueur pertinent pour le neurobiofeedback. Cependant, nous avons exposé plus haut les limites de notre protocole expérimental (avec le HEP calculé au repos) dans l'évaluation du fonctionnement intéroceptif. C'est pourquoi il nous semble légitime de poursuivre les travaux d'évaluation du HEP, notamment en utilisant un protocole expérimental faisant varier le niveau d'activation cardio-vasculaire par l'administration d'isoprotérénol (Khalsa *et al.*, 2009). L'évaluation du HEP en fonction de l'activation cardio-vasculaire, et l'étude de sa relation avec les mesures comportementales de la conscience intéroceptive cardiaque (Hassanpour *et al.*, 2018), constituent les deux objectifs principaux de mon travail de postdoctorat. Les résultats de ce travail de postdoctorat me permettront de documenter la pertinence du HEP comme biomarqueur de la conscience corporelle, dans la perspective de développer un programme personnalisé d'aide à la gestion du stress en neurobiofeedback. De plus, au-delà du cadre de la prévention primaire, l'entraînement à la conscience du corps avec le neurobiofeedback pourrait constituer une stratégie thérapeutique innovante dans la prise en charge du TSPT. En effet, les symptômes intéroceptifs observés dans le TSPT (ex : les palpitations ou les sueurs, qui sont observés dans les syndromes d'hypervigilance ou de reviviscence) suggèrent qu'un traitement dysfonctionnel de l'information corporelle pourrait être impliqué dans la physiopathologie de la maladie (Paulus *et al.*, 2019). Des travaux préliminaires montrent l'intérêt du neurobiofeedback pour diminuer la symptomatologie du TSPT (Chiba *et al.*, 2019), et des travaux complémentaires sont nécessaires pour démonter son éventuel intérêt thérapeutique *via* un mécanismes d'action sur le niveau de conscience du corps.

2) Ouverture de l'étude de la conscience corporelle à d'autres domaines de la recherche biomédicale de défense

(a) Présentation de l'article n°6

Pendant ma thèse, mon travail sur la posture m'a donné l'occasion de travailler sur une autre problématique médico-militaire qui, de prime abord, ne relevait pas du domaine des neurosciences. Les stages de sélection des Forces Spéciales se caractérisent par un très fort taux d'attrition qui peut atteindre 90% dans certaines unités (ex : le stage de sélection des commandos Marine). De manière intéressante, les études épidémiologiques menées par le

Service de Santé des Armées montrent que la première cause d'attrition est une inaptitude déclarée pendant le stage en raison d'une pathologie médicale. Les pathologies rencontrées sont majoritairement des traumatismes aigus (60%) principalement localisés aux membres inférieurs (Bertrand, 2016; Longin, 2015; Morinière, 2013). La lecture des circonstances des traumatismes montre qu'une chute provoquée par une perte d'équilibre est incriminée dans 90% des cas (Bertrand, 2016). L'ensemble de ces données suggèrent que la qualité de l'équilibre postural pourrait influencer le risque de survenue de pathologies traumatiques au cours des stages de sélection. Il convient de préciser que les activités réalisées pendant ces stages sollicitent fortement l'équilibre postural : les stagiaires portent des charges lourdes (sac de combat avec arme) pendant des périodes prolongées, et ils effectuent des parcours d'audace situés en hauteur quelles que soient les conditions météorologiques. Les données épidémiologiques montrent d'ailleurs que la première activité pourvoyeuse de traumatismes est le parcours « jungle », qui est un parcours d'audace réalisé sans assurance sur des obstacles situés jusqu'à 5 mètres de hauteur (Morinière, 2013).

A la lumière de ces données épidémiologiques et des résultats de la partie expérimentale II, nous formulons l'hypothèse que le niveau individuel de conscience corporelle posturale pourrait influencer le risque de traumatisme de chute : un bas niveau de conscience corporelle pourrait augmenter le risque de traumatisme par chute à cause d'un contrôle postural déficient. De plus, nous formulons l'hypothèse qu'une stratégie de prévention primaire des traumatismes par chute pourrait consister en un entraînement à la conscience du corps pour améliorer le contrôle postural. L'**Article n°6** décrit les arguments sur lesquels repose le cadre théorique dans lequel s'inscrivent nos hypothèses de travail.

Dans des travaux antérieurs, les données posturales de 99 candidats commandos Marine ont été recueillies avant le début du stage de sélection (Bertrand, 2016; Longin, 2015), dans des conditions identiques à celles décrites dans la partie expérimentale II de ce travail. La question de recherche à laquelle nous souhaitons répondre est la suivante : « Est-ce que le risque de blessure par chute au cours du stage peut être prédit à partir de l'analyse de la posture enregistrée avant le début du stage ? Les résultats préliminaires montrent que le risque de blessure par chute peut être correctement prédit chez 75% des candidats. Des analyses complémentaires sont en cours pour valider ces résultats qui feront l'objet d'une publication à l'issue de mon travail de thèse. Le projet de recherche POSITION que nous avons évoqué plus haut a pour objectif principal d'évaluer l'efficacité d'une intervention TOP dans

la prévention du risque de traumatisme par chute pendant les activités physiques militaires. Nous formulons l'hypothèse que l'intervention TOP pourrait diminuer le risque de traumatisme par chute, par l'intermédiaire d'un mécanisme d'amélioration du contrôle postural *via* une augmentation du niveau de conscience corporelle.

Article n°6

Éditorial soumis

Title

Body awareness: a new perspective in sports injury prevention

Authors

Charles Verdonk [(a)], Anaïs M. Duffaud [(a)], Marion Trousselard [(a,b)], Frédéric Canini [(a,b)]

(a) French Armed Forces Biomedical Research Institute

Department of Neurosciences and Cognitive Sciences

Unit of Neurophysiology of Stress

91220 Brétigny-sur-Orge, France

(b) French Military Health Service Academy

75005 Paris, France

Corresponding author

Charles VERDONK

Mail: verdonk.charles@gmail.com

Although previous research has revealed a large number of risk factors for sports injuries, the effectiveness of prevention programs remains limited—probably due to an incomplete understanding of the causal mechanisms of injuries.[1] We propose that investigating the cognitive mechanism known as body awareness may contribute to uncovering how disruption in body-brain interactions may causally increase the risk of injury. Body awareness refers to the cognitive mechanism by which individuals perceive bodily changes,[2] and adjust their behaviour accordingly. Body awareness relies on a top-down attention process. The latter enables conscious access to bodily signals, which are subsequently integrated into higher-level representations of the body (subjective awareness: 'This is *my* body') and its position in the world (proprioception). The brain substrate of body awareness relies upon a large network of cortical and subcortical areas that are connected to the rest of the body through the spinal pathway.

Body awareness plays a critical role in postural control by providing information about the body's orientation relative to gravity. This is the result of the central integration of bodily signals coming from visual, vestibular and somatosensory systems. Body awareness is particularly important in standing, as the control of spontaneous, postural oscillations requires tracking low-intensity bodily changes.[3] As a central, higher-order (cognitive) component of the postural control loop, body awareness may impact the functionality of peripheral effectors of balance, putatively by acting directly on descending motor pathways, notably the motor cortex (Figure 1).

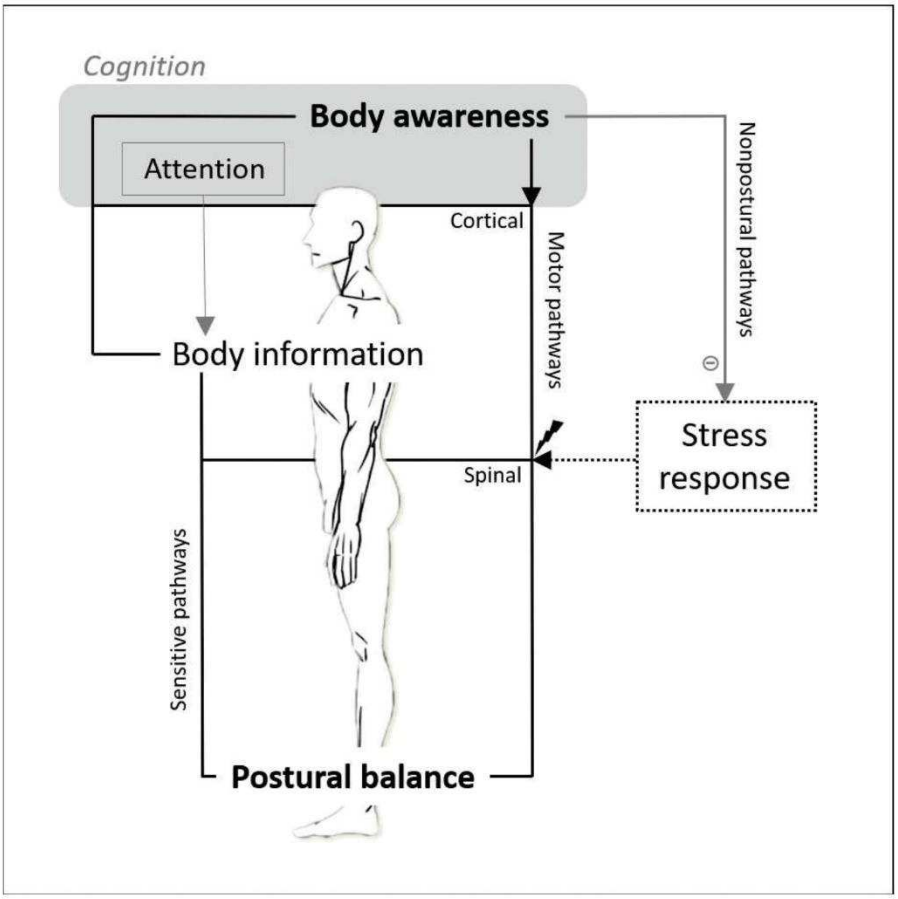


Figure 1- Schematic illustration of our cognitive approach to postural control. Body awareness refers to a cognitive mechanism in which top-down attention provides information about the body's orientation in space, subsequent to the central integration of multisensory body information. Body awareness may affect the risk of postural imbalance either: *(i)* by acting directly on descending motor pathways (solid black arrow), given that it is a central, higher-order (cognitive) component of the postural control loop (solid black line); or *(ii)* indirectly, by down-regulating non-postural pathways (solid grey arrow), for example, the stress response, which causally alters the postural control loop (Source: image of body from www.dessindigo.com).

