N°d'ordre NNT : 2016LYSE1287

THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE LYON

opérée au sein de
l'Université Claude Bernard Lyon 1

Ecole Doctorale (Arrêté du 7 Aout 2006)
Neurosciences et Cognition

Spécialité de doctorat :
Discipline : *Neurosciences*

Soutenue publiquement le **14/12/2016** par :

Maryam FOURTASSI

Etude des mouvements oculaires au cours de l'imagerie mentale visuelle, chez les sujets sains et chez ceux atteints d'une négligence représentationnelle ou d'une hémianopsie latérale homonyme

---

Devant le jury composé de :

Professeur Sophie Jacquin-Courtois	**Présidente**
Professeur Giuseppe Vallar	**Rapporteur**
Docteur Paolo Bartolomeo	**Rapporteur**
Docteur Stephane Rousset	**Examinateur**
Docteur Laure Pisella	**Directrice de thèse**
Professeur Gilles Rode	**Co-directeur de thèse**

TITRE DE THESE

ETUDE DES MOUVEMENTS OCULAIRES AU COURS DE L'IMAGERIE MENTALE VISUELLE, CHEZ LES SUJETS SAINS ET CHEZ CEUX ATTEINTS D'UNE NEGLIGENCE REPRESENTATIONNELLE OU D'UNE HEMIANOPSIE LATERALE HOMONYME

RESUME

L'imagerie mentale visuelle est généralement accompagnée de mouvements spontanés des yeux qui ne sont pas arbitraires mais reflètent le contenu spatial de cette imagerie. Ce travail de thèse avait pour principal objectif l'utilisation de l'enregistrement des mouvements oculaires afin d'étudier les représentations mentales chez les sujets sains et les sujets atteints de lésions cérébrales et ainsi d'en explorer les mécanismes, la dynamique, les référentiels et les substrats neuronaux.

Nous avons enregistré les mouvements des yeux pendant le rappel des villes de France à partir de la mémoire à long terme, soit en ayant recours à l'imagerie mentale de la carte de France, soit avec un accès sémantique (tâche de fluence verbale). Ce paradigme a été réalisé dans 3 situations différentes : chez les sujets sains avec le regard libre, chez les sujets sains avec le regard fixé et chez les sujets atteints de négligence spatiale unilatérale et/ou hémianopsie latérale homonyme (HLH) avec le regard libre. En utilisant la corrélation bi-dimensionelle (BDR) entre les positions oculaires et les positions GPS des villes évoquées par le sujet, nous avons pu réaliser dans ces trois situations une analyse individuelle.

Chez les sujets sains en regard libre, nous avons démontré que l'imagerie mentale se construit de façon séquentielle, et fragmentée, et que la corrélation significative est une signature individuelle de l'utilisation de l'imagerie visuelle. Chez les sujets sains avec le regard fixe, nous avons mis en évidence l'existence de microsaccades qui reflètent toujours le contenu spatial de l'imagerie mentale pour la plupart des individus. Chez les négligents, la représentation mentale de la carte de France était perturbée aussi bien dans le référentiel allocentrique (absence de cohérence spatiale pour les villes de la moitié gauche) que dans le référentiel égocentrique (carte mentale décalée du côté ipsilésionnel). Chez les patients avec HLH, la représentation mentale était décalée du côté contra-lésionnel, mais était spatialement cohérente dans le référentiel allocentrique.

Cette nouvelle approche méthodologique et statistique a permis de discuter les différentes interprétations théoriques de la littérature concernant les liens entre mouvements des yeux et imagerie mentale, et d'étudier les troubles de représentation spatiale faisant suite à la lésion du cortex visuel primaire et du réseau pariéto-frontal droit, substrats respectifs du tampon visuel et de la fenêtre attentionnelle / analyse des relations spatiales dans le modèle d'imagerie de Kosslyn.

Mots clés : Imagerie mentale visuelle, mouvements des yeux, négligence, hémianopsie latérale homonyme, corrélation bi-dimensionelle

ABSTRACT

Visual mental imagery is usually accompanied by spontaneous eye movements that are not random but reflect the spatial content of the imagery. The main objective of this thesis was to use eye movements recording in order to explore the mechanisms, the dynamics, the reference frames and the neural processes of spatial representations in healthy subjects and brain damaged patients.

We recorded eye movements during the verbal recall of french cities from long-term memory, either through mental imagery of the map of France, or through a semantic access (verbal fluency task). This paradigm was carried out in three different situations: In healthy subjects with free gaze, in healthy subjects with fixed gaze and in patients with unilateral spatial neglect and / or homonymous hemianopia with free gaze. Using bi-dimensional regression (BDR) between ocular positions when cities were evoked and GPS positions of these cities, we could provide an individual analysis in each of these three situations.

In healthy subjects with free gaze, we demonstrated that mental imagery is built sequentially and fragmented, and that significant correlation is a signature, at an individual level, of the use of visual imagery. In healthy subjects with central gaze fixation, we have demonstrated that the remaining microsaccades still reflect the spatial content of the imagery in most individuals. In patients with hemineglect, the mental representation of the map of France was disturbed both in the allocentric reference frame (lack of spatial coherence for cities of the left side) and in the egocentric reference frame (mental map shifted ipsilesionally). In subjects with hemianopia, the mental image was shifted contralesionally but was spatially coherent in the allocentric frame.

These results are discussed in the light of the different theories on eye movements and mental imagery found in the literature and in particular with respect to the Kosslyn model of imagery in which the primary visual cortex (damaged in hemianopia) corresponds to the substratum of the visual buffer and the right parieto-frontal network to the substratum of the the attentional window and the spatial properties processing system.

Key words: Visual mental imagery, eye movements, neglect, homonymous hemianopia, Bi-Dimensional regression

REMERCIEMENTS

Tous d'abord, je tiens à adresser mes chaleureux remerciements à tous les membres du Jury ayant accepté de lire ce manuscrit et de juger mon travail. Je remercie particulièrement Dr. **Paolo Bartoloméo**, Dr. **Giuseppe Vallar** et Dr. **Stéphane Rousset** pour avoir accepté de faire le trajet jusqu'à Lyon pour siéger dans mon Jury de thèse, ainsi que le Pr. **Sophie Jacquin-Courtois** pour le plaisir qu'elle me fait en acceptant de présider ce jury.

Ensuite j'aimerai adresser un grand hommage à deux personnes sans lesquelles je ne serais jamais arrivée là où je suis aujourd'hui. Il s'agit d'abord de ma directrice de thèse le Dr. **Laure Pisella**, qui a complètement modifié mon concept de ce que pourrait être un directeur de thèse !! Laure, je ne sais quels mots choisir pour te dire merci. Alors, merci tout court.. Merci pour tout ce que tu as été pour moi ; le guide, la conseillère, l'encadrante mais aussi l'amie. Jamais je n'oublierai nos longues discussions pour trouver l'histoire à raconter dans chaque article, nos interminables échanges d'emails de part et d'autres de la méditerranée, ta façon de me convaincre sans jamais rien m'imposer, tes conseils qui m'ont été d'une immense utilité aussi bien dans la recherche que dans la vie. Et je pense que moi aussi j'ai un peu modifié ta conception de ce que pourrait être un thésard, notamment en terme de respect des deadlines ;).

