

Imagerie cérébrale de l'imagerie mentale

Emmanuel Mellet
Laurent Petit
Bernard Mazoyer
Michel Denis
Nathalie Tzourio

L'étude des bases neurales de l'imagerie mentale a constitué, au cours de ces dernières années, un champ de recherche particulièrement fécond en neuro-imagerie, à l'origine d'avancées significatives dans la connaissance de l'anatomie fonctionnelle de ce système cognitif. Plusieurs études ont en effet montré que s'il existe, à l'instar de la perception visuelle, une dichotomie entre une voie dorsale et une voie ventrale de conduction des informations dans le cortex cérébral, suivant la nature des images mentales, le rôle des aires visuelles primaires dans cette activité est encore débattu. Ces études ont, de plus, révélé qu'en dehors des aires visuelles associatives, l'imagerie mentale visuelle partageait des régions cérébrales avec d'autres grandes activités cognitives comme le langage ou la mémoire, suivant la nature de la tâche d'imagerie, reflétant le haut degré d'interaction entre l'imagerie mentale et les autres fonctions cognitives.

ADRESSES

E. Mellet: *docteur en médecine, psychiatre, docteur ès science, postdoctorant*. L. Petit: *docteur ès science, chargé de recherche au Cnrs*. B. Mazoyer: *docteur en médecine, docteur ès science, professeur des universités, praticien hospitalier, directeur du Groupe d'imagerie neuro-fonctionnelle (UPRES EA 2127 Université de Caen et LRC-CEA n° 13V)*. N. Tzourio: *docteur en médecine, chargé de recherche au CEA (direction des sciences du vivant), Groupe d'imagerie neurofonctionnelle, GIP Cyceron, boulevard Becquerel, BP 5229, 14074 Caen Cedex, France*. M. Denis: *docteur ès science, directeur de recherche au Cnrs, directeur de l'équipe Cognition Humaine, LIMSI Cnrs, BP 133, 91403 Orsay, France*.

La capacité du cerveau à produire et à utiliser des entités mentales pouvant se substituer à l'objet réel apparaît essentielle à la mise en œuvre des processus les plus élaborés de l'activité psychique humaine. L'identification des processus cognitifs à l'œuvre dans cette fonction de représentation constitue, pour la psychologie cognitive, un champ d'investigation considérable [1-4]. Pourtant, il y a deux décennies, un puissant courant de pensée postulait que toute information, quelle que soit sa modalité sensorielle, était codée dans le cerveau à travers un système de représentation unique et indépendant de cette modalité [5, 6]. Cette conjecture ôtait tout rôle

fonctionnel aux images mentales dans l'élaboration et le déroulement de la pensée, puisque, selon cette conception, elles ne constituaient qu'un épiphénomène de l'activité mentale. La résolution de cette controverse s'est faite sur la base de résultats expérimentaux issus d'approches aussi diverses que la psychologie expérimentale, la neuropsychologie ou, plus récemment, l'imagerie anatomo-fonctionnelle [4]. Ces différentes approches ont replacé l'imagerie mentale au cœur de la vie psychique en soulignant les interactions qu'elle présente avec les autres grands « systèmes cognitifs » que sont la perception visuelle, le langage ou la mémoire. Dans cet article, nous avons réuni les résultats des travaux

réalisés en tomographie par émission de positons (TEP) et en imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf), en soulignant leur apport à la compréhension des bases anatomo-fonctionnelles de l'interaction de l'imagerie mentale avec les autres systèmes cognitifs.

Imagerie mentale visuelle et perception visuelle : le point de vue anatomo-fonctionnel

Processus *top down* et imagerie mentale : quel rôle pour les aires visuelles primaires ?

Les images mentales visuelles occupent une place particulière au sein des représentations mentales car elles ont la propriété de préserver les caractéristiques spatiales et structurales de l'objet ou de la scène qu'elles représentent. Il a par exemple été montré que, à l'instar de ce qui était observé dans le domaine perceptif visuel, le temps de déplacement « visuel » entre deux points d'une image mentale était proportionnel à la distance séparant ces deux points [7]. De même, il a été établi que le temps de rotation mentale d'une structure tridimensionnelle était proportionnel à l'angle de la rotation effectuée [8]. Ces résultats attestent que les images mentales sont des entités psychologiques qui reproduisent les contraintes du monde physique. Il est alors légitime de chercher à mettre en évidence un éventuel support anatomo-fonctionnel à la similitude des mécanismes psychologiques soulignée plus haut. En d'autres termes, existe-t-il des structures cérébrales qui sous-tendent à la fois l'activité perceptuelle visuelle et l'activité d'imagerie dans la même modalité ?

La nature des aires visuelles impliquées dans l'activité d'imagerie mentale constitue l'une des questions les plus débattues dans la communauté des neurosciences cognitives. Certains auteurs postulent que la préservation des propriétés structurales et spatiales des images mentales suppose une implication des aires visuelles rétinitopiquement organisées dans l'activité d'imagerie mentale, y compris l'aire visuelle primaire

(AVP, voir figure 1 pour sa localisation anatomique) [4]. Selon cette hypothèse, la production d'une image mentale requerrait une activation de l'AVP par un flux rétrograde d'information (*top-down*) provenant des aires visuelles associatives (occipito-pariétales et occipito-temporales). D'autres auteurs, s'appuyant sur des résultats en TEP, soutiennent que les structures cérébrales communes à la perception visuelle et à l'imagerie mentale dans cette modalité se limitent aux régions occipito-pariétales et occipito-temporales et qu'aucune rétroactivation des aires associatives vers les aires primaires n'est nécessaire [9].