Hierarchical neural systems that control posture include the cerebral cortex, subcortical structures and the spinal cord. Interestingly, the spinal structures that are involved in automatic postural responses are influenced by non-postural pathways. For instance, the stress response causally affects myotatic reflex excitability through the regulation of spinal reflex circuits via stress-related subcortical structures (notably the periaqueductal gray and the amygdala).[4] Such interactions may support the postural reactions (e.g., tonic immobility) seen in the human defensive cascade in stressful situations.[5] Body awareness makes a major contribution to regulating the stress response, by supporting the identification, appraisal and regulation of bodily states associated with stress levels.[6] The latter findings suggest that body awareness might also indirectly influence postural balance, via the down-regulation of non-postural responses that causally alter postural control (Figure 1).

In practice, one of the first questions that arises when investigating body awareness is: How can we measure it? Drawing upon the theoretical framework introduced above, the standing posture could be an interesting starting point. Posturography is a simple and affordable technique that is used to assess the standing posture. Participants are instructed to maintain a still, quiet stance on a stable surface. Interestingly, the person can be asked to take the test in two conditions: with the eyes open or closed. The eyes-closed condition seems to be a particularly interesting way to probe body awareness, since it seems reasonable to assume that body awareness is more strongly engaged in postural control when only nonvisual signals (from vestibular and somatosensory systems) are available.

Another consideration relates to methodological challenges. First, the relation between posture, body awareness and the risk of injury is expected to be complex (more specifically, nonlinear) as the determinants are multifaceted. Consequently, numerical models need to be suitably designed to be able to model the relation, if any, accurately. Second, the postural signal may be characterized by a large number (over 70) of features.[7] To address these challenges, we

advocate the use of advanced machine learning (ML) methods. ML-based models are a particularly attractive way to model non-linear interactions, especially neural networks, not least because of their universal approximation property. Moreover, ML algorithms (e.g., the probe feature method) provide an objective and efficient way to select the postural features that are most relevant in understanding the relation between posture, body awareness and risk of injury. [8]

To conclude, the existing literature reports findings that support the investigation of disrupted body awareness as a causal mechanism of sports injuries. At least two steps are needed to validate this new approach in sports injury prevention. First, prospective studies must demonstrate a causal relationship between the postural signal recorded in the eyes-closed condition, and injury risk. This could, for instance, consist in finding a numerical model that successfully predicts the risk of injury from features of the postural signal. The second, mandatory step is to demonstrate, through a causal effect on postural balance, that a body-centred prevention program (e.g., an intervention that enhances body awareness by training the mind to actively pay attention to body information) is more beneficial than an active-control condition in reducing the risk of injury.

References

1. Bahr R, Krosshaug T. Understanding injury mechanisms: a key component of preventing injuries in sport. *British journal of sports medicine* 2005;39(6):324-29.

2. Mehling WE, Gopisetty V, Daubenmier JJ, et al. Body awareness: construct and self-report measures. *PloS one* 2009;4(5)

3. Forbes PA, Chen A, Blouin JS. Sensorimotor control of standing balance. Handbook of clinical neurology: Elsevier 2018:61-83.

4. Lindquist DH. Emotion in motion: A three-stage model of aversive classical conditioning. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 2020;115:363-77.

5. Volchan E, Rocha-Rego V, Bastos AF, et al. Immobility reactions under threat: a contribution to human defensive cascade and PTSD. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 2017;76:29-38.

6. Craig AD. How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body. *Nature reviews Neuroscience* 2002;3(8):655-66.

7. Yamamoto T, Smith CE, Suzuki Y, et al. Universal and individual characteristics of postural sway during quiet standing in healthy young adults. *Physiological reports* 2015;3(3)

8. Dreyfus G. Neural networks: methodology and applications: Springer Science and Business Media 2005.

(b) Les points clefs de l'article n°6

- L'étude du mécanisme cognitif de conscience corporelle, par l'analyse de la posture en condition yeux fermés, pourrait contribuer à mieux comprendre comment la qualité de l'interaction corps-cerveau influence le risque de traumatisme par chute.
- La conscience corporelle pourrait influencer le risque de traumatisme par chute par une action *directe* sur les voies motrices descendantes car elle constitue un mécanisme central de la boucle du contrôle postural (conscience corporelle extéroceptive).
- La conscience corporelle pourrait aussi influencer le risque de traumatisme par chute de manière *indirecte*, en agissant sur des voies non motrices qui ont un impact sur la qualité du contrôle postural (ex : la réaction de stress ; conscience corporelle intéroceptive).

Bibliographie

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

Amboni, M., P. Barone and J. M. Hausdorff (2013). "Cognitive contributions to gait and falls: evidence and implications." Movement disorders **28**(11): 1520-1533.

Anastasopoulos, D., A. Bronstein, T. Haslwanter, M. Fetter and J. Dichgans (1999). "The role of somatosensory input for the perception of verticality." Annals of the New York Academy of Sciences **871**(1): 379-383.

André-Deshays, C., I. Israel, O. Charade and A. Berthoz (1993). "Gaze control in microgravity: I. Saccades, pursuit, eye-head coordination." Journal of Vestibular Research: Equilibrium & Orientation.

Angelaki, D. E. and K. E. Cullen (2008). "Vestibular system: the many facets of a multimodal sense." Annu. Rev. Neurosci. **31**: 125-150.

Armour, J. A. and J. L. Ardell (2004). Basic and clinical neurocardiology, Oxford University Press.

Aubert, H. (1861). "Eine scheinbare bedeutende Drehung von Objecten bei Neigung des Kopfes nach rechts oder links." Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie und für klinische Medicin **20**(3-4): 381-393.

Augurelle, A. S., M. Penta, O. White and J. L. Thonnard (2003). "The effects of a change in gravity on the dynamics of prehension." Experimental brain research **148**(4): 533-540.

Azevedo, R. T., S. N. Garfinkel, H. D. Critchley and M. Tsakiris (2017). "Cardiac afferent activity modulates the expression of racial stereotypes." Nature communications **8**(1): 1-9.

Azzalini, D., I. Rebollo and C. Tallon-Baudry (2019). "Visceral signals shape brain dynamics and cognition." Trends in cognitive sciences **23**(6): 488-509.

Baer, R. A., G. T. Smith, E. Lykins, D. Button, J. Krietemeyer, S. Sauer, E. Walsh, D. Duggan and J. M. Williams (2008). "Construct validity of the five facet mindfulness questionnaire in meditating and nonmeditating samples." Assessment **15**(3): 329-342.

Band, G. P. H., M. W. Van Der Molen and G. D. Logan (2003). "Horse-race model simulations of the stop-signal procedure." Acta psychologica **112**(2): 105-142.

Baranauskas, M., A. Grabauskaite and I. Griskova-Bulanova (2017). "Brain responses and self-reported indices of interoception: Heartbeat evoked potentials are inversely associated with worrying about body sensations." Physiol Behav **180**: 1-7.

Baumeister, R. F., K. D. Vohs and D. C. Funder (2007). "Psychology as the science of self-reports and finger movements: Whatever happened to actual behavior?" Perspectives on Psychological Science **2**(4): 396-403.

Belrose, C., A. M. Duffaud, F. Dutheil, J. Trichereau and M. Trousselard (2019). "Challenges Associated With the Civilian Reintegration of Soldiers With Chronic PTSD: A New Approach Integrating Psychological Resources and Values in Action Reappropriation." Frontiers in psychiatry **9**(737).

Benson, A. J. (1990). Sensory functions and limitations of the vestibular system. Perception and control of self-motion. R. Warren and A. H. Wertheim. Hillsdale, New-Jersey, Erlbaum**:** 145-170.

Berntson, G. G. and S. S. Khalsa (2021). "Neural circuits of interoception." Trends in Neurosciences **44**(1): 17-28.

Bertrand, M. (2016). Pathologies traumatiques au cours du stage commando marine : analyse des interactions entre vigilance et proprioception. Thèse de médecine générale, Université Paris XI.

Black, D. S. and G. M. Slavich (2016). "Mindfulness meditation and the immune system: a systematic review of randomized controlled trials." Annals of the New York Academy of Sciences **1373**(1): 13.

Bornemann, B. and T. Singer (2017). "Taking time to feel our body: steady increases in heartbeat perception accuracy and decreases in alexithymia over 9 months of contemplative mental training." Psychophysiology **54**(3): 469-482.

Brener, J. and C. Ring (2016). "Towards a psychophysics of interoceptive processes: the measurement of heartbeat detection." Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **371**(1708): 20160015.

Brown, K. W. and R. M. Ryan (2003). "The benefits of being present: Mindfulness and its role in psychological well-being." Journal of Personality and Social Psychology **84**(4): 822-848.

Cacioppo, J. T. and L. G. Tassinary (1990). "Inferring psychological significance from physiological signals." American psychologist **45**(1): 16.

Canales-Johnson, A., C. Silva, D. Huepe, Á. Rivera-Rei, V. Noreika, M. Garcia, W. Silva, C. Ciraolo, E. Vaucheret and L. Sedeño (2015). "Auditory feedback differentially modulates behavioral and neural markers of objective and subjective performance when tapping to your heartbeat." Cerebral Cortex **25**(11): 4490-4503.

Carmody, J. and R. A. Baer (2008). "Relationships between mindfulness practice and levels of mindfulness, medical and psychological symptoms and well-being in a mindfulness-based stress reduction program." Journal of behavioral medicine **31**(1): 23-33.