La deuxième personne à laquelle je dois encore beaucoup plus est mon maître et co-directeur de thèse le Pr. **Gilles RODE**. Cher maître, si j'ai réussi à parcourir ce long chemin jusqu'à ce jour, c'est essentiellement grâce à vous qui avez cru en moi et qui m'avez offert l'opportunité d'emprunter cette voie dans le monde de la recherche. Depuis que j'ai atterri dans votre service en tant que « Faisant fonction d'interne » en 2009, vous n'avez cessé de m'encourager et de m'ouvrir les portes qu'il m'était impossible de franchir sans votre aide. Grâce à votre soutien, j'ai pu m'inscrire et réussir mon master 2 et par la suite entamer ce travail de thèse. Vous avez toujours vu en moi celle qui sera professeur et chef de service, vous avez cru en moi plus que je ne croyais en moi même. En vous côtoyant tous les jours à l'hôpital, je vous observais dans votre consultation avec les patients, dans vos visites avec les étudiants, dans vos réunions avec le personnel et les autres médecins, et je me suis fait la promesse qu'un jour je serai comme vous. Aujourd'hui, je suis enfin professeur et chef de service dans mon Pays, et je sais que la seule façon de vous remercier, c'est de faire de mes étudiants ce que vous avez fait de moi.. et ça je m'y engage et vous en donne ma parole!!

J'aimerai aussi remercier tous mes collaborateurs, dans les différents projets entrepris le long de cette thèse :

- Merci **Caroline** pour tes nombreuses contributions et tes encouragements
- Merci **Karène** pour tes relectures de mes manuscrits et tes conseils intéressants
- Merci **Yves** pour tes brillantes idées pour mes cours de physiologie eti pour mes manips
- Merci **Christian**, pour tout le mal que je t'ai donné pour trouver les meilleurs combines à mes problèmes d'analyse des données, et toutes les fois que tu as du me guider à réutiliser les scripts de matlab
- Merci **Eric**, et **Roméo** pour votre disponibilité
- Merci **Serge**, pour ta gentillesse, et pour m'avoir si souvent prêté ton bureau
- Merci **Denis, Claude,** et **Pierre**, pour les moments agréables et les discussions partagées pendant les repas.
- Merci **Jean-Louis**, pour l'organisation de mes déplacements mais surtout pour ta si bonne connaissance de la carte de France
- Merci **Michelle**, pour ton aide avec la photocopieuse et tout le reste..
- Merci **Delphine**, pour ton café chaud le matin et les bruits sur ton clavier qui me tenaient compagnie
- Merci **Ouazna, Dolliane, Laure H, Myriam**, et tous les autres pour les conseils et les rires partagés, et surtout merci d'avoir rendu mes séjours parmi vous si agréables.

Enfin, je tiens à remercier mes parents pour leurs prières qi m'ont toujours accompagnées, et mon mari **Abderrazak** pour son soutien inconditionnel et sa grande patience lors de mes moments de faiblesse.

Et j'aimerai dédier cette thèse à mes petits cœurs d'amour..

*A mes enfants **Noor** (4 ans) et **Taha** (3 mois),*

sans qui ce travail se serait achevé deux années plus tôt !!!

LISTE DES ABREVIATIONS

BDR : Bidimensional regression

EOG : Electro-oculogramme

GPS : Global positioning system

HLH : Hémianopsie latérale homonyme

MVPC : Multivariate pattern classifiers

QMI : Questionnaire upon mental imagery

VVIQ : Vividness of visual imagery questionnaire

TABLE DES MATIERES

Préambule……...……9

Partie 1 : Introduction Générale……..12

Chapitre 1 : L'imagerie mentale visuelle……..13

1. Définitions et rôle……..……13

2. Contexte historique et évolution des idées……...……...14

2.1. De l'antiquité aux temps modernes……..14

2.2. L'imagerie mentale à l'ère de la Psychologie…….….15

2.3. Entre Comportementalistes et Cognitivistes……...…….16

2.4. Le débat « Analogistes » Vs « Propositionnels »……18

3. Relation perception-imagerie mentale……...…….20

3.1. Arguments neuro-anatomiques……...….21

3.2. Arguments neuropsychologiques…….25

3.3. Arguments oculaires……...….30

4. Modèle de Kosslyn…….……...…….31

4.1. Processus mis en jeu dans la perception visuelle…….31

4.2. Processus mis en jeu dans l'imagerie mentale……...…..34

5. Différences individuelles…….……..36

Chapitre 2 : Les mouvements des yeux en imagerie mentale visuelle…….…38

1. Mouvements des yeux et contenu spatial de l'imagerie mentale……..……39

2. Théories explicatives des mouvements des yeux en imagerie mentale……...……..44

2.1. La théorie du Scanpath……....44

2.2. Les mouvements des yeux dans le modèle de Kosslyn……...…46

2.3. Les théories de simulation mentale……...…47

2.4. La théorie des indices spatiaux……48

3. Mouvements des yeux en condition de fixation…….…….49

Chapitre 3 : Les mouvements des yeux dans l'étude des représentations mentales en situation pathologique…….…….51

1. Intérêt de l'analyse individuelle……...…….51

2. Chez les sujets avec HLH……...…..52

3. Chez les sujets avec négligence spatiale unilatérale……...…56

3.1. La négligence perceptive……...…..56

3.2. La négligence représentationnelle……57

4. Représentations mentales et référentiels spatiaux…….…57

Partie 2 : Contribution expérimentale……...……..61

Article 1……62

Article 2……...……..71

Article 3……...…….84

Article 4……..100

Partie 3 : Discussion générale…….…105

Références bibliographiques……...121

PREAMBULE

Essayez de répondre à la question suivante : « Quelle ville est située plus à l'Est de Paris, Lyon ou Grenoble ? ». Pour ce faire, vous allez très probablement imaginer la carte de France, et y situer les deux villes avant de pouvoir juger mentalement les distances et donner une réponse.

Cette capacité à former des images mentales d'objets ou de scènes à partir de sa mémoire, est une activité cognitive très utile qui nous permet de résoudre des problématiques courantes de la vie quotidienne. Par exemple, quand on veut choisir des rideaux pour son salon, le premier réflexe est de se rappeler une image de ce salon qu'on « regarde dans sa tête » avec un « œil interne » afin de vérifier si les rideaux préférés s'intègrent ou non au décor. De la même façon, quand on ne retrouve pas ses clés, une fois devant la porte du bureau et avant de retourner les chercher, on essaie d'abord de se remémorer la scène du petit déjeuner, et de la scanner mentalement à la recherche de l'image des clés laissés dans un endroit inhabituel.