L'étude de Kosslyn *et al.* est à l'origine de cette controverse [10]. Ces auteurs ont comparé les aires cérébrales activées dans une situation d'imagerie mentale et dans une situation de perception visuelle. Dans le premier protocole qui composait cette étude, on présentait visuellement à des sujets une grille où figurait une croix dans une des cases, et sous la grille une lettre minuscule (figure 2A). Les sujets devaient indiquer si la croix se trouvait dans une des cases qu'occuperait la version majuscule de la lettre. Dans la situation suivante, les sujets exécutaient la version perceptuelle de la tâche dans laquelle les cases étaient effectivement noircies par la lettre majuscule.

Le résultat principal de cette étude est l'activation d'une région voisine de l'aire visuelle primaire lorsque le débit sanguin cérébral régional (DSCr) mesuré dans la situation perceptive était soustrait au DSCr mesuré dans la situation d'imagerie. Dans cette étude, l'AVP a donc présenté une activité supérieure dans la situation où les sujets imaginaient la lettre, comparée à celle détectée dans la situation où ils la percevaient réellement. Cette activation constitue un argument en faveur du codage rétinitopique des images mentales et donne donc une importance majeure aux activations *top-down* dans le processus de production de ces images. Une étude en IRMf a également mis en évidence une activation de l'AVP alors que les sujets visualisaient une configuration de diodes, perçue quelques secondes auparavant [11]. Ces résultats divergent de ceux obtenus par d'autres équipes, qui ne rapportent aucune activation dans l'AVP durant des tâches d'imagerie mentale. P. Roland est l'auteur de plusieurs d'entre elles et en a dressé la liste dans un article critique [9]. Dans une de ces études [12], ces auteurs ont mesuré, en TEP, le DSCr durant le repos et durant les trois situations suivantes : (1) une situation d'apprentissage durant laquelle les sujets devaient retenir dix figures géométriques et colorées qui leur étaient

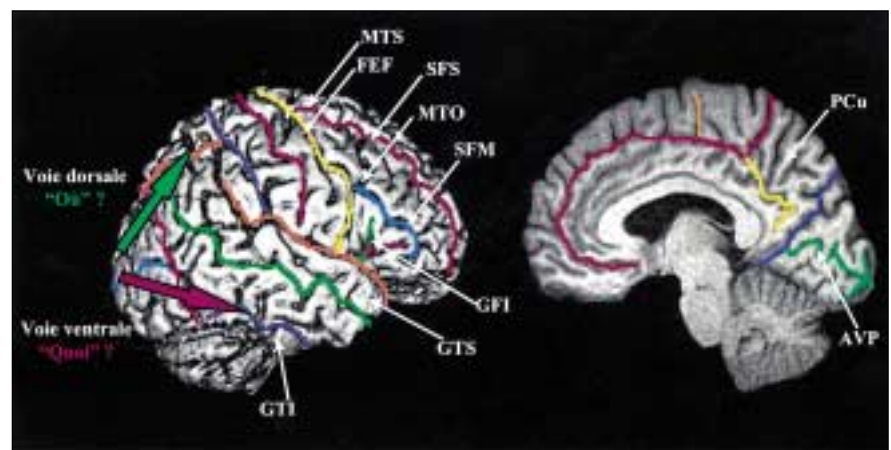


Figure 1. Localisation de certaines structures anatomiques, aires ou voies fonctionnelles sur les faces externe (à gauche) et interne (à droite) du cerveau humain. AVP: aire visuelle primaire; FEF: champ oculomoteur frontal; SFS: sillon frontal supérieur; SFM: sillon frontal moyen; MTO: aire de la mémoire de travail objet; MTS: aire de la mémoire de travail spatiale; GTS: gyrus temporal supérieur; GTI: gyrus temporal inférieur; GFI: gyrus frontal inférieur contenant l'aire de Broca à gauche; PCu: précuneus.