Chambers, C. D., H. Garavan and M. A. Bellgrove (2009a). "Insights into the neural basis of response inhibition from cognitive and clinical neuroscience." Neurosci Biobehav Rev **33**(5): 631-646.

Chambers, R., E. Gullone and N. B. Allen (2009b). "Mindful emotion regulation: An integrative review." Clinical psychology review **29**(6): 560-572.

Chen, S., S. A. Billings and W. Luo (1989). "Orthogonal least squares methods and their application to non-linear system identification." International Journal of control **50**(5): 1873-1896.

Chiba, T., T. Kanazawa, A. Koizumi, K. Ide, V. Taschereau-Dumouchel, S. Boku, A. Hishimoto, M. Shirakawa, I. Sora and H. C. Lau (2019). "Current status of neurofeedback for post-traumatic stress disorder: a systematic review and the possibility of decoded neurofeedback." Frontiers in human neuroscience **13**: 233.

Chiesa, A. and A. Serretti (2011). "Mindfulness-based interventions for chronic pain: a systematic review of the evidence." Journal of Alternative and Complementary Medicine **17**(1): 83-93.

Clemens, I. A. H., M. De Vrijer, L. P. J. Selen, J. A. M. Van Gisbergen and W. P. Medendorp (2011). "Multisensory processing in spatial orientation: an inverse probabilistic approach." Journal of Neuroscience **31**(14): 5365-5377.

Clément, G., S. T. Moore, T. Raphan and B. Cohen (2001). "Perception of tilt (somatogravic illusion) in response to sustained linear acceleration during space flight." Experimental Brain Research **138**(4): 410-418.

Congdon, E., J. A. Mumford, J. R. Cohen, A. Galvan, T. Canli and R. A. Poldrack (2012). "Measurement and reliability of response inhibition." Frontiers in psychology **3**: 37.

Craig, A. D. (2002). "How do you feel? Interoception: the sense of the physiological condition of the body." Nature reviews. Neuroscience **3**(8): 655-666.

Craig, A. D. (2009). "How do you feel-now? The anterior insula and human awareness." Nature reviews neuroscience **10**(1).

Craig, A. D., K. Chen, D. Bandy and E. M. Reiman (2000). "Thermosensory activation of insular cortex." Nature neuroscience **3**(2): 184-190.

Cramer, H., W. E. Mehling, F. J. Saha, G. Dobos and R. Lauche (2018). "Postural awareness and its relation to pain: validation of an innovative instrument measuring awareness of body posture in patients with chronic pain." BMC musculoskeletal disorders **19**(1): 109.

Dalton, B. H., B. G. Rasman, J. T. Inglis and J. Blouin (2017). "The internal representation of head orientation differs for conscious perception and balance control." The Journal of physiology **595**(8): 2731-2749.

Damasio, A. R. (1996). "The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex." Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci **351**(1346): 1413-1420.

Damasio, A. R., D. Tranel and H. C. Damasio (1991). Somatic markers and the guidance of behavior: theory and preliminary testing. Frontal lobe function and dysfunction. New York, Oxford University Press. **217–229**.

De Vignemont, F. (2009). "Body schema and body image—Pros and cons." Neuropsychologia **48**(3): 669-680.

Dehaene, S. and J. P. Changeux (2011). "Experimental and theoretical approaches to conscious processing." Neuron **70**(2): 200-227.

Dehaene, S., J. P. Changeux, L. Naccache, J. Sackur and C. Sergent (2006). "Conscious, preconscious, and subliminal processing: a testable taxonomy." Trends in cognitive sciences **10**(5): 204-211.

Devuyst, S., T. Dutoit, P. Stenuit, M. Kerkhofs and E. Stanus (2008). Removal of ECG artifacts from EEG using a modified independent component analysis approach, IEEE.

Dijkerman, H. C. and E. H. F. De Haan (2007). "Somatosensory processing subserving perception and action: Dissociations, interactions, and integration." Behavioral and brain sciences **30**(2): 224-230.

Dirlich, G., L. Vogl, M. Plaschke and F. Strian (1997). "Cardiac field effects on the EEG." Electroencephalography and clinical neurophysiology **102**(4): 307-315.

Dixon, M. L., R. Thiruchselvam, R. Todd and K. Christoff (2017). "Emotion and the prefrontal cortex: an integrative review." Psychological bulletin **143**(10): 1033.

Dreyfus, G. (2005). Neural networks: methodology and applications, Springer Science and Business Media.

Edwards, L., C. Ring, D. McIntyre, D. Carroll and U. Martin (2007). "Psychomotor speed in hypertension: Effects of reaction time components, stimulus modality, and phase of the cardiac cycle." Psychophysiology **44**(3): 459-468.

Ernst, M. O. and M. S. Banks (2002). "Humans integrate visual and haptic information in a statistically optimal fashion." Nature **415**(6870): 429.

Farb, N., J. Daubenmier, C. J. Price, T. Gard, C. Kerr, B. D. Dunn, A. C. Klein, M. P. Paulus and W. E. Mehling (2015). "Interoception, contemplative practice, and health." Frontiers in psychology **6**(763).

Farb, N. A. S., Z. V. Segal, H. Mayberg, J. Bean, D. McKeon, Z. Fatima and A. K. Anderson (2007). "Attending to the present: mindfulness meditation reveals distinct neural modes of self-reference." Social cognitive and affective neuroscience **2**(4): 313-322.

Fiacconi, C. M., E. L. Peter, S. Owais and S. Köhler (2016). "Knowing by heart: Visceral feedback shapes recognition memory judgments." Journal of Experimental Psychology: General **145**(5): 559.

Fitzpatrick, R. and D. I. McCloskey (1994). "Proprioceptive, visual and vestibular thresholds for the perception of sway during standing in humans." Journal of Physiology **478**(1): 173-186.

Foisy, A. and Z. Kapoula (2018). "Plantar cutaneous afferents influence the perception of Subjective Visual Vertical in quiet stance." Scientific reports **8**(1): 14939.

Forbes, P. A., A. Chen and J. S. Blouin (2018). Sensorimotor control of standing balance. Handbook of clinical neurology, Elsevier. **159:** 61-83.

Friston, K. (2010). "The free-energy principle: a unified brain theory?" Nature reviews. Neuroscience **11**(2): 127-138.

Friston, K., T. FitzGerald, F. Rigoli, P. Schwartenbeck and G. Pezzulo (2017). "Active inference: a process theory." Neural computation **29**(1): 1-49.

Gage, W. H., D. A. Winter, J. S. Frank and A. L. Adkin (2004). "Kinematic and kinetic validity of the inverted pendulum model in quiet standing." Gait & posture **19**(2): 124-132.

Galvez-Pol, A., R. McConnell and J. M. Kilner (2020). "Active sampling in visual search is coupled to the cardiac cycle." Cognition **196**: 104149.

García-Cordero, I., S. Esteves, E. P. Mikulan, E. Hesse, F. H. Baglivo, W. Silva, d. C. G.María, E. Vaucheret, C. Ciraolo and H. S. García (2017). "Attention, in and Out: Scalp-Level and Intracranial EEG Correlates of Interoception and Exteroception." frontiers in Neuroscience **11**.

Garfinkel, S. N. and H. D. Critchley (2013). "Interoception, emotion and brain: new insights link internal physiology to social behaviour. Commentary on: “Anterior insular cortex

mediates bodily sensibility and social anxiety" by Terasawa et al.(2012)." Social cognitive and affective neuroscience **8**(3): 231-234.

Garfinkel, S. N., L. Minati, M. A. Gray, A. K. Seth, R. J. Dolan and H. D. Critchley (2014). "Fear from the heart: sensitivity to fear stimuli depends on individual heartbeats." The Journal of Neuroscience **34**(19): 6573-6582.

Garfinkel, S. N., A. K. Seth, A. B. Barrett, K. Suzuki and H. D. Critchley (2015). "Knowing your own heart: distinguishing interoceptive accuracy from interoceptive awareness." Biological Psychology **104**: 65-74.

Gibert, L., W. El Hage, C. Verdonk, B. Levy, B. Falissard and M. Trousselard (2020a). "Association between trait mindfulness and post-traumatic stress disorder: a 4.5-year prospective cohort study (submitted)."

Gibert, L., C. Verdonk, C. Tarquinio, B. Falissard, W. El Hage and M. Trousselard (2020b). "2015 Paris terrorist attacks: care guidance for the massive influx of psychologically traumatized civilian casualties. Helping victims to develop their capacity to create a safe and protective environment by leveraging social resources like family, and inner resources like mindfulness should optimize global resilience." European Journal of Trauma & Dissociation **4**.

Glass, L. (2001). "Synchronization and rhythmic processes in physiology." Nature **410**(6825): 277-284.

Goldberg, J. M. and C. Fernandez (1984). The vestibular system, American Physiological Society Bethesda.

Goldberg, S. B., R. P. Tucker, P. A. Greene, R. J. Davidson, B. E. Wampold, D. J. Kearney and T. L. Simpson (2018). "Mindfulness-based interventions for psychiatric disorders: A systematic review and meta-analysis." Clinical Psychology Review **59**: 52-60.

Good, D. J., C. J. Lyddy, T. M. Glomb, J. E. Bono, K. W. Brown, M. K. Duffy, R. A. Baer, J. A. Brewer and S. W. Lazar (2016). "Contemplating mindfulness at work: An integrative review." Journal of management **42**(1): 114-142.

Gosseries, O., A. Demertzi, Q. Noirhomme, J. Tshibanda, M. Boly, M. Op de Beeck, R. Hustinx, P. Maquet, E. Salmon, G. Moonen, A. Luxen, S. Laureys and X. De Tiege (2008). "Functional neuroimaging (fMRI, PET and MEG): what do we measure?" Rev Med Liege **63**(5-6): 231-237.

Gray, H. and W. H. Lewis (2000). Anatomy of the human body. Philadelphia, Lea & Febiger.