Etant donné son rôle majeur dans plusieurs activités cognitives (rappel de souvenir, élaboration de stratégies dans une tâche spatiale, calcul mental…etc.), l'imagerie mentale, suscite beaucoup d'intérêt dans les courants de recherche contemporains qui essaient d'identifier les substratums anatomiques lui servant de support et les processus physiologiques à la base de son fonctionnement. Dans ce cadre, l'utilisation de modèles pathologiques avec des lésions neurologiques précises s'avère parfois très utile, notamment quand ils affichent des perturbations du phénomène étudié (Négligence représentationnelle). En effet, d'une part, l'étude des déficits présentés par ces patients permet aux chercheurs de mieux comprendre les mécanismes physiologiques dont la perturbation est à l'origine de ces déficits. D'autre part, toute avancée dans la compréhension des processus neuronaux impliqués offre aux cliniciens une meilleure approche de la cause derrière le handicap du patient, et par conséquent ouvre la voie vers une éventuelle thérapie.

Pendant l'imagerie mentale visuelle, nos yeux bougent de la même façon qu'ils le feraient si on était en train de regarder une scène réelle. Ainsi, ces mouvements rapides des yeux qu'on appelle « saccades » vont adopter des directions horizontales ; quand on juge l'éloignement des villes à l'Est de Paris, ou des directions verticales ; quand on apprécie la longueur adéquate des rideaux pour la fenêtre du salon.

Ces mouvements des yeux représentent une signature comportementale visible et donc mesurable, des déplacements attentionnels pendant la visualisation mentale. Ainsi, leur enregistrement pendant des tâches d'imagerie mentale, aiderait à approfondir nos connaissances sur les processus mentaux qui sous-tendent ce phénomène d'imagerie mentale.

Ce travail de thèse se consacre à l'étude des représentations mentales visuelles, à travers le comportement oculomoteur enregistré à l'aide d'un oculomètre, aussi bien chez les sujets sains que dans certains modèles pathologiques comme l'hémianopsie latérale homonyme et la négligence spatiale unilatérale.

PARTIE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

« A Great thought begins by seeing something differently with a shift of the Mind 's Eye »

-Albert Einstein

Chapitre 1

L'IMAGERIE MENTALE VISUELLE

« Thoughts are made of pictures »
John Ciardi (1959)

1. Définition et rôles

L'espace physique est accessible au système cognitif à travers les organes de sens, qui collectent les informations de l'environnement permettant de construire une ou plusieurs représentations ou images mentales de cet espace (Gibson, 1966). L'imagerie mentale est un processus cognitif pouvant être défini comme « la création mentale d'une expérience qui ressemble, au moins dans certains aspects, à l'expérience perceptive d'objets ou d'événements, mais en l'absence de stimulation sensorielle directe » (Finke, 1989). On en distingue différentes modalités selon la nature du stimulus virtuel impliqué, comme l'imagerie mentale visuelle, auditive ou encore olfactive. Dans ce travail de thèse, nous nous limiterons à l'étude de l'imagerie mentale visuelle.

L'imagerie mentale visuelle, souvent rapportée comme étant l'expérience de voir ou de revoir une image dans sa tête avec un œil interne (« Seeing with the mind's eye »), survient fréquemment dans différentes situations de la vie quotidienne. Par exemple, pour se rappeler le nombre de fenêtres dans une maison, il suffit de visualiser une image mentale de la façade et de compter les fenêtres dessus (Johansson et al. 2006). De la même façon, pour décider quel animal (le cheval ou le zèbre) à les oreilles les plus grandes ou quel fruit (fraises ou groseilles) à la couleur plus sombre, il suffit de visualiser une image mentale des animaux ou fruits concernés et comparer leurs formes ou leurs couleurs.

L'imagerie mentale visuelle comporte à la fois, une dimension non spatiale (représentation des couleurs, formes, textures…etc) et une dimension spatiale, permettant à l'individu de se représenter mentalement la localisation des objets les uns par rapport aux autres, ou par rapport à lui-même, et d'identifier leur orientation dans l'espace. Cette représentation spatialisée semble très utile dans certaines tâches de la vie quotidienne comme reproduire un dessin, tracer un plan, ou indiquer le chemin à quelqu'un.

De plus, différentes études ont mis en évidence que la capacité à construire des images mentales jouait un rôle fondamental dans différents processus cognitifs, comme le rappel mnésique des événements (Slotnick et al. 2012), la construction de modèles mentaux (Bower & Morrow 1990), et la résolution de problèmes (Hegarty 2004). Il a également été prouvé que l'imagerie mentale occupe un rôle central dans l'expression clinique de différents troubles mentaux; avec une anomalie des représentations mentales, qui vont être exagérées dans le syndrome du stress post-traumatique, ou distordues dans la schizophrénie et la dépression (Hackmann & Holmes 2004 ; Holmes and Mathews 2010 ; Blackwell et al. 2015) ; et gagne un intérêt croissant dans la prise en charge thérapeutique de ces troubles, notamment en incluant des exercices basés sur l'imagerie mentale dans les thérapies cognitivo-comportementales (Pearson et al. 2013).

Mais la principale fonction de l'imagerie mentale dans les théories cognitives récentes, réside en la simulation internalisée d'événements spécifiques, basés sur des expériences précédentes (Hesslow 2012, Moulton & Kosslyn 2009), ce qui permettrait à l'individu de se déplacer mentalement dans le temps (en arrière et en avant) et dans l'espace, afin de prédire les éventuels résultats possibles d'une situation donnée (Johansson 2013).

2. Contexte historique et évolution des idées

Même si le phénomène d'« imagerie mentale » et sa place dans la pensée humaine, ont suscité l'intérêt des philosophes et penseurs depuis l'antiquité, la recherche scientifique autour de ce thème a longtemps souffert de problématiques à la fois conceptuelles et méthodologiques.

2.1. De l'antiquité aux temps modernes

Sans la discuter directement, Platon évoquait l'imagerie mentale dans son argumentation de la non fiabilité des perceptions et de la mémoire comme source de vraie connaissance. Par exemple, dans le « ***Theaetetus*** », il assimilait la mémoire à une tablette de cire, sur laquelle nos perceptions engravaient des « images », comme des timbres à cire. Aussi dans le « ***Philebus*** », afin d'illustrer le caractère subjectif des perceptions, Platon évoque un artiste interne qui peint des images dans notre âme. Aristote quant à lui, accordait aux images, produites par l'imagination ou « Phantasma », une place centrale dans la production de la pensée humaine : «***L'âme ne pense jamais sans phantasma*** » (pour plus de détails, voir Thomas 2010).