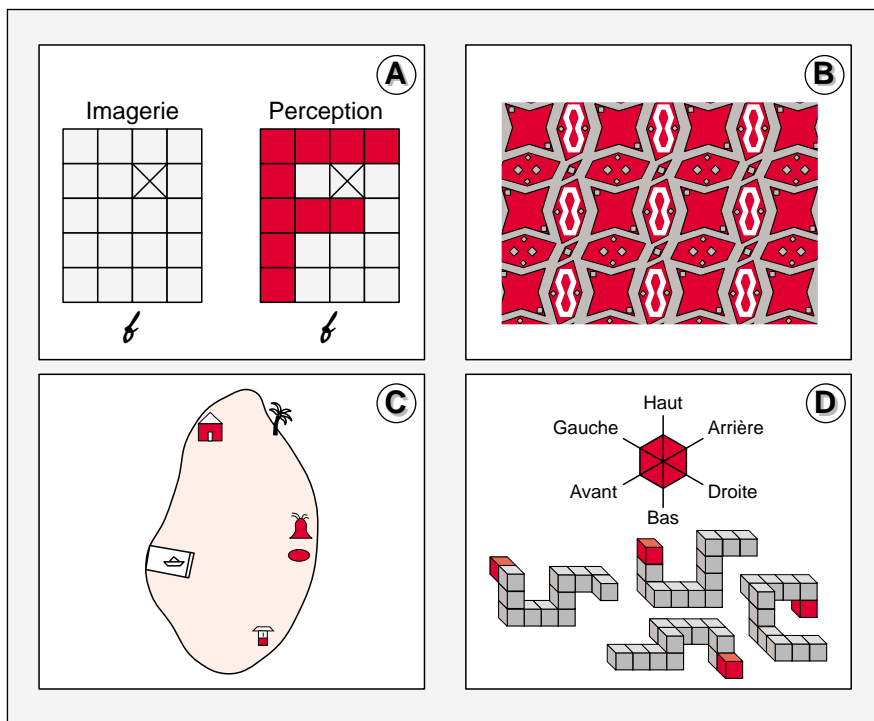


Figure 2. **Comparaison des aires cérébrales activées dans une situation d'imagerie mentale et dans une situation de perception visuelle.** **A.** Stimulus utilisé dans l'étude de Kosslyn et al. [10] (adapté de Podgorny and Shepard, 1978). Durant la tâche d'imagerie (à gauche), on présentait aux sujets une grille dont une des cases était marquée d'une croix. Ils visualisaient alors la lettre majuscule correspondant à la lettre minuscule, présentée simultanément sous la grille, et décidaient si la lettre recouvrait la croix ou non. Cette situation était comparée à une tâche perceptive (à droite) durant laquelle les sujets voyaient réellement la lettre majuscule (par noircissement des cases) et décidaient si la croix se projetait sur la lettre ou en dehors de celle-ci. **B.** Exemple d'un des dix modèles que les sujets apprenaient dans l'étude de Roland et al. [12]. Dans la situation d'imagerie, les sujets devaient visualiser successivement les dix modèles dans l'ordre dans lequel ils les avaient appris. **C.** Une des îles que les sujets exploraient mentalement dans l'étude de Mellet et al. [13]. Après un apprentissage, les sujets devaient engendrer une image mentale de la carte avec ses repères et l'explorer mentalement de repère en repère, s'arrêtant quelques secondes sur chacun d'entre eux. **D.** Stimulus utilisé dans l'étude de Mellet et al. [16] (adapté de Shepard et Metzler [8]). Les sujets se trouvaient les yeux fermés dans le noir complet. Ils formaient d'abord une image mentale du premier cube au centre de leur « champ de vue » (en gris sur la figure) puis devaient ajouter les autres cubes d'après les onze directions qui leur étaient successivement délivrées grâce à des écouteurs, à la fréquence d'une direction toutes les deux secondes. La première structure correspondait par exemple à la description suivante: droite, bas, bas, arrière, arrière, arrière, haut, haut, arrière, arrière, droite. Cette condition était comparée à une tâche d'écoute passive de mots abstraits, phonétiquement proches des mots de direction, et à un état de repos.

présentées successivement sur un écran; (2) durant le rappel mental de chaque figure; (3) durant une tâche de reconnaissance au cours de laquelle les sujets devaient identifier les figures apprises parmi celles qui leur étaient successivement présentées (figure 2B). Alors que les situations d'apprentissage et de reconnaissance

étaient, comparées au repos dans l'obscurité, à l'origine d'une augmentation importante du DSCr dans l'aire visuelle primaire, la situation de rappel sous forme d'images mentales n'a provoqué aucune activation dans l'AVP ni dans les régions voisines. Dans ce contexte, nous avons comparé les régions impliquées dans une

tâche d'exploration visuelle et dans son équivalent mental [13]. Durant la situation d'imagerie, les sujets devaient visualiser la carte d'une île imaginaire qu'ils avaient vue quelques minutes auparavant et effectuer mentalement un parcours suivant les côtes de l'île (figure 2C). La comparaison de la tâche d'imagerie mentale avec le repos a révélé des augmentations significatives de débit dans le cortex occipito-pariétal mais aucune activation dans l'AVP n'a été détectée.

Les tenants de la participation de l'AVP ont argué qu'une des raisons à ces divergences pourrait être liée à la situation de repos utilisée par certains groupes comme condition de référence: les sujets présenteraient pendant cette situation une activité d'imagerie irrépressible et implicite qui masquerait, à cause du paradigme de soustraction, une éventuelle activation de l'AVP [14]. Ainsi, en comparant une situation de visualisation d'objet à partir de sa dénomination à une condition d'écoute de mot sans consigne d'imagerie, ce groupe a décrit une activation significative de l'AVP [15]. Cette activation était localisée dans la partie postérieure de l'AVP, lorsque l'image mentale était de petite taille, et dans la partie antérieure lorsque les sujets visualisaient une image mentale de grande taille, respectant ainsi l'organisation rétinotopique de l'AVP. Aucune activation n'était, en revanche, détectée lorsque la situation d'imagerie était comparée à une condition de repos et le DSCr dans l'AVP était supérieur durant le repos à celui mesuré dans la situation d'écoute de mot sans consigne d'imagerie [15].

Ces résultats ont toutefois été contredits par ceux d'un travail que nous avons mené ultérieurement et qui a étudié en TEP les régions impliquées dans la construction mentale d'une structure à partir d'instructions verbales [16]. Les conditions de référence étaient cette fois constituées d'un repos et d'une écoute passive de mots. Aucune activation dans l'AVP n'a été détectée dans la situation de construction mentale, que celle-ci soit comparée au repos ou à la situation d'écoute de mot. Ce dernier résultat invalide donc l'argument d'un masquage des aires

visuelles lié à une activité d'imagerie durant le repos.

On pourrait suggérer que l'imagerie mentale spatiale ne nécessite pas de recodage dans l'AVP et que seule l'imagerie visuelle d'objets implique les aires visuelles primaires. Deux études récentes, dans lesquelles les sujets devaient engendrer l'image mentale d'objets ou d'animaux à partir de leur nom, ne rapportent toutefois pas d'activation de l'AVP ni du cortex adjacent [17, 18].

Il est intéressant de noter que ce débat concerne également des formes très spécifiques d'imagerie comme celles survenant au cours du rêve. Une étude a récemment mis en évidence une augmentation d'activité dans les régions visuelles associatives durant le rêve (comparé à un état de repos éveillé) : l'aire visuelle primaire montrait dans la même comparaison une diminution d'activité [19].

Les raisons de ces divergences demeurent à l'heure actuelle spéculatives. Il apparaît toutefois que les arguments d'ordre méthodologique tels que la sensibilité des différentes méthodes de recueil et d'analyse des données ou le choix des conditions de référence ne puissent constituer la source exclusive de ces disparités. Il a, par exemple, été suggéré que la nature des régions engagées dans l'imagerie mentale dépendrait de la résolution à laquelle les images sont produites. Des études conçues pour vérifier cette hypothèse sont actuellement en cours.