Gray, M. A., P. Taggart, P. M. Sutton, D. Groves, D. R. Holdright, D. Bradbury, D. Brull and H. D. Critchley (2007). "A cortical potential reflecting cardiac function." Proceedings of the National Academy of Sciences **104**(16): 6818-6823.

Graybiel, A. (1952). "Oculogravic illusion." A.M.A. Archives of Ophthalmology **48**(5): 605-615.

Grossman, P. (2008). "On measuring mindfulness in psychosomatic and psychological research." Journal of psychosomatic research **64**(4): 405-408.

Grossman, P. (2011). "Defining mindfulness by how poorly I think I pay attention during everyday awareness and other intractable problems for psychology's (re) invention of mindfulness: Comment on Brown et al.(2011)." Psychological Assessment **23**(4): 1034-1040.

Groves, D. A. and V. J. Brown (2005). "Vagal nerve stimulation: a review of its applications and potential mechanisms that mediate its clinical effects." Neuroscience & Biobehavioral Reviews **29**(3): 493-500.

Guedry, F. E. and A. H. Rupert (1991). "Steady state and transient G-excess effects." Aviation, space, and environmental medicine **62**(3): 252-253.

Gurvich, C., J. J. Maller, B. Lithgow, S. Haghgooie and J. Kulkarni (2013). "Vestibular insights into cognition and psychiatry." Brain Research **1537**: 244-259.

Hanley, A. W., W. E. Mehling and E. L. Garland (2017). "Holding the body in mind: Interoceptive awareness, dispositional mindfulness and psychological well-being." Journal of psychosomatic research **99**: 13-20.

Hassanpour, M. S., W. K. Simmons, J. S. Feinstein, Q. Luo, R. C. Lapidus, J. Bodurka, M. P. Paulus and S. S. Khalsa (2018). "The insular cortex dynamically maps changes in cardiorespiratory interoception." Neuropsychopharmacology **43**(2): 426-434.

Heathcote, A., Y. S. Lin, A. Reynolds, L. Strickland, M. Gretton and D. Matzke (2019). "Dynamic models of choice." Behavior research methods **51**(2): 961-985.

Heeren, A., C. Douilliez, V. Peschard, L. Debrauwere and P. Philippot (2011). "Cross-cultural validity of the Five Facets Mindfulness Questionnaire: Adaptation and validation in a French-speaking sample." Revue européenne de psychologie appliquée/European Review of Applied Psychology **61**(3): 147-151.

Herbert, B. M., P. Ulbrich and R. Schandry (2007). "Interoceptive sensitivity and physical effort: Implications for the self-control of physical load in everyday life." Psychophysiology **44**(2): 194-202.

Hilton, L., S. Hempel, B. A. Ewing, E. Apaydin, L. Xenakis, S. Newberry, B. Colaiaco, A. R. Maher, R. M. Shanman and M. E. Sorbero (2017). "Mindfulness meditation for chronic pain: systematic review and meta-analysis." Annals of Behavioral Medicine **51**(2): 199-213.

Hölzel, B. K., S. W. Lazar, T. Gard, Z. Schuman-Olivier, D. R. Vago and U. Ott (2011). "How does Mindfulness meditation work? Proposing mechanisms of action from a conceptual and neural perspective." Perspectives on Psychological Science **6**(6): 537-559.

Hölzel, B. K., U. Ott, T. Gard, H. Hempel, M. Weygandt, K. Morgen and D. Vaitl (2008). "Investigation of mindfulness meditation practitioners with voxel-based morphometry." Soc Cogn Affect Neurosci **3**(1): 55-61.

Hopwood, T. L. and N. S. Schutte (2017). "A meta-analytic investigation of the impact of mindfulness-based interventions on post traumatic stress." Clinical Psychology Review **57**: 12-20.

Jain, V., S. J. Wood, A. H. Feiveson, F. O. Black and W. H. Paloski (2010). "Diagnostic accuracy of dynamic posturography testing after short-duration spaceflight." Aviation, space, and environmental medicine **81**(7): 625-631.

Johnson, D. C., N. J. Thom, E. A. Stanley, L. Haase, A. N. Simmons, P. B. Shih, W. K. Thompson, E. G. Potterat, T. R. Minor and M. P. Paulus (2014). "Modifying resilience mechanisms in at-risk individuals: a controlled study of mindfulness training in Marines preparing for deployment." American Journal of Psychiatry **171**(8): 844-853.

Kabat-Zinn, J. (2003). "Mindfulness-based interventions in context: past, present, and future." Clinical Psychology: Science and Practice **10**(2): 144-156.

Keller, G. B. and T. D. Mrsic-Flogel (2018). "Predictive Processing: A Canonical Cortical Computation." Neuron **100**(2): 424-435.

Keynan, J. N., A. Cohen, G. Jackont, N. Green, N. Goldway, A. Davidov, Y. Meir-Hasson, G. Raz, N. Intrator and E. Fruchter (2019). "Electrical fingerprint of the amygdala guides neurofeedback training for stress resilience." Nature human behaviour **3**(1): 63-73.

Khalsa, S. S., R. Adolphs, O. G. Cameron, H. D. Critchley, P. W. Davenport, J. S. Feinstein, J. D. Feusner, S. N. Garfinkel, R. D. Lane and W. E. Mehling (2018a). "Interoception and mental health: a roadmap." Biological Psychiatry: Cognitive Neuroscience and Neuroimaging **3**(6): 501-513.

Khalsa, S. S., M. G. Craske, W. Li, S. Vangala, M. Strober and J. D. Feusner (2015). "Altered interoceptive awareness in anorexia nervosa: Effects of meal anticipation, consumption and bodily arousal." Int J Eat Disord **48**(7): 889-897.

Khalsa, S. S., M. S. Hassanpour, M. Strober, M. G. Craske, A. C. Arevian and J. D. Feusner (2018b). "Interoceptive Anxiety and Body Representation in Anorexia Nervosa." Front Psychiatry **9**: 444.

Khalsa, S. S. and R. C. Lapidus (2016). "Can Interoception Improve the Pragmatic Search for Biomarkers in Psychiatry?" Frontiers in Psychiatry **7**(121).

Khalsa, S. S., D. Rudrauf, A. R. Damasio, R. J. Davidson, A. Lutz and D. Tranel (2008). "Interoceptive awareness in experienced meditators." Psychophysiology **45**(4): 671-677.

Khalsa, S. S., D. Rudrauf, M. S. Hassanpour, R. J. Davidson and D. Tranel (2020). "The practice of meditation is not associated with improved interoceptive awareness of the heartbeat." Psychophysiology **57**(2): e13479.

Khalsa, S. S., D. Rudrauf, C. Sandesara, B. Olshansky and D. Tranel (2009). "Bolus isoproterenol infusions provide a reliable method for assessing interoceptive awareness." International journal of psychophysiology **72**(1): 34-45.

Khoury, B., M. Sharma, S. E. Rush and C. Fournier (2015). "Mindfulness-based stress reduction for healthy individuals: A meta-analysis." Journal of psychosomatic research **78**(6): 519-528.

Kiken, L., E. Garland, K. Bluth, O. S. Palsson and S. A. Gaylord (2015). "From a state to a trait: Trajectories of state mindfulness in meditation during intervention predict changes in trait mindfulness." Personality and Individual differences **81**: 41-46.

Kral, T. R. A., B. S. Schuyler, J. A. Mumford, M. A. Rosenkranz, A. Lutz and R. J. Davidson (2018). "Impact of short-and long-term mindfulness meditation training on amygdala reactivity to emotional stimuli." NeuroImage **181**: 301-313.

Kreibig, S. D. (2010). "Autonomic nervous system activity in emotion: a review." Biol Psychol **84**(3): 394-421.

Kunzendorf, S., F. Klotzsche, M. Akbal, A. Villringer, S. Ohl and M. Gaebler (2019). "Active information sampling varies across the cardiac cycle." Psychophysiology **56**(5): e13322.

Lafontaine, A. (2019). Impact du fonctionnement mindful sur la thymie et le fonctionnement psychique du sous-marinier en mission. Thèse de médecine générale, Université Brest-Bretagne occidentale.

Levinson, D. B., E. L. Stoll, S. D. Kindy, H. L. Merry and R. J. Davidson (2014). "A mind you can count on: validating breath counting as a behavioral measure of mindfulness." Frontiers in psychology **5**: 1202.

Lindquist, D. H. (2020). "Emotion in motion: A three-stage model of aversive classical conditioning." Neuroscience & Biobehavioral Reviews **115**: 363-377.

Logan, G. D. and W. B. Cowan (1984). "On the ability to inhibit thought and action: A theory of an act of control." Psychological review **91**(3): 295.

Longin, A. (2015). Mécanismes de survenue des traumatismes des membres inférieurs au cours du stage commando marine. Thèse de médecine générale, Université Brest - Bretagne Occidentale.

Lopez, C. (2013). "A neuroscientific account of how vestibular disorders impair bodily self-consciousness." Frontiers in integrative neuroscience **7**(91).

Lopez, C. and O. Blanke (2011). "The thalamocortical vestibular system in animals and humans." Brain research reviews **67**(1-2): 119-146.

Ludwig, D. S. and J. Kabat-Zinn (2008). "Mindfulness in medicine." Jama **300**(11): 1350-1352.

Ludwig, V. U., K. W. Brown and J. A. Brewer (2020). "Self-Regulation Without Force: Can Awareness Leverage Reward to Drive Behavior Change?" Perspectives on Psychological Science **0**(0): 1745691620931460.

Luft, C. D. and J. Bhattacharya (2015). "Aroused with heart: modulation of heartbeat evoked potential by arousal induction and its oscillatory correlates." Scientific reports **5**.

Lutz, A., A. P. Jha, J. D. Dunne and C. D. Saron (2015). "Investigating the Phenomenological Matrix of Mindfulness-related Practices from a Neurocognitive Perspective." The American psychologist **70**(7): 632-658.