Les avis d'Aristote sur « l'image » dans la pensée humaine ont prédominé les réflexions sur le sujet tout au long de la période médiévale jusqu'à l'arrivée de Descartes au 17ème siècle (MacKisack et al. 2016), qui va faire la distinction entre les « images » formées dans le cerveau - ayant une nature matérielle relative au corps comme les perceptions, et par conséquent, sujettes au doute-, et les « idées » formées dans l'esprit, qui sont immatérielles et donc de valeur supérieure (Descartes 1985). Un siècle plus tard, Kant a remplacé les « idées » comme véhicules de la pensée par les « *concepts* », tout en gardant une place centrale à l'image mentale dans la genèse de ces concepts (Thomas 2010). Cependant, il avait échoué à expliquer la nature et le mécanisme de formation de ces images mentales qui sont restés un grand mystère : **« *Art caché dans les profondeurs de l'âme humaine* »** (Kant 1998).

2.2. L'imagerie mentale à l'ère de la Psychologie

Vers la fin du 19ème siècle, le mariage interdisciplinaire entre la philosophie et les sciences techniques a donné naissance à une discipline nouvelle **«La psychologie»**, qui avait comme principale mission d'associer les techniques expérimentales modernes à la sagesse philosophique ancienne afin d'étudier les questions fondamentales sur la nature humaine, dont l'imagination ou imagerie mentale (Waller et al. 2012). Les pionniers de la psychologie expérimentale Wilhelm Wundt en Allemagne, et William James aux USA ont introduit la possibilité d'étudier les images mentales (encore reconnues comme sources des « idées » dans la philosophie traditionnelle), de façon qualitative et quantitative en se basant sur **« *l'introspection* »** et le rapport subjectif des expériences des individus (James 1890 ; Wundt 1912). Leurs sujets subissaient un entrainement spécifique à l'art de l'introspection consistant à analyser et à relater leurs expériences et le contenu de leur pensée de façon la plus objective possible, quand ils sont confrontés à un stimulus sensoriel donné, dans des conditions expérimentales strictes et très contrôlées (utilisation d'un stimulus identique ; répétition des essais pour un même individu dans les mêmes conditions, inclure un nombre important de participants, rapporter des résultats statistiques…etc.). Leurs travaux ont révélé des similitudes entre la perception visuelle et l'imagerie visuelle, et supportaient l'idée selon laquelle l'imagerie joue un rôle central dans différents processus mentaux comme la mémoire, la résolution de problèmes, l'émotion et la créativité (James 1890 ; Wundt 1912).

Ces résultats ont ensuite été consolidés par la célèbre expérience de C.W Perky (une des étudiantes de Titchener, lui-même élève de Wundt et grand adepte de l'imagerie mentale)

(Perky 2010). En effet, Perky avait réussi à montrer, non pas qu'une image mentale pouvait être confondue avec une perception réelle (chose qui était déjà admise à travers les expériences d'introspection), mais plutôt qu'une perception visuelle pouvait aussi être prise pour une simple image mentale. Dans cette expérience, les sujets devaient imaginer un objet usuel (banane, feuille, tomate…etc) en focalisant le regard sur un écran blanc. Pendant cet effort d'imagerie, et à l'insu des participants, une image de l'objet (imaginé) était projetée sur l'écran avec une intensité lumineuse très progressive jusqu'à devenir bien perceptible. En les interrogeant à la fin de l'expérience, aucun des 24 participants n'avait consciemment perçu l'image projetée de l'objet, mais ils pensaient que c'était le simple fruit de leur imagination. Ce qui menait à la conclusion, qu'il n'y avait pas de différence fondamentale entre la perception visuelle et l'imagerie mentale visuelle (Perky 2010).

Cette expérience a par la suite été largement critiquée dans les travaux de Segal (1972), qui répliquaient l'expérience de Perky avec différentes variantes, montrant que finalement il n'y avait pas de confusion entre une image perçue de faible luminosité et son image mentale mais que la performance perceptive était altérée par l'interférence de l'expérience concomitante d'imagerie mentale (Segal 1972). Ainsi, le fameux « ***Effet Perky*** », ne faisant plus référence à la confusion entre les images perçues et imaginées, mais indiquait plutôt l'interférence fonctionnelle négative causée par la production consciente d'une image mentale sur les performances perceptives visuelles (Craver-Lemley & Reeves 1992).

2.3. Entre « Comportementalistes » et « Cognitivistes »

Le début du 20ème siècle a été marqué par la montée en puissance du courant comportementaliste qui dominait la psychologie expérimentale, notamment en Amérique du Nord. Ce courant qui a transformé la psychologie d'une science étudiant l'esprit en une science étudiant le comportement, réfutait tout ce qui ne pouvait être observable ni objectivement mesurable, et avait remis en doute les précédentes expérimentations sur l'imagerie mentale (Johansson, 2013). Pour les adeptes de ce courant, les méthodes introspectives étaient considérées comme non-scientifiques et leurs résultats n'étaient pas admissibles. Certains comportementalistes radicaux comme J.B. Watson allaient jusqu'à réfuter l'idée même d'expériences sur l'imagerie mentale et recommandait de bannir ces dites expérimentations de toute discussion scientifique (Watson, 1913).

Ainsi, durant l'ère comportementaliste, l'imagerie mentale était quasi-absente dans la recherche en psychologie expérimentale, jusqu'aux années soixante, avec l'émergence de la « ***Psychologie Cognitive*** » qui a écarté les comportementalistes de leur position dominante et recentré l'attention des chercheurs sur l'étude de « l'esprit (the Mind) » comme étant le microprocesseur du cerveau (Miller, 2003). Grace à l'utilisation de techniques expérimentales modernes, ne se basant pas sur des méthodes subjectives ou introspectives, les premières expériences en psychologie cognitive ont remis sous les projecteurs, l'imagerie mentale comme l'un des phénomènes cognitifs dont dépend la pensée humaine, et l'ont restaurée comme un sujet principal d'étude en psychologie expérimentale (Paivio 1971 ; Hebb 1968 ; Shepard & Chipman 1970).

Ensuite, la multiplication des expériences sur le sujet dans les années 80 et 90 ont nourri les théories cognitives naissantes soutenant un mode de fonctionnement computationnel du cerveau, et ont allumé les premières étincelles du célèbre débat sur l'imagerie mentale entre le courant « Analogiste » ou « Imagiste » (Kosslyn et al. 2006) et le courant « Propositionnel » (Pylyshyn 2002).

2.4. Le débat « Analogistes » Vs « Propositionnels »

Le débat « Analogiste-Propositionnel » encore connu sous le nom de « ***The Mental Imagery Debate*** » a dévié l'attention des spécialistes de l'imagerie mentale de l'étude de son rôle fonctionnel dans la cognition humaine, pour se focaliser sur la nature et le format des représentations mentales. La principale question soulevée par ce débat consistait à préciser si les représentations mentales visuelles avaient une forme « d'image dépictive » -partageant certaines propriétés des images réelles comme les formes, les couleurs et les relations spatiales- (Kosslyn et al. 2006), ou étaient de nature purement propositionnelle (amodale) comme le langage, sans caractéristiques imagées ou dépictives (Pylyshyn 2002).