Voie dorsale et voie ventrale en imagerie mentale visuelle

Alors que le rôle dans l'imagerie mentale des aires primaires reste débattu, il existe un consensus quant à l'implication des aires visuelles associatives dans l'activité d'imagerie mentale.

Dans le domaine perceptif, le traitement de l'information visuelle se fait selon deux grandes voies neuro-anatomiques distinctes [20].

La première, dite voie ventrale, chemine le long d'un axe occipito-temporal jusqu'au gyrus temporal inférieur. Elle est spécialisée dans le traitement de la forme, et, plus généralement, des caractéristiques figurales des objets, mais aussi des visages [21]. Cette voie intervient donc dans

l'identification et répond à la question « quoi? » ou « qui? » (*figure 1*).

L'autre voie, dite voie dorsale, comprend des régions situées sur un axe occipito-pariétal, et s'étend jusqu'au lobule pariétal supérieur. Elle est engagée dans la localisation des objets et l'analyse des attributs spatiaux des scènes perçues. Elle répond à la question « où? » (*figure 1*).

Des études de neuropsychologie lésionnelle suggèrent que cette dichotomie pourrait se retrouver dans le domaine de l'imagerie mentale [22, 23].

Plusieurs études en TEP ont en effet démontré que la voie dorsale pouvait être mise en jeu lors de tâches spatiales effectuées sur des images mentales, en l'absence de toute entrée visuelle. Ainsi, l'exploration mentale d'une carte visuellement apprise – activité par définition spatiale – s'est accompagnée d'une activation du gyrus occipital supérieur droit et du sillon intrapariétal gauche s'étendant jusqu'au précunéus, à la face interne du lobe pariétal [15, 16]. Ce fait expérimental est confirmé par une autre étude en TEP qui concernait la navigation mentale au sein d'un environnement préalablement appris « déambulation réelle » [24]. Comparé à une situation de repos, cette tâche a provoqué des activations occipito-pariétales comprenant le gyrus occipital moyen gauche et le précunéus.

Dans une autre étude en TEP, les sujets construisaient mentalement des structures tridimensionnelles à partir de directions qui leur étaient délivrées par voie auditive (*figure 2D*). Qu'elle soit comparée à une situation de repos ou à une situation d'écoute passive de mots, cette condition d'imagerie mentale spatiale a provoqué une activation bilatérale du gyrus occipital supérieur ainsi que des lobules pariétaux supérieurs et inférieurs (*figure 2*) [16]. En résumé, ces études ont mis en évidence que la voie neuro-anatomique occipito-pariétale, spécialisée dans le traitement de l'information visuelle spatiale, intervenait également dans les aspects spatiaux de l'imagerie mentale, en l'absence de toute entrée sensorielle visuelle.

La voie ventrale occipito-temporale, connue pour jouer un rôle dans l'identification des objets ou des visages, intervient plus généralement dans le stockage et l'évocation des

aspects figuratifs des représentations visuelles [25]. De fait, des activations dans le gyrus temporal inférieur et le gyrus fusiforme adjacent ont été décrites dans la plupart des études en TEP ou en IRMf concernant la production des images mentales. Cette implication des aires visuelles ventrales a été rapportée tant dans la production d'images mentales d'objets usuels [17, 18, 24] ou de lettres de l'alphabet [10] que dans la construction d'objets mentaux non usuels [16]. La latéralisation de ces activations sera discutée plus loin dans cet article.

En conclusion, la dichotomie anatomo-fonctionnelle entre la voie dorsale et la voie ventrale, en fonction de la nature spatiale ou figurative de la tâche d'imagerie, se superpose à celle mise en évidence dans le domaine de la perception visuelle. Cette communauté de structure matérialise les analogies entre la perception visuelle et l'imagerie mentale observées en psychologie cognitive. Toutefois, toutes les régions actives durant l'activité perceptive visuelle ne sont pas nécessairement impliquées durant l'activité d'imagerie et la question du rôle de l'aire visuelle primaire reste à l'heure actuelle débattue.

Imagerie mentale et langage

Créer des images mentales à partir d'une description verbale

Dans ces différentes études, les sujets ont mémorisé des perceptions, l'image mentale provient alors de la réactivation d'une représentation stockée dans la mémoire à long terme. Toutefois, il est possible de construire une image mentale visuelle d'un objet ou d'une scène à partir d'une description verbale. Il a été montré que de telles images présentaient des propriétés structurales semblables à celles des images provenant de la réactivation d'une expérience perceptive visuelle antérieure [26]. Ces faits expérimentaux suscitent la question suivante : les opérations sur les images mentales ne provenant pas d'une expérience visuelle antérieure recrutent-elles des aires visuelles ? Dans une étude en TEP mentionnée plus haut, les sujets devaient

construire mentalement des structures tridimensionnelles, faites de l'assemblage d'unités cubiques, qu'ils n'avaient jamais vues auparavant [16]. L'assemblage des cubes se faisait à partir d'instructions spatiales verbales (gauche, droite, haut, bas, arrière ou avant) (figure 2D), cette opération impliquant une traduction en temps réel du contenu sémantique des stimulus verbaux en représentation imagée. Les activations bilatérales du gyrus temporal supérieur, qui accompagnaient l'activation de la voie dorsale observée dans cette étude, étayaient l'hypothèse selon laquelle les aires temporales du langage dirigent directement les informations vers les aires visuelles associatives, ces deux ensembles de régions fonctionnelles étant nécessaires et suffisants pour changer la nature de l'information (figure 2). Toutefois, dans cette étude, la part de langage était très réduite et qualitativement différente du langage courant. De plus, l'écoute de mot et la production de l'image étaient subséquentes et non simultanées. Dans un travail récent en TEP, nous avons étudié les régions impliquées dans une tâche qui intriquait étroitement le langage et l'imagerie mentale visuelle [18]. Dans ce protocole, des sujets écoutaient une liste de mots concrets et leur définition et devaient engendrer l'image mentale de l'objet ou de l'animal correspondant et modifier cette image en fonction des éléments contenus dans la définition. Comparé au repos, cette situation a été à l'origine d'une activation bilatérale du gyrus temporal supérieur, liée à la compréhension du langage, et d'une activation bilatérale du gyrus fusiforme et du gyrus temporal inférieur adjacent reflétant, comme suggéré plus haut, l'implication de la voie ventrale durant l'imagerie mentale d'objet (figure 3). Cette étude confirme que les aires visuelles associatives sont activées quand une tâche d'imagerie mentale visuelle et de compréhension du langage parlé sont effectuées simultanément.