Manjaly, Z. M. and S. Iglesias (2020). "A Computational Theory of Mindfulness Based Cognitive Therapy from the “Bayesian Brain” Perspective." frontiers in Psychiatry **11**: 404.

Matzke, D., C. V. Dolan, G. D. Logan, S. D. Brown and E. J. Wagenmakers (2013). "Bayesian parametric estimation of stop-signal reaction time distributions." Journal of Experimental Psychology: General **142**(4): 1047.

Mayer, E. A. (2011). "Gut feelings: the emerging biology of gut–brain communication." Nature Reviews Neuroscience **12**(8): 453-466.

Mehling, W. E., V. Gopisetty, J. J. Daubenmier, C. J. Price, F. M. Hecht and A. Stewart (2009). "Body awareness: construct and self-report measures." PloS one **4**(5).

Mehling, W. E., C. Price, J. J. Daubenmier, M. Acree, E. Bartmess and A. Stewart (2012). "The Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness (MAIA)." PLoS One **7**(11): e48230.

Melloni, M., L. Sedeño, B. Couto, M. Reynoso, C. Gelormini, R. Favaloro, A. Canales-Johnson, M. Sigman, F. Manes and A. Ibanez (2013). "Preliminary evidence about the effects of meditation on interoceptive sensitivity and social cognition." Behav Brain Funct **9**: 47.

Mets, T., N. Konttinen and H. Lyytinen (2007). "Shot placement within cardiac cycle in junior elite rifle shooters." Psychology of Sport and Exercise **8**(2): 169-177.

Mittelstaedt, H. (1986). "The subjective vertical as a function of visual and extraretinal cues." Acta psychologica **63**(1): 63-85.

Montoya, P., R. Schandry and A. Müller (1993). "Heartbeat evoked potentials (HEP): topography and influence of cardiac awareness and focus of attention." Electroencephalography and Clinical Neurophysiology/Evoked Potentials Section **88**(3): 163-172.

Morinière, N. (2013). Etude prospective des pathologies médicales et traumatiques au cours du stage commando marine et proposition de mesures de prévention. Thèse de médecine générale, Université Brest-Bretagne occidentale.

Nashner, L. M., F. O. Black and C. Wall (1982). "Adaptation to altered support and visual conditions during stance: patients with vestibular deficits." Journal of Neuroscience **2**(5): 536-544.

Nielsen, L. and A. W. Kaszniak (2006). "Awareness of subtle emotional feelings: a comparison of long-term meditators and nonmeditators." Emotion **6**(3): 392.

Ohl, S., C. Wohltat, R. Kliegl, O. Pollatos and R. Engbert (2016). "Microsaccades are coupled to heartbeat." Journal of Neuroscience **36**(4): 1237-1241.

Osada, T., S. Ohta, A. Ogawa, M. Tanaka, A. Suda, K. Kamagata, M. Hori, S. Aoki, Y. Shimo and N. Hattori (2019). "An essential role of the intraparietal sulcus in response inhibition predicted by parcellation-based network." Journal of Neuroscience **39**(13): 2509-2521.

Otten, S., E. Schötz, M. Wittmann, N. Kohls, S. Schmidt and K. Meissner (2015). "Psychophysiology of duration estimation in exprienced meditators and matched controls." Frontiers in Psychology **6**: 1-12.

Paillard, A., P. Denise, P. A. Barraud, A. Roux and C. Cian (2009). "The elevator illusion results from the combination of body orientation and egocentric perception." Neuroscience Letters **464**(3): 156-159.

Palminteri, S., M. Khamassi, M. Joffily and G. Coricelli (2015). "Contextual modulation of value signals in reward and punishment learning." Nature communications **6**: 8096.

Park, H. D., C. Barnoud, H. Trang, O. A. Kannape, K. Schaller and O. Blanke (2020). "Breathing is coupled with voluntary action and the cortical readiness potential." Nature Communications **11**(1): 289.

Park, H. D., F. Bernasconi, R. Salomon, C. Tallon-Baudry, L. Spinelli, M. Seeck, K. Schaller and O. Blanke (2018). "Neural Sources and Underlying Mechanisms of Neural Responses to Heartbeats, and their Role in Bodily Self-consciousness: An Intracranial EEG Study." Cerebral Cortex **28**(7): 2351-2364.

Park, H. D. and O. Blanke (2019). "Heartbeat-evoked cortical responses: Underlying mechanisms, functional roles, and methodological considerations." Neuroimage **197**: 502-511.

Park, H. D., S. Correia, A. Ducorps and C. Tallon-Baudry (2014a). "Spontaneous fluctuations in neural responses to heartbeats predict visual detection." Nature neuroscience **17**(4): 612.

Park, H. D. and C. Tallon-Baudry (2014b). "The neural subjective frame: from bodily signals to perceptual consciousness." Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci **369**(1641): 20130208.

Parkin, L., R. Morgan, A. Rosselli, M. O. Howard, A. Sheppard, D. Evans, A. Hawkins, M. Martinelli, A. M. Golden and T. Dalgleish (2014). "Exploring the relationship between mindfulness and cardiac perception." Mindfulness **5**(3): 298-313.

Parr, T. and K. J. Friston (2017). "Working memory, attention, and salience in active inference." Scientific reports **7**(1): 1-21.

Pascoe, M. C., D. R. Thompson, Z. M. Jenkins and C. F. Ski (2017). "Mindfulness mediates the physiological markers of stress: systematic review and meta-analysis." Journal of psychiatric research **95**: 156-178.

Paulus, M. P., J. S. Feinstein and S. S. Khalsa (2019). "An Active Inference Approach to Interoceptive Psychopathology." Annu Rev Clin Psychol **15**: 97-122.

Perreaut-Pierre, E. (2016). Les Techniques d'Optimisation du Potentiel, Intereditions.

Petzschner, F. H., L. A. Weber, K. V. Wellstein, G. Paolini, C. T. Do and K. E. Stephan (2019). "Focus of attention modulates the heartbeat evoked potential." Neuroimage **186**: 595-606.

Pollatos, O., B. M. Herbert, S. Mai and T. Kammer (2016). "Changes in interoceptive processes following brain stimulation." Phil. Trans. R. Soc. B **371**(1708): 20160016.

Pollatos, O. and R. Schandry (2004). "Accuracy of heartbeat perception is reflected in the amplitude of the heartbeat evoked brain potential." Psychophysiology **41**(3): 476-482.

Popov, K. E., B. N. Smetanin and V. Y. Shlykov (1989). "Changes in the direction of vestibulomotor response in the course of adaptation to protracted static head turning in man." Neurophysiology **21**(2): 159-164.

Purves, D., G. J. Augustine, D. Fitzpatrick, L. C. Katz, A. S. LaMantia, J. O. McNamara and S. M. Williams (2001). The major afferent pathway for mechanosensory information: the dorsal column-medial lemniscus system. The Somatic Sensory System. Sunderland (MA), Sinauer Associates**:** 199-202.

Rae, C. L., A. Ahmad, D. E. O. Larsson, M. Silva, C. D. G. van Praag, S. N. Garfinkel and H. D. Critchley (2020). "Impact of cardiac interoception cues and confidence on voluntary decisions to make or withhold action in an intentional inhibition task." Scientific Reports **10**(1): 1-15.

Rae, C. L., V. E. Botan, C. D. G. van Praag, A. M. Herman, J. A. K. Nyyssönen, D. R. Watson, T. Duka, S. N. Garfinkel and H. D. Critchley (2018). "Response inhibition on the stop signal task improves during cardiac contraction." Scientific reports **8**(1): 9136.

Ratcliff, R. and G. McKoon (2008). "The diffusion decision model: theory and data for two-choice decision tasks." Neural computation **20**(4): 873-922.

Ring, C., X. Liu and J. Brener (1994). "Cardiac stimulus intensity and heartbeat detection: Effects of tilt-induced changes in stroke volume." Psychophysiology **31**(6): 553-564.

Salvato, G., F. Richter, L. Sedeño, G. Bottini and E. Paulesu (2020). "Building the bodily self-awareness: Evidence for the convergence between interoceptive and exteroceptive information in a multilevel kernel density analysis study." Human Brain Mapping **41**(2): 401-418.

Sánchez-Tena, M. Á., C. Alvarez-Peregrina, M. C. Valbuena-Iglesias and P. R. Palomera (2018). "Optical illusions and spatial disorientation in aviation pilots." Journal of medical systems **42**(5): 79.

Sauer, S., H. Walach, S. Schmidt, T. Hinterberger, S. Lynch, A. Büssing and N. Kohls (2013). "Assessment of mindfulness: Review on state of the art." Mindfulness **4**(1): 3-17.

Sawin, C. F., G. R. Taylor, W. L. Smith and J. T. Brown (1999). Extended duration orbiter medical project (1989-1995). Houston, Texas, National Aeronautics and Space Administration (NASA).

Schandry, R., B. Sparrer and R. Weitkunat (1986). "From the heart to the brain: a study of heartbeat contingent scalp potentials." International Journal of Neuroscience **30**(4): 261-275.

Schel, M. A., A. Thompson and N. Steinbeis (2020). "Development of behavioral and neural variability of cognitive control." Manuscript submitted for publication.

Schulz, A., S. Köster, M. E. Beutel, H. Schächinger, C. Vögele, S. Rost, M. Rauh and M. Michal (2015). "Altered patterns of heartbeat-evoked potentials in depersonalization/derealization

disorder: neurophysiological evidence for impaired cortical representation of bodily signals." Psychosomatic medicine **77**(5): 506-516.

Sebastian, A., B. U. Forstmann and D. Matzke (2018). "Towards a model-based cognitive neuroscience of stopping–a neuroimaging perspective." Neuroscience and biobehavioral reviews **90**: 130-136.

Seeman, J. (1989). "Toward a model of positive health." American Psychologist **44**(8): 1099.

Selye, H. (1985). "The nature of stress." Basal Facts **7**(1): 3-11.

Sherrington, C. S. (1900). Text-book of Physiology. Pentland, Edinburgh, UK, Schäfer, E. A.**:** 920–1001.