La théorie analogique s'était initialement appuyée sur les premières expériences en psychologie cognitive, basées sur la mesure des temps de réaction pendant des tâches d'exploration mentale ou de rotation mentale. L'une des plus célèbres expériences est celle conduite par Kosslyn et al. (1978) **(Cf. Figure 1)**, où les participants devaient mémoriser une carte avec 7 sites clés. Ensuite, en visualisant mentalement la carte mémorisée, les sujets devaient déplacer leur attention rapidement d'un site à l'autre sur la carte. Finalement, le temps nécessaire pour déplacer mentalement son attention d'un site à l'autre, était proportionnel à la distance réelle entre les sites explorés sur la carte.

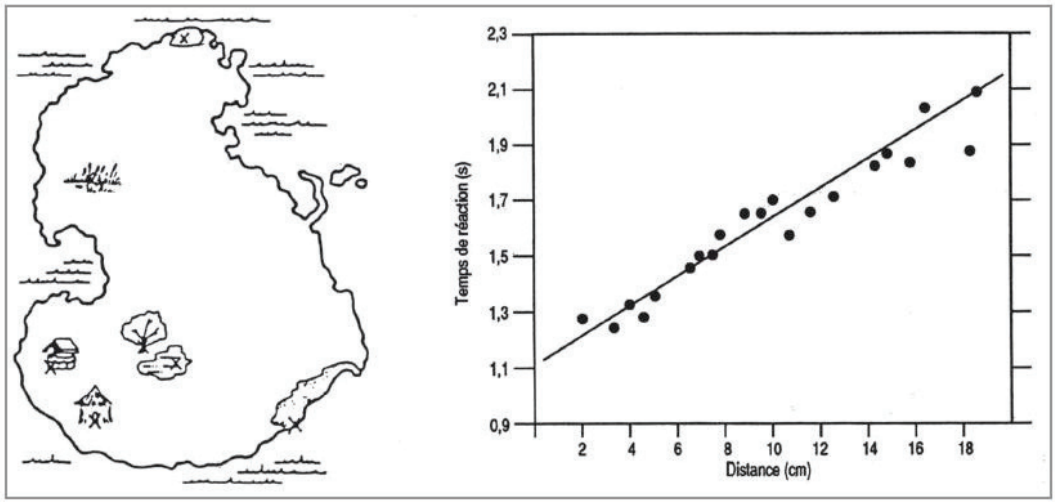


Figure1. *A gauche* : la carte utilisée par Kosslyn et al. (1978). Les sujets devaient mémoriser la carte et ensuite l'explorer mentalement en se déplaçant d'un point à un autre. *A droite* : corrélation entre les distances entre les sites clés sur la carte et les temps de réaction que les sujets mettent à déplacer leur attention d'un point clé à un autre. **(Tiré de Gallina 2011)**

D'autres expériences clés basées sur la mesure du temps de réaction, avaient montré que le temps nécessaire pour faire une rotation mentale d'un objet visualisé augmentait avec l'angle ou le degré de rotation exigé (Shepard & Metzler 1971 ; Cooper & Shepard, 1973). Ces résultats et d'autres encore étaient interprétés comme une preuve solide que les représentations mentales visuelles avaient un format analogique dépictif, avec ses caractéristiques spatiales inhérentes.

Cependant, cette interprétation a été fortement critiquée par le courant propositionnel qui attribuait les résultats suscités aux « connaissances tacites (Tacit Knowledge) » et non pas à la nature « imagée » des représentations mentales (Pylyshyn 1981). Selon la théorie propositionnelle, on dispose tous de connaissances tacites ou implicites (expérience, savoir-faire, compétences…etc.) qui nous guident vers un certain comportement dans une situation donnée. Dans ce contexte, Pylyshyn avait soutenu que lors d'une expérience d'imagerie mentale, les sujets simulent un comportement de visualisation mentale en se basant sur leurs connaissances tacites, issues des expériences visuelles perceptives (Pylyshyn 2002, 2003). Donc les résultats issus des expériences d'exploration mentale sont de nature épi-phénoménale et ne doivent en aucun cas être interprétés comme liés à une exploration mentale (mental-scanning), qui n'est pas réelle, mais seulement simulée par les participants.

Ce principe de connaissances tacites pouvait s'appliquer pour offrir une explication alternative, et donc une critique d'interprétation, à toute expérience en psychologie cognitive dont les résultats étaient en faveur de la théorie imagiste, jusqu'à l'arrivée de l'imagerie fonctionnelle et son utilisation dans l'exploration des mécanismes d'imagerie mentale, dans le domaine des neurosciences (Johansson 2013). Ces nouvelles techniques de neuro-imagerie ont finalement permis de grandes avancées dans la compréhension des bases anatomiques et processus neuronaux soutenant le phénomène d'imagerie mentale, sans forcément définitivement clore le fameux débat sur sa nature picturale ou non.

3. Relation perception visuelle - imagerie mentale visuelle

Depuis bien longtemps, la ressemblance ressentie entre l'expérience perceptive d'un objet et l'expérience de sa visualisation mentale, suggérait une relation étroite entre les deux phénomènes. La reconnaissance de cette relation intime entre perception et imagerie, se déclinait dans la définition même que les chercheurs contemporains ont essayé de donner au concept « Imagerie mentale » en utilisant toujours le terme « perception » dans leurs définitions (Waller et al. 2012). A titre d'exemple, pour Wraga et Kosslyn (2003) une image mentale est « ***une représentation interne qui reproduit l'expérience perceptive en l'absence du stimulus sensoriel approprié*** ». De même, Ishai et Sagi (1995) ont défini l'imagerie visuelle comme « ***l'invention ou la re-création d'une expérience perceptive en l'absence d'afférences rétiniennes*** ».

Comme nous l'avons déjà signalé, les toutes premières études en Psychologie expérimentale allaient jusqu'à affirmer une relation d'interchangeabilité ou de superposablilité entre les deux processus mentaux, en soutenant qu'une information sensorielle faible ou subliminale pouvait être confondue avec une image mentale (Perky, 1901). Les études ayant répliqué l'expérience princeps de Perky, ont souligné de façon encore plus diversifiée l'existence d'interférences facilitatrices (Ishai & Sagi, 1995) ou inhibitrices (Segal, 1972) entre la perception et l'imagerie visuelle selon la nature de la tâche, suggérant que ces deux processus mentaux partageaient les mêmes structures neuronales (Waller et al. 2012).

Finke (1986) avait soutenu que si l'on supposait que l'imagerie visuelle était supportée par les mêmes processus de traitement de l'information, impliqués dans la perception visuelle, on devait vérifier que ces processus étaient partagés dans chacun des différents niveaux de leur organisation hiérarchique jusqu'aux niveaux les plus primaires. En effet, nous disposons aujourd'hui d'un corps solide de recherche et de nombreuses preuves empiriques attestant du fait que la perception et l'imagerie mentale semblent partager une architecture neuronale semblable, quoi que non exactement superposable.