Un autre résultat intéressant est que, dans cette dernière étude, les aires temporales du langage étaient moins activées durant la situation d'écoute de définition de mot concrets que durant l'écoute de définition de mots abstraits. Dans le même ordre d'idée, dans l'étude de construction mentale,

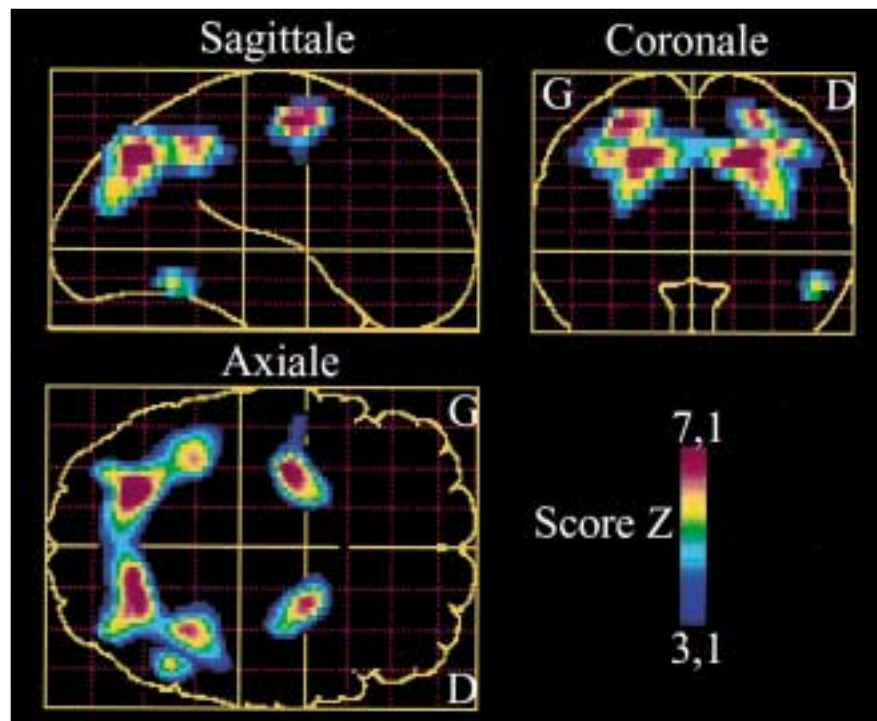


Figure 3. **Carte statistique (statistique du t de Student) illustrant la comparaison « construction mentale moins écoute de mots ».** Cette carte reflète les voxels dont la valeur était significativement plus élevée (en moyenne chez neuf sujets) dans la situation de construction mentale comparé à la situation d'écoute de mots. Les valeurs de t sont transformées en valeurs de Z et la carte correspondante projetée dans trois directions orthogonales: sagittale, coronale et axiale. Les résultats présentés ici permettent d'identifier une activation bilatérale des régions occipito-pariétales (la voie dorsale) ainsi qu'une activation préfrontale, cette dernière reflétant probablement la mise en jeu de la mémoire de travail. L'activation du gyrus temporal inférieur droit pourrait traduire le traitement de type « objet » présent dans cette tâche. (Voir localisation des aires et des voies dans la figure 1.) (D'après [16].)

aucune activation dans l'aire de Broca n'a été détectée lorsque les sujets écoutaient des mots de directions spatiales et les utilisaient pour élaborer l'image. Cette région a, en revanche, présenté une augmentation d'activité lors de l'écoute de mots non spatiaux, sans instruction d'imagerie [16]. Ces deux observations suggèrent que les aires du langage sont plus actives lorsque le langage est l'unique source d'information tandis qu'elles sont « soulagées » par l'utilisation simultanée de l'imagerie mentale visuelle. Il existerait, dans ce cas, une coopération entre les aires du langage et les aires visuelles.

Latéralisation hémisphérique de l'imagerie mentale

Si la participation des régions visuelles ventrales, comprenant le

gyrus temporal inférieur et le gyrus fusiforme adjacent, à l'imagerie mentale d'objets semble un fait établi, l'existence d'une asymétrie fonctionnelle en faveur d'un hémisphère reste une question non résolue. Dans une étude récente en IRMf, les sujets devaient engendrer l'image mentale d'un objet ou d'un animal à l'écoute de son nom [17]. La comparaison avec une situation d'écoute de mot abstrait a mis en évidence une activation du gyrus temporal inférieur et du gyrus fusiforme gauche. Cette latéralisation est interprétée comme témoignant d'un rôle spécifique de l'hémisphère gauche dans la production des images mentales. Cette interprétation est toutefois en désaccord avec les résultats de l'étude de Kosslyn *et al.*, qui a rapporté une activation ventrale bilatérale dans la production de l'image mentale de