Sitaram, R., T. Ros, L. Stoeckel, S. Haller, F. Scharnowski, J. Lewis-Peacock, N. Weiskopf, M. L. Blefari, M. Rana and E. Oblak (2017). "Closed-loop brain training: the science of neurofeedback." Nature Reviews Neuroscience **18**(2): 86.

Smid, C. R., J. Karbach and N. Steinbeis (2020). "Toward a Science of Effective Cognitive Training." Current Directions in Psychological Science.

Smith, R., R. Kuplicki, J. S. Feinstein, K. L. Forthman, J. L. Stewart, M. P. Paulus, Tulsa Investigators and S. S. Khalsa (2020). "An active inference model reveals a failure to adapt interoceptive precision estimates across depression, anxiety, eating, and substance use disorders." PLoS computational biology **16**(12): e1008484.

Stoppiglia, H., G. Dreyfus, R. Dubois and Y. Oussar (2003). "Ranking a random feature for variable and feature selection." Journal of machine learning research **3**(Mar): 1399-1414.

Tang, Y., B. Hölzel and M. Posner (2016). "Traits and states in mindfulness meditation." Nature Reviews Neuroscience **17**(59): 29-34.

Tang, Y. Y., B. K. Hölzel and M. I. Posner (2015). "The neuroscience of mindfulness meditation." Nature reviews. Neuroscience **16**(4): 213.

Tomlinson, E. R., O. Yousaf, A. D. Vittersø and L. Jones (2018). "Dispositional mindfulness and psychological health: a systematic review." Mindfulness **9**(1): 23-43.

Treves, I. N., L. Y. Tello, R. J. Davidson and S. B. Goldberg (2019). "The relationship between mindfulness and objective measures of body awareness: A meta-analysis." Scientific reports **9**(1): 1-12.

Trousselard, M., P. A. Barraud, V. Nougier, C. Raphel and C. Cian (2004). "Contribution of tactile and interoceptive cues to the perception of the direction of gravity." Cognitive brain research **20**(3): 355-362.

Trousselard, M., C. Cian, V. Nougier, S. Pla and C. Raphel (2003). "Contribution of somesthetic cues to the perception of body orientation and subjective visual vertical." Perception & psychophysics **65**(8): 1179-1187.

Trousselard, M., D. Steiler, D. Claverie and F. Canini (2014). "The history of Mindfulness put to the test of current scientific data: Unresolved questions." Encephale **40**(6): 474-480.

Trousselard, M., D. Steiler, C. Raphel, C. Cian, R. Duymedjian, D. Claverie and F. Canini (2010). "Validation of a French version of the Freiburg Mindfulness Inventory - short version: relationships between Mindfulness and stress in an adult population." BioPsychoSocial Medicine **4**(8): 1-11.

Tuthill, J. C. and E. Azim (2018). "Proprioception." Current Biology **28**(5): 194-203.

Ulrich-Lai, Y. and J. Herman (2009). "Neural regulation of endocrine and autonomic stress responses." Nature Review Neuroscience **10**: 397-409.

Van Dam, N. T., M. K. van Vugt, D. R. Vago, L. Schmalzl, C. D. Saron, A. Olendzki, T. Meissner, S. W. Lazar, C. E. Kerr and J. Gorchov (2018). "Mind the hype: A critical evaluation and prescriptive agenda for research on mindfulness and meditation." Perspectives on psychological science **13**(1): 36-61.

Vanderperren, K., M. De Vos, J. R. Ramautar, N. Novitskiy, M. Mennes, S. Assecondi, B. Vanrumste, P. Stiers, B. R. H. Van den Bergh and J. Wagemans (2010). "Removal of BCG artifacts from EEG recordings inside the MR scanner: a comparison of methodological and validation-related aspects." Neuroimage **50**(3): 920-934.

Vasterling, J. J., M. Aslan, S. P. Proctor, J. Ko, B. P. Marx, M. Jakupcak, P. P. Schnurr, T. Gleason, G. D. Huang and J. Concato (2016). "Longitudinal examination of posttraumatic stress disorder as a long-term outcome of Iraq war deployment." American journal of epidemiology **184**(11): 796-805.

Verbruggen, F. and G. D. Logan (2009). "Models of response inhibition in the stop-signal and stop-change paradigms." Neuroscience and biobehavioral reviews **33**(5): 647-661.

Verdonk, C. (2013). Etat de santé et adaptation au stress de militaires du Groupe d'Intervention de la Gendarmerie Nationale. Thèse de médecine générale, Université Paris XI.

Verdonk, C., A. M. Duffaud, D. Claverie, D. Fromage, C. Vieira, F. Canini and M. Trousselard (2021). "Heterogeneity of psychological profiles in French Army units and psychological changes between pre- and post-deployment: two pilot studies." Military Medicine.

Verdonk, C., M. Trousselard, F. Canini, F. Vialatte and C. Ramdani (2020). "Toward a Refined Mindfulness Model Related to Consciousness and Based on ERP." Perspectives on Psychological Science **15**(4): 1095-1112.

Walach, H., N. Buchheld, V. Buttenmüller, N. Kleinknecht and S. Schmidt (2006). "Measuring mindfulness - the Freiburg Mindfulness Inventory (FMI)." Personality and Individual Differences **40**: 1543-1555.

Weber, E. H. (1846). Handwörterbuch des Physiologie mit Rücksicht auf physiologische Pathologie. Braunschweig, Germany, Biewig und Sohn.

White, C. N., E. Congdon, J. A. Mumford, K. H. Karlsgodt, F. W. Sabb, N. B. Freimer, E. D. London, T. D. Cannon, R. M. Bilder and R. A. Poldrack (2014). "Decomposing decision components in the stop-signal task: a model-based approach to individual differences in inhibitory control." Journal of cognitive neuroscience **26**(8): 1601-1614.

White, O., P. Lefèvre, A. M. Wing, R. M. Bracewell and J. L. Thonnard (2012). "Active collisions in altered gravity reveal eye-hand coordination strategies." PLoS One **7**(9): e44291.

Wilkinson, M., D. McIntyre and L. Edwards (2013). "Electrocutaneous pain thresholds are higher during systole than diastole." Biological psychology **94**(1): 71-73.

Winter, D. A. (1995). "Human balance and posture control during standing and walking." Gait and posture **3**(4): 193-214.

Wolpert, D. M. and Z. Ghahramani (2000). "Computational principles of movement neuroscience." Nature neuroscience **3**(11s): 1212.

Wong, K. F., S. A. A. Massar, M. W. L. Chee and J. Lim (2018). "Towards an objective measure of mindfulness: Replicating and extending the features of the breath-counting task." Mindfulness **9**(5): 1402-1410.

Yamamoto, T., C. E. Smith, Y. Suzuki, K. Kiyono, T. Tanahashi, S. Sakoda, P. Morasso and T. Nomura (2015). "Universal and individual characteristics of postural sway during quiet standing in healthy young adults." Physiological reports **3**(3).

Yuan, H., H. M. Yan, X. G. Xu, F. Han and Q. Yan (2007). "Effect of heartbeat perception on heartbeat evoked potential waves." Neurosci Bull **23**(6): 357-362.

Zamariola, G., P. Maurage, O. Luminet and O. Corneille (2018). "Interoceptive Accuracy Scores from the Heartbeat Counting Task are Problematic: Evidence from Simple Bivariate Correlations." Biological psychology.

Zelano, C., H. Jiang, G. Zhou, N. Arora, S. Schuele, J. Rosenow and J. A. Gottfried (2016). "Nasal respiration entrains human limbic oscillations and modulates cognitive function." Journal of Neuroscience **36**(49): 12448-12467.

Annexes

Annexe A - Freiburg Mindfulness Inventory

Instructions

L'objectif de ce questionnaire est de décrire comment vous vous situez face aux situations décrites ci-dessous. Il concerne votre façon d'être **en général**, donc nous vous proposons de considérer les 2 derniers mois comme période de référence pour chaque question. Répondez aussi franchement et spontanément que possible. Il n'y a pas réponses « justes » ou « fausses », « bonnes » ou « mauvaises ». Ce qui est important est votre expérience personnelle.

		Presque jamais	Occasion-nellement	Assez souvent	Presque toujours
1.	Je suis réceptif (ve) à ce que je vis dans le moment présent	1	2	3	4
2.	Je ressens mon corps dans les actes de la vie quotidienne (manger, cuisiner, parler, faire le ménage, ……)	1	2	3	4
3.	Lorsque je réalise que je m'égare dans mes pensées, je reviens naturellement à ce que je suis en train de vivre dans le moment présent	1	2	3	4
4.	Je suis capable d'apprécier à sa juste valeur la personne que je suis	1	2	3	4
5.	Je prête attention à ce qui me fait agir dans mon quotidien	1	2	3	4
6.	Je regarde mes erreurs et difficultés sans les juger	1	2	3	4
7.	Je suis pleinement en lien avec ce que je vis dans le moment présent	1	2	3	4
8.	J'accepte les expériences désagréables	1	2	3	4
9.	Je prends soin de moi-même lorsque les choses vont mal	1	2	3	4
10.	Je suis à l'écoute de mes sentiments sans me laisser déborder par eux	1	2	3	4
11.	Dans les situations difficiles, je sais marquer une pause avant de réagir	1	2	3	4
12.	Je vis des moments de calme et de paix intérieurs, même lorsque les choses sont mouvementées et stressantes	1	2	3	4
13.	Je suis impatient(e) envers moi-même et envers les autres	1	2	3	4
14.	Je sais sourire lorsque je me rends compte à quel point je peux parfois me rendre la vie difficile	1	2	3	4

Vous êtes-vous sentis concernés par ce questionnaire ? □ **oui** □ **non**

Référence: Trousselard, M., Steiler, D., Raphel, C., Cian, C., Duymedjian, R., Claverie, D. and Canini, F. (2010). Validation of a French version of the Freiburg Mindfulness Inventory - short version: relationships between Mindfulness and stress in an adult population. *BioPsychoSocial Medicine* **4**(8): 1-11.