3.1. Arguments neuro-anatomiques

La recherche visant à identifier les structures neurologiques impliquées dans l'imagerie mentale a largement bénéficié des premières avancées en matière de compréhension des particularités du cortex visuel primaire (V1). Une des découvertes majeures dans ce domaine, a été apportée par l'étude de Tootell et al. (1982), qui a démontré que l'aire V1 chez les primates avait une organisation topographique qui reflète celle de la rétine. Des singes entrainés à fixer un stimulus visuel, recevaient par injection, du sucre radioactif absorbé par les cellules nerveuses. La quantité de sucre absorbé par les neurones était proportionnelle à leur degré d'activité. Après sacrifice des singes et examen de leur cortex, on a découvert que V1 avait absorbé une grande quantité de sucre quand le stimulus visuel était fixé (observé) par le singe, et que la structure géométrique du stimulus était physiquement imprimée dans ce cortex (Tootell et al. 1982). Cette étude avait ainsi confirmé que le cortex visuel primaire avait une organisation « rétinotopique », et qu'à chaque point de V1 correspondait un point de l'espace extérieur perçu.

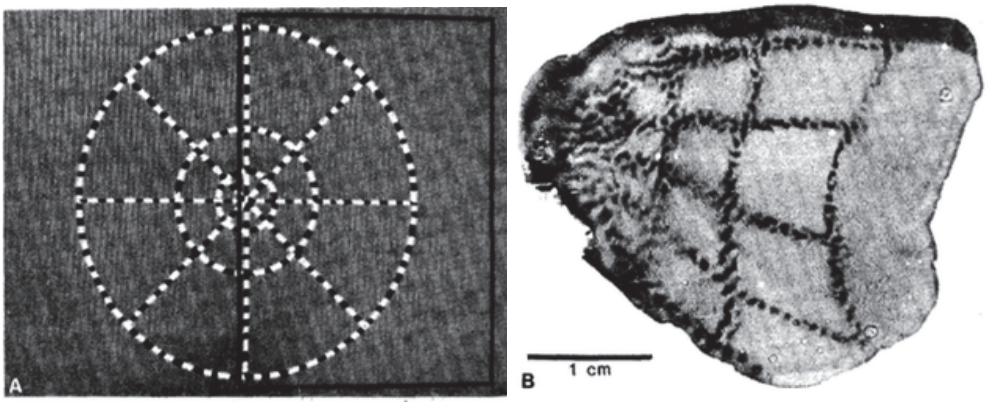


Figure 2. (A) un des stimuli visuels utilisés dans l'expérience de Tootell et al. (1982). (B) Cortex occipital de primate montrant le schéma d'activation cérébrale produit par le stimulus (A), et qui est révélé par l'absorption du sucre radioactif (2-desoxy-D-Glucose marqué au Carbone 14) **(Tiré de Tootell et al. 1982)**

Quelques années plus tard, Fox et al. (1986) ont utilisé la tomographie par émission de positrons (PET) pour démontrer que l'aire V1 avait aussi une organisation topographique chez les humains, et conservait la structure géométrique de la rétine. A partir de là, plusieurs chercheurs ont essayé de tester si les aires visuelles primaires étaient directement activées lors des tâches d'imagerie mentale, si cette activation avait aussi des caractéristiques topographiques ou spatiales, et à quel point ces patrons d'activation étaient semblables à ceux observés dans les tâches visuelles perceptives. Autrement dit, dans une approche où l'imagerie mentale est considérée comme une « perception à sens inverse», quel rôle jouait le cortex visuel primaire dans l'affichage des détails visuels du contenu des représentations mentales ?

Les premières études (entre 1993 et 2010) avaient apporté des résultats contradictoires sur l'activation de V1 pendant l'imagerie mentale, avec la quasi-absence de toute activation au-dessus du seuil critique pour certaines (D'Esposito et al. 1997 ; Knauff et al. 2000 ; Daselaar et al. 2010), et la présence d'une activité significative dans d'autres (Le Bihan et al. 1993 ; Sabbah et al. 1995 ; Ganis et al 2004 ; Slotnick et al. 2005). Ces discordances ont été essentiellement interprétées par la différence des procédés expérimentaux (Kosslyn & Thompson 2003), et par les différences individuelles en matière de vivacité des images mentales (Cui et al. 2007 ; Pearson et al. 2015). Par ailleurs, cette activation controversée de V1 pendant l'imagerie mentale, n'est pas forcément synonyme de l'implication fonctionnelle obligatoire des aires visuelles primaires dans le processus d'imagerie à l'instar de la perception visuelle, comme le montrent les études des cas de lésions cérébrales (Voir chapitre suivant 3.2)

Si l'activation du cortex visuel primaire pendant l'imagerie mentale reste controversée, les preuves d'activation des aires visuelles supérieures (cortex occipital extrastrié, cortex temporal inférieur et cortex pariétal postérieur ; (**Cf. Figure 3**) sont quant à elles, moins contestées (Pearson et al. 2015), puisque plusieurs études émanant d'équipes différentes ont montré des niveaux d'activité semblables, quoi que non complètement superposables, de ces aires pendant la perception et pendant l'imagerie mentale (Ishai et al. 2000 ; O'Craven et al. 2000 ; Ganis et al. 2004 ; Stokes et al. 2009 ; Reddy et al. 2010).