lettres de l'alphabet [10] ou de celle que nous avons menée, qui révèle une activation du gyrus temporal inférieur exclusivement localisée à droite lors de la construction de formes complexes [16]. De plus, nous avons décrit une activation bilatérale de la voie ventrale durant la production d'image mentale d'objets ou d'animaux, à partir du mot les désignant et de leur définition délivrée oralement (figure 3) [18]. Il est donc à l'heure actuelle difficile de conclure à la participation exclusive d'un hémisphère dans l'activité d'imagerie. Cela ne signifie toutefois pas que les deux hémisphères jouent un rôle identique dans l'exécution de cette fonction. Il est par exemple possible que, de façon analogue à ce qui a été décrit dans le domaine perceptif [27], l'hémisphère droit soit spécialisé dans le traitement des aspects globaux des images mentales tandis que l'hémisphère gauche prendrait en charge les aspects locaux. La littérature fournit toutefois peu d'arguments en faveur de cette hypothèse. La complexité de l'image engendrée pourrait être un autre paramètre intervenant dans la latéralisation des activations. Dans le domaine perceptif visuel, le gyrus temporal inférieur et le gyrus fusiforme adjacent dans l'hémisphère droit ont été activés par la discrimination de formes complexes [28, 29]. Cette caractéristique a également été observée dans des études concernant l'imagerie mentale visuelle : la construction d'objets mentaux a ainsi activé le gyrus temporal inférieur droit [16]. C'est également le cas de la visualisation d'une lettre au sein d'une grille [10], de la visualisation d'objets bornant une exploration mentale [16], ou de la production d'images mentales à partir de mots concrets et de leur définition [18]. Dans cette dernière situation, les définitions délivrées aux sujets contenaient une description détaillée des objets ou des animaux permettant la production d'une image mentale complexe. Dans l'étude de D'Esposito *et al.*, les sujets entendaient un nom d'objet toutes les secondes et devaient, à ce rythme, produire l'image correspondante [17]. L'absence d'activation à droite dans cette étude pourrait tra-

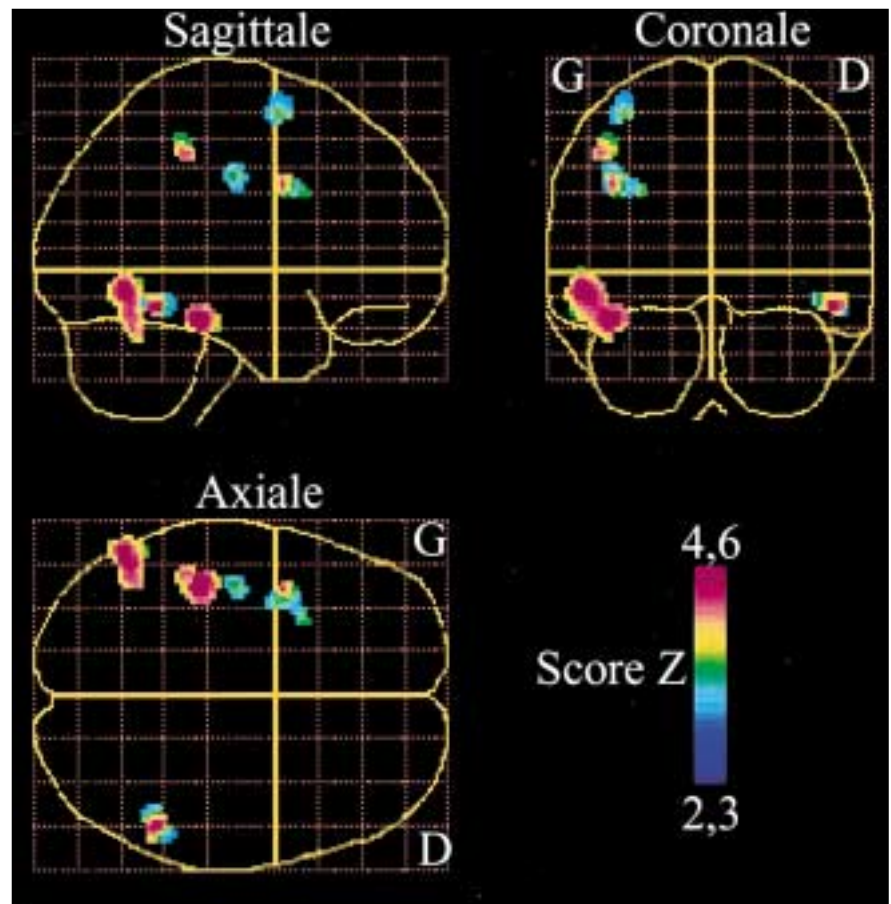


Figure 4. **Carte statistique (statistique du t de Student) illustrant la comparaison « imagerie à partir d'écoute de définition de mots concrets » contre « écoute de définition de mots abstraits ».** Cette carte reflète les voxels dont la valeur était significativement plus élevée (en moyenne chez huit sujets) dans la situation « concret » comparé à la situation « abstrait ». Les résultats présentés ici permettent d'identifier une activation bilatérale du gyrus temporal inférieur/gyrus fusiforme, ainsi que des régions préfrontales dorsales et ventrales traduisant la composante « mémoire de travail » de la tâche d'imagerie. (Voir localisation des aires dans la figure 1.) (D'après [18].)

duire le fait que les sujets n'avaient pas suffisamment de temps pour créer une image mentale complexe. Dans l'hémisphère gauche, le gyrus temporal et le gyrus fusiforme adjacent apparaissent impliqués dans la perception de formes pour lesquelles il existe une entrée lexicale, c'est-à-dire que l'on peut dénommer [21, 30]. Cette caractéristique se retrouve dans le domaine de l'imagerie mentale visuelle – les régions ventrales gauches ont été activées dans la visualisation d'objets [16, 17, 18, 24] – ou encore celle de lettres de l'alphabet [10], ainsi que dans la transcription de phonèmes en image mentale de graphèmes correspondants [31]. La latéralisation des activations dans

le cortex temporal inférieur pourrait donc varier suivant deux dimensions distinctes : la présence ou l'absence d'activation de la voie ventrale dans l'hémisphère droit dépendrait de la nature complexe ou simple de l'image mentale visuelle tandis que, dans l'hémisphère gauche, elle serait liée à son caractère verbalisable ou non. Les activations bilatérales seraient alors expliquées par la présence simultanée de ces deux caractéristiques [10, 18].