Annexe B - Multidimensional Assessment of Interoceptive Awareness

Instructions

Vous trouverez ci-dessous une liste de propositions. Merci de bien vouloir indiquer la fréquence à laquelle chacune de ces propositions s'applique à vous, de façon générale, dans votre vie de tous les jours. **L'échelle de réponse va de 0 (pour « jamais ») à 5 (pour « toujours).**

1. Lorsque je suis tendu, je perçois où la tension se situe dans mon corps.	0 1 2 3 4 5
2. Lorsque je me sens mal dans mon corps, je le remarque.	0 1 2 3 4 5
3. J'identifie/je remarque à quel endroit de mon corps je me sens confortable.	0 1 2 3 4 5
4. Je perçois les changements dans ma respiration, par exemple lorsqu'elle ralentit ou accélère.	0 1 2 3 4 5
5. Je ne perçois pas (j'ignore) les tensions physiques ou l'inconfort jusqu'à ce qu'ils deviennent sévères.	0 1 2 3 4 5
6. Je me détache des sensations d'inconfort.	0 1 2 3 4 5
7. Lorsque je ressens de la douleur ou de l'inconfort, je m'efforce de les surmonter.	0 1 2 3 4 5
8. Lorsque je ressens une douleur physique, cela me stresse.	0 1 2 3 4 5
9. Je commence à me soucier que quelque chose n'aille pas dès que je ressens le moindre inconfort.	0 1 2 3 4 5
10. Je peux recevoir une sensation corporelle déplaisante sans m'en inquiéter.	0 1 2 3 4 5
11. Je peux prêter attention à ma respiration sans être distrait par les choses qui arrivent autour de moi.	0 1 2 3 4 5
12. Je peux rester conscient de mes sensations corporelles intérieures même lorsqu'il se passe beaucoup de choses autour de moi.	0 1 2 3 4 5
13. Lorsque je suis en conversation avec quelqu'un, je peux porter attention à ma posture.	0 1 2 3 4 5
14. Je peux rediriger mon attention sur mon corps si je suis distrait.	0 1 2 3 4 5
15. Je peux détourner mon attention de mes pensées pour la tourner vers mon corps (vers mes sensations corporelles).	0 1 2 3 4 5
16. Je peux conserver la conscience de l'ensemble de mon corps même lorsqu'une partie de moi-même éprouve de la douleur ou de l'inconfort.	0 1 2 3 4 5
17. Je suis capable de focaliser mes pensées de façon consciente sur mon corps dans son entier.	0 1 2 3 4 5
18. Je perçois comment mon corps change lorsque je suis en colère.	0 1 2 3 4 5
19. Lorsque quelque chose ne va pas dans ma vie, je peux le ressentir dans mon corps.	0 1 2 3 4 5
20. Je remarque que mes sensations corporelles changent après une expérience apaisante.	0 1 2 3 4 5
21. Je perçois que ma respiration devient dégagée et aisée lorsque je me sens confortable.	0 1 2 3 4 5
22. Je perçois comment mon corps change lorsque je me sens heureux/joyeux.	0 1 2 3 4 5
23. Lorsque je me sens débordé, je peux trouver un endroit calme à l'intérieur de moi.	0 1 2 3 4 5
24. Lorsque je prends conscience de mon corps, je ressens une sensation de calme.	0 1 2 3 4 5
25. Je peux utiliser ma respiration pour réduire la tension.	0 1 2 3 4 5
26. Lorsque je suis pris dans mes pensées, je peux calmer mon esprit en me concentrant sur mon corps / sur ma respiration.	0 1 2 3 4 5
27. Je suis à l'écoute de mon corps concernant mon état émotionnel.	0 1 2 3 4 5
28. Lorsque je suis stressé, je prends le temps d'explorer comment mon corps se sent.	0 1 2 3 4 5
29. J'écoute mon corps afin de m'informer sur ce que je dois faire.	0 1 2 3 4 5
30. Je suis chez moi dans mon corps.	0 1 2 3 4 5
31. Je sens que mon corps est un endroit sûr.	0 1 2 3 4 5
32. Je fais confiance à mes sensations corporelles.	0 1 2 3 4 5

Traduction: Prof. Dr. T. Similowski et L. Laviolette - ER10 UMPC, Département de Physiologie, Faculté de Médecine Pierre et Marie-Curie (Laboratoire de Physiopathologie Respiratoire), Paris 6 Université, Paris, France.

Annexe C - La résultante gravito-inertielle dans le cadre d'un protocole expérimental en centrifugeuse

Lorsque le corps est soumis à une accélération (linéaire ou radiale), celle-ci génère une accélération inertielle (de même intensité mais de sens opposé à l'accélération subie) qui se combine à la gravité terrestre pour donner la résultante gravito-inertielle (RGI). L'intensité et la direction de la RGI sont fonction des paramètres de l'accélération. Dans la partie expérimentale III de ce travail, le système vestibulaire du participant est exposé à une altération gravitationelle qui est une condition d'hyperpesanteur caractérisée par une RGI supérieure à la gravité terrestre. Cette condition d'hyperpensanteur est obtenue au moyen d'une accélération radiale en centifugeuse. Pendant la rotation, le système vestibulaire du participant est alors exposé à une force centrifuge radiale dans le référentiel tournant. Celle-ci est proportionnelle au carré de la vitesse angulaire de la centrifugeuse (ω_r en $rad.s^{-1}$) et à la distance entre l'axe de rotation de la centrifugeuse et le système vestibulaire (R en m). L'accélération inertielle γ_r, définie par le produit $\omega_r^2 \times R$, se combine à l'accélération gravitaire (AG) pour donner la RGI selon la formule suivante : $RGI = \sqrt{AG^2 + \gamma_r^2}$ (Figure 18). A noter que, lorsque le système vestibulaire du participant est positionné au-dessus de l'axe de rotation de la centrifugeuse, la valeur de la RGI est égale à l'AG. Les termes AG et γ_r sont exprimées en nombre de G qui est défini par le rapport avec la constante gravitaire terrestre qui est égale à 9.81 $m.s^{-2}$ (AG=1 G).

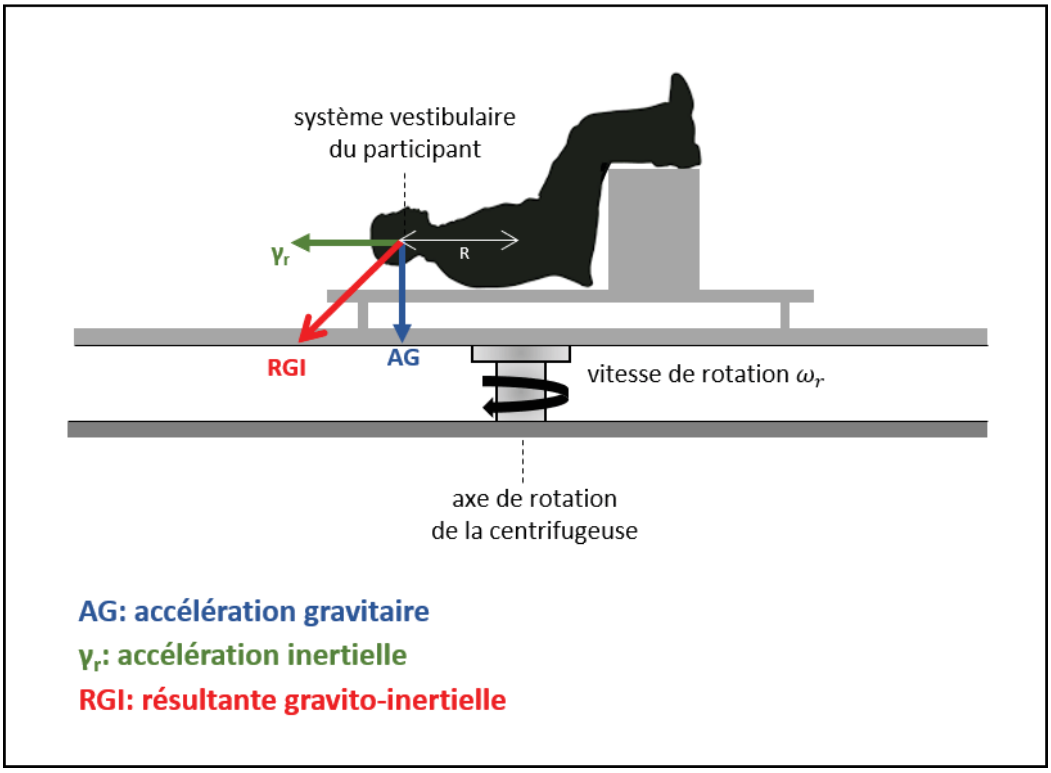


Figure 18 - La résultante gravito-inertielle

Activités scientifiques complémentaires

I. Valorisation scientifique

A. Communications écrites

1) Articles

- ✓ **Verdonk, C.**, Verdonk, F. and Dreyfus, G. (2020). How Machine Learning could be used in clinical practice during an epidemic. *Critical Care* 24(265): 1-3.

- ✓ **Verdonk, C.**, Duffaud, A.M., Claverie, D., Fromage, D., Vieira, C., Canini, F. and Trousselard, M. (2021). Heterogeneity of psychological profiles in French Army units and psychological changes between pre- and post-deployment: two pilot studies. *Military Medicine*

- ✓ Gibert, L., El Hage, W., **Verdonk, C.**, Levy, B., Falissard, B. and Trousselard, M. Association between trait mindfulness and post-traumatic stress disorder: a 4.5-year prospective cohort study. (submitted)

2) Chapitres de livres

- ✓ **Verdonk, C.**, Azema, A., Gibert, L. and Trousselard, M. (2021). Mindfulness et santé. Psychologie positive: Etat des savoirs, champs d'application et perspectives, Dunod (in press).