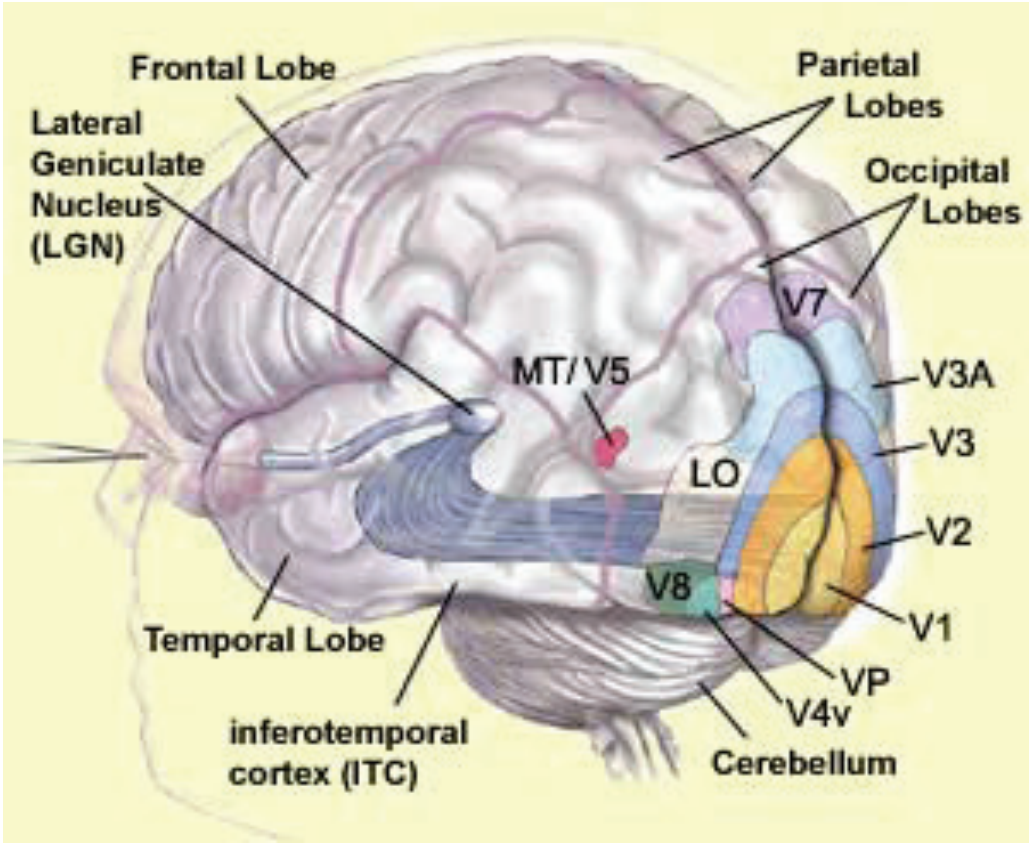


Figure 3. Différentes zones cérébrales incriminées dans la perception visuelle **(Tiré de Barrett et al. 2010)**

Au-delà de la simple détection d'activation des aires corticales, des études plus récentes sont allées plus loin en utilisant une technique d'analyse d'image et de décodage photographique en IRM fonctionnelle ; ***La MVPCs « Multivariate pattern classifiers »*** se basant sur l'analyse des patterns d'activation au niveau du cortex visuel primaire durant la perception de stimuli visuels (Pearson et al. 2015). Ces mêmes patterns sont ensuite utilisés pour identifier les mêmes stimuli lors de leur évocation mentale visuelle, prouvant ainsi une similarité des schémas d'activation de V1 en perception et en imagerie mentale d'un même stimulus, même si le degré d'activation reste plus faible en cas d'imagerie (Albers et al. 2013 ; Cichy et al. 2012 ; Lee et al. 2012). Cette similitude des schémas d'activation entre perception et imagerie a également été retrouvée et de façon encore plus nette et plus robuste au niveau des aires visuelles supérieures ou associatives (Stokes et al. 2009 ; Reddy et al. 2010 ; Johnson & Johnson 2014), soulignant ainsi avec les études d'activation suscitées que les processus neuronaux de la perception visuelle et de l'imagerie mentale deviennent de plus en plus similaires en escaladant les niveaux d'analyse hiérarchiques (Pearson et al. 2015).

Dans une étude récente utilisant cette technique de « MVPC », les chercheurs ont pu décoder le contenu de l'imagerie mentale, sur une tâche d'orientation spatiale, en appliquant un logarithme de décodage de voxels au niveau des aires visuelles primaires (Naselaris et al. 2015). Ce logarithme a été défini sur la base de l'orientation spatiale des lignes au niveau des aires visuelles, qui se fait de façon topographiquement dépictive, et ne peut fonctionner pour détecter la bonne orientation du stimuli imaginé à travers l'analyse des signaux corticaux pendant la tâche d'imagerie que si celle-ci se fait de la même façon dépictive que pendant la perception (Naselaris et al. 2015). Ces résultats ont été interprétés par les « imagistes » comme la preuve incontestable confirmant l'hypothèse que les caractéristiques visuelles primaires d'un stimulus (position, orientation, forme) sont explicitement représentées au niveau des aires visuelles primaires, pendant l'imagerie mentale, les amenant à considérer le fameux débat autour de la nature des représentations mentales, clos en leur faveur (Person et al. 2015).

3.2. Arguments neuropsychologiques :

D'autres arguments sur l'identification des substratums anatomiques impliqués dans l'imagerie mentale visuelle sont issus des études neuropsychologiques chez des patients souffrant de lésions cérébrales. Malgré leurs différences méthodologiques, ces études de cas, ont mis en évidence la possibilité de toutes les dissociations imaginables entre les performances en perception visuelle et en imagerie mentale. Sans prétendre être exhaustif (pour revue détaillée, voir Farah 1988, et Bartolomeo 2002), nous regroupons ci-dessous certaines des études les plus rapportées dans ce domaine, en fonction des structures anatomiques impliquées.

3.2.1. Cortex occipital (notamment aires visuelles primaires)

Farah et al. (1992), avaient comparé la taille maximale d'objets imaginés avant et après lobectomie occipitale unilatérale chez une patiente qui souffrait d'épilepsie. Ils avaient rapporté qu'en post-opératoire, et en plus de la réduction du champ visuel perceptif de la patiente (hémianopsie latérale homonyme : HLH), la taille des objets imaginés était aussi réduite dans l'axe horizontal. Ce cas et d'autres cas de cécité corticale qui présentaient un déficit concomitant de leurs capacités d'imagerie mentale (Farah, 1988), étaient en faveur d'une implication fonctionnelle du cortex visuel primaire dans la génération et/ou l'exploration d'images mentales.

Cependant, les cas de patients présentant une dissociation des troubles avec altération de la perception visuelle (cécité corticale, suite à une lésion bilatérale du lobe occipital), mais conservation des capacités d'imagerie mentale ne sont pas rares dans la littérature (Chatterjee & Southwood 1995 ; Goldenberg & Nowak 1995 ; Bridge et al. 2012), soulignant au contraire que les aires visuelles primaires ne sont pas nécessaires à la production d'images mentales visuelles.

Par ailleurs, Butter et al (1997) avaient conduit une expérience chez 8 cas souffrant d'hémianopsie latérale homonyme **(Cf. Figure 4)**, et qui consistait à présenter un ensemble de points agencés de façon arbitraire pour une courte durée. Ensuite, les points disparaissaient et étaient remplacés par une flèche, dont les participants devaient juger si la direction pointait vers une zone occupée par l'un des points projetés antérieurement. Les résultats avaient montré que les patients avaient plus de mal à imaginer les points situés dans leur champ visuel

aveugle par rapport à leur champ visuel sain (Butter et al. 1997), ce qui était encore une fois interprété en faveur de l'utilité fonctionnelle de V1 dans cette tâche d'imagerie mentale.

La principale critique émise contre cette étude était que 3 des participants n'avaient pas eu d'imagerie cérébrale, et donc le degré d'extension de leurs lésions cérébrales n'était pas connu (Bartolomeo, 2002). De plus, cette même expérience a été répliquée par Dulin et al. (2011) chez 12 patients avec HLH (6 droites et 6 gauches), sans objectiver de différence de jugement de la direction de la flèche selon qu'elle pointait vers leur champ sain ou aveugle (Dulin et al. 2011).