Imagerie mentale et mémoire de travail

La mémoire de travail visuelle permet de maintenir une information visuelle pour une courte période de

temps. Elle paraît donc très vraisemblablement engagée dans la production, le maintien et, le cas échéant, la transformation des images mentales. Plusieurs études ont souligné le rôle du cortex préfrontal dans la mémoire de travail visuelle [32-34]. De façon similaire, plusieurs travaux concernant l'imagerie mentale ont rapporté des activations au sein des sillons frontaux supérieurs et moyens qui pourraient refléter l'implication de la mémoire de travail. Le fait marquant est que ces activations paraissent concerner deux régions anatomiquement distinctes en fonction de la nature de la tâche d'imagerie, fait qui peut être interprété à la lumière de travaux récents démontrant que la mémoire de travail de type objet et la mémoire de travail de type spatial impliquent des régions préfrontales distinctes (figure 1) [33, 34].

La première région, en position dorsale, se situe juste en avant du sillon précentral, au niveau de son intersection avec le sillon frontal supérieur et paraît activée lorsque la tâche d'imagerie mentale est de type dynamique [35], c'est-à-dire qu'une transformation de l'image est requise [16, 18, 24]. Il est vraisemblable que ces transformations nécessitent une mobilisation de la mémoire de travail spatiale. De fait, plusieurs études ont décrit des activations dans cette région durant des tâches de mémoire de travail spatiale [32, 33]. De plus, Courtney *et al.* ont récemment identifié une région frontale spécialisée dans la mémoire de travail spatiale et située dans le sillon frontal supérieur juste en avant des champs oculomoteurs frontaux [34] (figure 1).

La seconde région est en position ventrale par rapport à la première : elle se situe au voisinage de l'intersection du sillon précentral et du sillon frontal moyen. Elle semble être activée lorsque la tâche fait appel à l'imagerie figurative, c'est-à-dire repose sur des caractéristiques de type « objet » [10, 17, 18]. Des activations dans cette région ont également été décrites dans des travaux étudiant la mémoire de travail des formes [32] ou des visages [34] suggérant que le maintien de l'image d'un objet requiert l'intervention de cette mémoire de travail spécialisée (figure 1).

Ainsi, la dissociation anatomo-fonctionnelle de la mémoire de travail

visuelle semble également patente dans le domaine de l'imagerie mentale. Comme les aires visuelles associatives, ces régions frontales appartiennent aux structures communes à l'imagerie et à la perception visuelle.

Conclusions

Bien que l'imagerie mentale visuelle mette en jeu certaines aires visuelles associatives, elle partage également, en fonction de la nature exacte de la tâche, d'autres aires appartenant à des réseaux desquels émergent des fonctions cognitives telles que le langage et la mémoire, par exemple. Ce recouvrement entre le substrat anatomo-fonctionnel de l'imagerie mentale visuelle et celui des fonctions cognitives les plus élaborées vient corroborer l'idée que l'imagerie mentale est au carrefour de la plupart des activités cognitives humaines ■

RÉFÉRENCES

- Rumelhart DE, Norman DA. Representation in memory. In: Atkinson RC, Herrstein RJ, Lindzey G, Luce RD, eds. *Stevens' handbook of experimental psychology*. New York: John Wiley, 1988; 2: 511-87.
- Denis M. *Image and cognition*. New York: Harvester Wheatsheaf, 1991.
- Kosslyn SM, Koenig O. *Wet mind: the cognitive neuroscience*. New York: The Free Press, 1992.
- Kosslyn SM. *Image and brain*. Cambridge: MIT Press, 1994.
- Pylyshyn ZW. What the mind's eye tells the mind's brain: a critique of mental imagery. *Psychol Bull* 1973; 80: 1-24.
- Pylyshyn ZW. The imagery debate: analogue media versus tacit knowledge. *Psychol Rev* 1981; 88: 16-45.
- Kosslyn SM, Ball TM, Reiser BJ. Visual images preserve metric spatial information: evidence from studies of image scanning. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 1978; 4: 47-60.
- Shepard RN, Metzler J. Mental rotation of three-dimensional objects. *Science* 1971; 171: 701-3.
- Roland PE, Gulyas B. Visual imagery and visual representation. *Trends Neurosci* 1994; 17: 281-6.
- Kosslyn SM, Alpert NM, Thompson WL, *et al.* Visual mental imagery activates topographically organized visual cortex: PET investigations. *J Cogn Neurosci* 1993; 5: 263-87.

- Le Bihan D, Turner R, Zeffiro TA, Cuénod CA, Jezzard P, Bonnerot V. Activation of human primary visual cortex during visual recall: a magnetic resonance imaging study. *Proc Natl Acad Sci USA* 1993; 90: 11802-5.

- Roland PE, Gulyas B. Visual memory, visual imagery, and visual recognition of large field patterns by human brain: functional anatomy by positron emission tomography. *Cerebr Cortex* 1995; 1: 79-93.

- Mellet E, Tzourio N, Denis M, Mazoyer B. A positron emission tomography study of visual and mental spatial exploration. *J Cogn Neurosci* 1995; 7: 433-5.

- Kosslyn SM, Ochsner KN. In search of occipital activation during visual mental imagery. *Trends Neurosci* 1994; 17: 290-2.

- Kosslyn SM, Thompson WL, Kim IJ, Alpert NM. Topographical representations of mental images in primary visual cortex. *Nature* 1995; 378: 496-8.

- Mellet E, Tzourio N, Crivello F, Joliot M, Denis M, Mazoyer B. Functional anatomy of spatial mental imagery generated from verbal instruction. *J Neurosci* 1996; 16: 6504-12.

- D'Esposito M, Detre JA, Aguirre GK, Stallcup M, Alsop DC, Tipett LJ, Farah MJ. A functional MRI study of mental image generation. *Neuropsychologia* 1997; 35: 725-30.