- ✓ Claverie, D., **Verdonk, C.** and Trousselard, M. (2021). Contribution des neurosciences à la psychologie positive. Psychologie positive: Etat des savoirs, champs d'application et perspectives, Dunod (in press).

B. Communications orales

- ✓ **Verdonk, C.**, Duffaud, A.M., Longin, M., Bertrand, M., Canini, F., Trousselard, M. Equilibre postural et risque de blessure au stage commando marine. Société Française de Médecine des Armées, Journée des internes et des assistants. Paris, octobre 2019. Prix de la Société Française de Médecine des Armées.

- ✓ **Verdonk, C.**, Trousselard, M. and Vialatte, F. Role of bodily information as regulator of high-level cognitive functions. Journée des doctorants de l'Ecole Doctorale Cerveau, Cognition, Comportement. Paris, mars 2019.

- ✓ **Verdonk, C.**, Trousselard, M., Di Bernardi Luft, C., Jaumard-Hakoun, A., Vialatte, F. Compétence intéroceptive : étude de sa pertinence comme biomarqueur composite

d'adaptation au stress. Société Française de Médecine des Armées, Journée des internes et des assistants. Paris, octobre 2018.

C. Communications affichées

- ✓ **Verdonk, C.**, Trousselard, M., Jaumard-Hakoun, A., Billaud, J.B., Vialatte, F. Interoceptive sensibility: an independent dimension of interoception strongly related to Mindfulness. 11th FENS Forum of neuroscience. Berlin, juillet 2018.

- ✓ **Verdonk, C.**, Trousselard, M. and Vialatte, F. Role of bodily information as regulator of high-level cognitive functions. Journée scientifique des doctorants de l'Ecole Doctorale Cerveau, Cognition, Comportement. Paris, mars 2018.

II. Formation continue

1) Formation internationale

- **International Interdiscipinary Computational Cognitive Science Spring School** (IICCSSS): 25/03/2019 – 31/03/2019, Bernstein Center Freiburg, Germany.

2) Formations de l'enseignement supérieur

- **Calcul différentiel et intégral** (Unité d'Enseignement MVA005). Conservatoire National des Arts et Métiers : février-juin 2020, Paris.

- **Ecole d'Été de Santé Publique et d'Épidémiologie du Kremlin-Bicêtre. Régression multiple en épidémiologie : modèle logistique et modèle de Cox** : 24/06/2019 - 05/07/2019, Kremlin-Bicêtre.

- **Brain-computer interfaces: from modeling to engineering** (Unité d'Enseignement 3.7-8). Master mention Bioingénierie, spécialité Bioingénierie et Innovation en Neurosciences : 10/10/2017 - 13/10/2017, Paris.

3) Autres formations

- **Kit de survie en Open Science pour le doctorat**. Ecole Doctorale Cerveau, Cognition, Comportement : mars 2020, Paris.

- **Improve your communication skills in English.** Ecole Doctorale Cerveau, Cognition, Comportement : décembre 2017, Paris.

4) Stage

- **Department of Psychology, School of biological and chemical sciences, University Queen Mary of London**, United Kingdom: 25/06/2018 - 06/07/2018
  - Encadrant : Dr C. Di Bernadi Luft
  - Objectif : traitement et analyse du potentiel évoqué cardiaque

III. Enseignement

1) Cours magistraux

- **Diplôme Universitaire *Dimensions multiples du psychotraumatisme : diagnostic et expertise***. Centre Pierre JANET, Université de Lorraine, volume horaire : 5h/an, 2017-2021
  - Intitulés des cours
    - La réaction de stress
    - Neurobiologie du psychotraumatisme
    - Psychothérapies dans le Trouble de Stress Post-Traumatique : aspects neuroscientifiques

2) Travaux Pratiques

- **Statistics Applied to Biology.** Master mention Bioingénierie, spécialité Bioingénierie et Innovation en Neurosciences, Université Paris V, volume horaire : 4h/an, 2019-2021.

IV. Encadrement

- **Etudiants de Master 2**

  - Janvier - juin 2020: BOUNY Pierre, Master Entraînement et optimisation de la performance sportive, parcours Activité physique adaptée et santé, titre du rapport : **Évaluation de l'effet de l'extéroception sur la fonction d'inhibition et la prise de décision perceptive associée**.

  - Janvier - juin 2019: NANABOLU Samhita Sripada, Master mention Bioingénierie, spécialité Bioingénierie et Innovation en Neurosciences, titre du rapport : **Investigation of postural sway pattern as marker of body awareness in trait mindfulness.**

- **Etudiant en médecine**

  - 2019-2022 : MELLIER Camille, Université d'Aix Marseille, titre de la Thèse de médecine générale : **Etude de la motivation comme facteur de de risque au coup de chaleur d'exercice chez les militaires français**.

RÉSUMÉ

Les bénéfices de la mindfulness sur la santé sont clairement établis, mais la question des mécanismes cognitifs qui sous-tendent ces bénéfices demeure un enjeu pour la recherche en neurosciences. Parmi les mécanismes évoqués, la qualité de la conscience du corps occupe une place centrale. La conscience du corps résulte du traitement de l'information corporelle intéroceptive et extéroceptive au niveau cérébral. Les deux premiers travaux expérimentaux se sont attachés à évaluer ce mécanisme en ciblant la question de l'évaluation physiologique de la conscience corporelle.

Dans un premier temps nous avons étudié le potentiel évoqué cardiaque. Ce signal électroneurophysiologique, qui reflète l'intégration du signal cardiaque au niveau cérébral, a été proposé comme un marqueur de la qualité de l'intéroception. Notre première étude s'est attachée à évaluer les relations entre l'amplitude du potentiel évoqué cardiaque, la qualité d'intéroception et le trait mindfulness. Nous avons montré que l'amplitude du potentiel évoqué cardiaque n'est pas liée à la qualité du trait mindfulness et ne rend pas compte de la forte sensibilité intéroceptive associée au trait mindfulness.

Dans un second temps, nous nous sommes intéressés au signal physiologique de la posture. La question posée était la suivante : Est-ce que l'analyse du signal postural, en particulier dans la condition yeux fermés où la conscience corporelle est fortement impliquée dans le contrôle postural, permet d'estimer le trait mindfulness ? Nous avons démontré l'existence de modèles numériques capable d'estimer le trait mindfulness à partir des caractéristiques du signal postural. La précision de ces modèles est meilleure quand ils sont conçus à partir des données recueillies yeux fermés. Ces résultats confirment que la conscience du corps est un mécanisme impliqué dans la mindfulness et que la posture renseigne sur le niveau de mindfulness.

Par ailleurs, les données de la littérature montrent que le traitement de l'information corporelle impacte la manière dont l'individu interagit avec l'environnement. Dans le troisième travail expérimental de cette thèse, nous avons évalué l'effet de la variation de l'information vestibulaire sur les fonctions cognitives d'inhibition et de prise de décision. Nous avons observé que la perturbation de l'information vestibulaire dégrade la fonction d'inhibition, et cette dégradation dépend de la pertinence de l'information vestibulaire. De plus, nous avons montré que le traitement de l'information corporelle extéroceptive accélère le processus de prise de décision, en raison d'un seuil de décision moins conservateur, qui a pour conséquence de dégrader la performance cognitive.

L'ensemble de nos travaux suggèrent que l'information corporelle de nature extéroceptive, relative à la position du corps dans l'environnement, est un élément clef des interactions corps-cerveau et conditionne l'adaptation de l'individu aux changements de l'environnement. De plus, nos travaux mettent en lumière la posture comme biomarqueur d'intérêt pour évaluer la conscience corporelle et guider les interventions visant à améliorer le niveau de mindfulness et le niveau de conscience corporelle.

MOTS CLÉS

Mindfulness ; conscience corporelle ; potentiel évoqué cardiaque ; posture ; cognition ; inhibition ; prise de décision

ABSTRACT

Although the health benefits of mindfulness are clearly established, the question of the cognitive mechanisms underlying these benefits remains poorly understood in neuroscience research. Among the potential mechanisms, the quality of body awareness is central. Body awareness results from the processing and integration of interoceptive and exteroceptive information at the cerebral level. Our first two experiments focus on the physiological evaluation of body awareness.

The initial step was to study the Heartbeat Evoked Potential (HEP). This electro-neurophysiological signal, which reflects the integration of the cardiac signal at the cerebral level, has been proposed as a marker of the quality of interoception. Our first study focused on evaluating relationships between HEP amplitude, the quality of interoception and trait mindfulness. The results showed that HEP amplitude is unrelated to trait mindfulness, and does not account for the high interoceptive sensitivity associated with it.

The second step focused on the physiological, postural signal. Specifically, we addressed the following question: Does the analysis of the postural signal, particularly in the closed eyes condition where body awareness plays a determinant role in postural control, help us to evaluate trait mindfulness? We demonstrated that numerical models are able to estimate trait mindfulness based on the characteristics of the postural signal. These models are most accurate when they are developed from data collected with eyes closed. These results confirm that the body awareness mechanism plays a part in mindfulness, and that posture provides information about the level of mindfulness.

Furthermore, data reported in the literature show that the processing of body information impacts how the individual interacts with the environment. In the third experiment reported in this thesis, we evaluated the effect of the variation in vestibular information on the cognitive functions of inhibition and decision-making. We observed that the perturbation of vestibular information degrades the inhibition function, and that this degradation is a function of the relevance of vestibular information. Furthermore, we demonstrated that the processing of exteroceptive body information accelerates the decision-making process, due to a less conservative decision threshold, which degrades cognitive performance.

Overall, our findings suggest that exteroceptive bodily information, relative to the position of the body in the environment, is a key element in body-brain interactions and shapes the adaptation of the individual to changes in the environment. Moreover, our findings highlight that posture is a useful biomarker when assessing body awareness, and could guide interventions aimed at improving mindfulness and body awareness.

KEYWORDS

Mindfulness ; body awareness ; heartbeat evoked potential; posture; cognition; inhibition; decision-making