- Mellet E, Tzourio N, Denis M, Mazoyer B. Cortical anatomy of mental imagery of concrete nouns based on their dictionary definition. *NeuroReport* 1998; 9: 803-9.

- Braun AR, Balkin TJ, Wesensten NJ, *et al.* Dissociated patterns of activity in visual cortices and their projections during human rapid eye movement sleep. *Science* 1998; 279: 91-4.

- Haxby JV, Grady CL, Horwitz B, *et al.* Dissociation of object and spatial visual processing pathways in human extrastriate cortex. *Proc Natl Acad Sci USA* 1991; 88: 1621-5.

- Sergent J, Ohta S, MacDonald B. Functional neuroanatomy of face and object processing. *Brain* 1992; 115: 15-36.

- Levine DN, Warach J, Farah MJ. Two visual systems in mental imagery: a dissociation of « what » and « where » in imagery disorders due to bilateral posterior cerebral lesions. *Neurology* 1985; 35: 1010-8.

- Farah MJ, Hammond KM, Levine DN, Calvanio R. Visual and spatial mental imagery: dissociable systems of representation. *Cogn Psychol* 1988; 20: 439-62.

- Ghaém O, Mellet E, Crivello F, *et al.* Mental navigation along memorized routes activates the hippocampus, precuneus, and insula. *NeuroReport* 1997; 8: 739-44.

- Martin A, Wiggs CL, Ungerleider LG, Haxby JV. Neural correlates of category-specific knowledge. *Nature* 1996; 379: 649-52.

- Denis M, Gonçalves MR, Memmi D. Mental scanning of visual images generated from verbal descriptions: Toward a model of image accuracy. *Neuropsychologia* 1995; 33: 1511-30.

RÉFÉRENCES

27. Fink GR, Halligan PW, Marshall JC, Frith CD, Frackowiak RSJ, Dolan RJ. Where in the brain does visual attention select the forest and the trees? *Nature* 1996; 382: 626-8.

28. Schacter DL, Reiman E, Uecker A, Polster MR, Yun LS, Cooper LA. Brain regions associated with retrieval of structurally coherent visual information. *Nature* 1995; 376: 587-90.

29. Faillenot I, Sakata H, Costes N, Decety J, Jeannerod M. Visual working memory for shape and 3D-orientation: a PET study. *NeuroReport* 1997; 8: 859-62.

30. Kosslyn SM, Alpert NM, Thompson WL, Chabris CF, Rauch SL, Anderson AK. Identifying objects seen from different viewpoints: a PET investigation. *Brain* 1994; 117: 1055-71.

31. Démonet JF, Price C, Wise R, Frackowiak RSJ. A PET study of cognitive strategies in normal subjects during language tasks. *Brain* 1994; 117: 671-82.

32. Smith EE, Jonides J, Koeppe RA, Awh E, Shumacher EH, Minoshima S. Spatial versus object working memory: PET investigations. *J Cogn Neurosci* 1995; 7: 337-56.

33. Courtney SM, Ungerleider LG, Keil K, Haxby JV. Object and spatial visual working memory activate separate neural systems in human cortex. *Cerebr Cortex* 1996; 6: 39-49.

34. Courtney SM, Petit L, Maisog JM, Ungerleider LG, Haxby JV. An area specialized for spatial working memory in human frontal cortex. *Science* 1998; 279: 1347-51.

35. Paivio A, Clark JM. Static versus dynamic imagery. In: Cornoldi C, McDaniel MA, eds. *Imagery and cognition*. Heidelberg: Springer Verlag, 1991: 221-45.

Summary

Brain imaging of mental imagery

Over the past few years, the neural bases of mental imagery have been both a topic of intense debate and a domain of extensive investigations using either PET or fMRI that have provided new insights in the cortical anatomy of this cognitive function. Several studies have in fact demonstrated that there exist types of mental imagery that do not rely on primary/early visual areas, whereas a consensus now exists on the validity of the dorsal/ventral route model in the imagery domain. More importantly, these studies have provided evidence that, besides high order visual areas, mental imagery shares common brain areas with other major cognitive functions, such as language, memory and movement, depending on the nature of the imagery task. This body of recent results indicates that there is no unique mental imagery cortical network; rather, they reflect the high degree of interaction between mental imagery and other cognitive functions.

TIRÉS À PART

E. Mellet.

OFFRE D'EMPLOI

Le laboratoire « Génétique des eucaryotes-endocrinologie moléculaire », UMR 6547 Cnrs/Université Blaise-Pascal, Clermont-Ferrand, propose **2 postes** à pourvoir **en septembre 1999** :

- un poste de **Professeur de Biologie et Physiologie moléculaires (65^e section CNU)**
- un poste de **Maître de Conférences de Physiologie (66^e section CNU)**

Les candidats assureront des enseignements de physiologie (MCF) et de biologie et physiologie cellulaire et moléculaire (PR) en 1^{er} et 2^e cycles. La recherche s'effectuera dans l'équipe « Reproduction et Développement » de l'UMR 6547. L'équipe travaille actuellement sur des gènes modèles dont l'expression est régulée par une restriction tissulaire (tractus génital – surrénales), le stade de développement (pré ou postnatal) et des stimuli hormonaux empruntant la voie des récepteurs nucléaires (androgènes notamment) et/ou membranaires.

L'équipe souhaite étendre ses recherches à d'autres gènes dont l'expression, au cours de la morphogenèse et dans différentes conditions physiologiques, est contrôlée par des facteurs utilisant les récepteurs nucléaires. Une expérience dans le domaine de la transgénèse et de l'inactivation de gènes par recombinaison homologue sera appréciée.

Contacts : G. Veyssière : Tél. : 04.73.40.74.15
Email : veyssiere@cicsun.univ-bpclermont.fr
Cl. Jean : Tél. : 04.73.40.74.14
Email : jean@cicsun.univ-bpclermont.fr