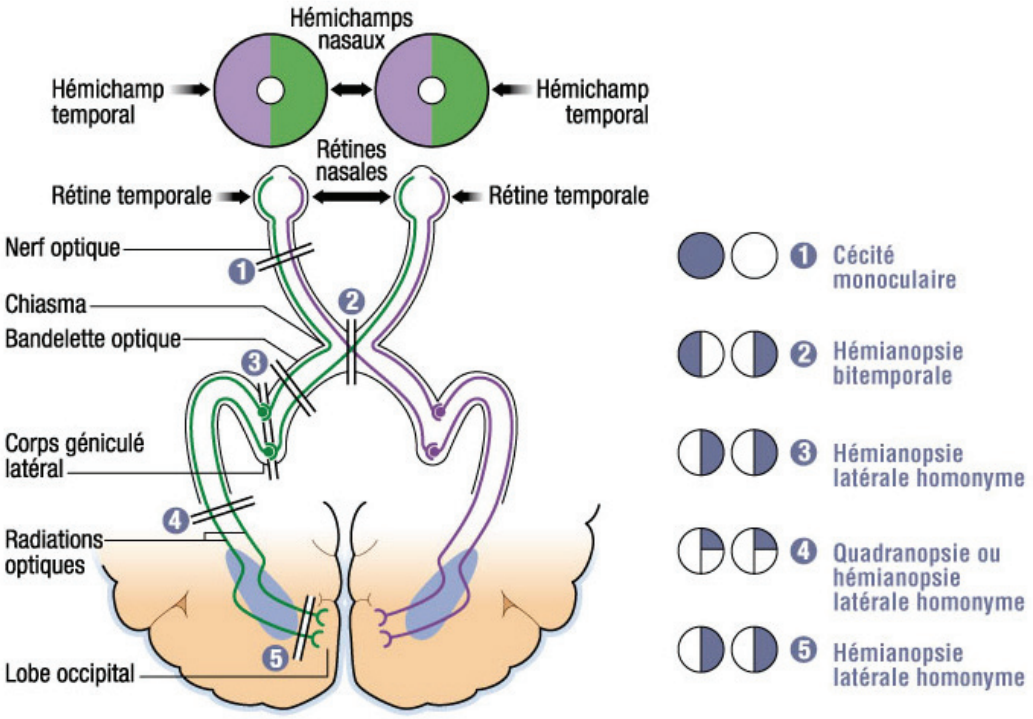


Figure 4. Limitations du champs visuel, correspondant à l'atteinte de différentes zones sur les voies optiques. (5) correspond à une lésion unilatérale du cortex occipital à l'origine d'une HLH (Tiré de Farge & Deranlot 2012)

Cette discordance des données pathologiques rejoint les données controversées sur l'activation des aires visuelles primaires lors des tâches d'imagerie mentale, et pourrait être expliquée, entre autres, par les différences individuelles ou de stratégies quant à la mise en jeu des mécanismes d'imagerie mentale.

Dans notre Article (2), nous explorons les capacités d'imagerie mentale spatiale, chez les individus présentant des lésions unilatérales du lobe occipital, en utilisant un nouveau procédé expérimental (mouvements des yeux), afin de rechercher les points communs et les différences individuelles dans les stratégies d'exploration mentale dans cette population de patients HLH.

3.2.2. Lobe temporal

L'altération des capacités d'imagerie mentale (notamment pour la forme et les couleurs) décrite chez des patients présentant des lésions spécifiques du lobe temporal, notamment dans sa partie mésiale (Riddoch 1990 ; Manning 2000), suggère l'importance de cette zone dans l'identification des propriétés de l'objet visualisé mentalement, comme c'est le cas dans la perception visuelle (voie visuelle ventrale de Goodale & Milner 1992).

Cependant, l'existence de doubles dissociations avec à la fois altération des capacités d'imagerie mentale et préservation des capacités perceptives de reconnaissance de l'objet (Goldenberg 1992 ; Sirigu & Duhamel 2001 ; Moro et al. 2008), mais aussi la préservation d'une imagerie mentale de bonne qualité coexistant avec un déficit perceptif important (anosognosie, alexie, prosopagnosie) (Bartolomeo et al. 1998 ; Jankowiak et al. 1992), souligne le fait que malgré la similarité des processus impliqués dans l'imagerie et la perception au niveau des aires supérieures ou associatives (ici temporales inférieures), il n'est pas question d'une superposition parfaite des structures anatomiques impliquées dans l'un et l'autre de ces deux processus (Bartolomeo 2000).

3.2.3. Lobe pariétal

Dans leur observation princeps, Bisiach & Luzzatti (1978) avaient rapporté le cas de deux patients souffrant de négligence spatiale unilatérale gauche, qui avaient du mal à décrire de mémoire la partie gauche d'un endroit familier (La Place du Dôme à Milan). Pour s'assurer qu'il ne s'agissait pas d'omissions en rapport avec un trouble mnésique ou une méconnaissance de cette partie de la place, ils ont demandé aux patients de décrire la même place en se plaçant à l'autre bout géographique (rotation mentale de 180°), et là encore les patients ont eu du mal à décrire avec détail la (nouvelle) partie gauche de la place qui était bien décrite du premier point de vue (Bisiach & Luzzatti 1978). Ce déficit d'imagerie mentale touchant la moitié gauche de l'espace imaginé était baptisé « négligence représentationnelle ». Sa présence concomitante avec la négligence perceptive était interprétée comme preuve que la perception et l'imagerie partageaient les mêmes processus neurologiques (Pearson et al. 2015) impliqués dans l'attention et les relations spatiales à savoir les réseaux fronto-pariétaux et la voie visuelle dorsale (Ungerleider & Mishkin 1982), respectivement.

D'autres études ultérieures avaient confirmé ce constat, notamment celle conduite par Rode et al (1995), rapportant 8 cas de patients avec négligence spatiale qui omettaient de décrire de mémoire la partie gauche de la carte de France, quel que soit le point de vue sur la carte. Dans une publication ultérieure, Rode et al. (2004), met en évidence chez un patient atteint d'une lésion cérébrale droite, que les données géographiques en rapport avec la moitié gauche de la carte de France n'étaient négligées qu'une fois spatialisées alors que l'individu était capable d'évoquer des villes de l'ensemble du territoire Français s'il n'utilisait pas l'imagerie mentale pour les rappeler de la mémoire à long terme.

Cependant, des cas isolés de dissociation entre négligence perceptive et représentationnelle décrits ultérieurement ont semé le doute quant au partage strict de processus neuronaux communs en matière de traitement spatial de l'information visuelle entre la perception et l'imagerie. Il est à noter que la négligence visuelle non accompagnée de négligence représentationnelle était plus fréquente (Bartolomeo et al. 1994), mais que des cas de négligence représentationnelle sans négligence perceptive étaient aussi rapportés (Beschin et al. 1997 ; Coslett 1997 ; Guariglia et al. 1993).



Figure 5. Illustration témoignant de la négligence de l'hémi-espace gauche décrite par Bisiach & Luzzatti (1978), lors de la description de mémoire de la place du Dôme de Milan **(Tiré de Bartolomeo et al. 2012)**.

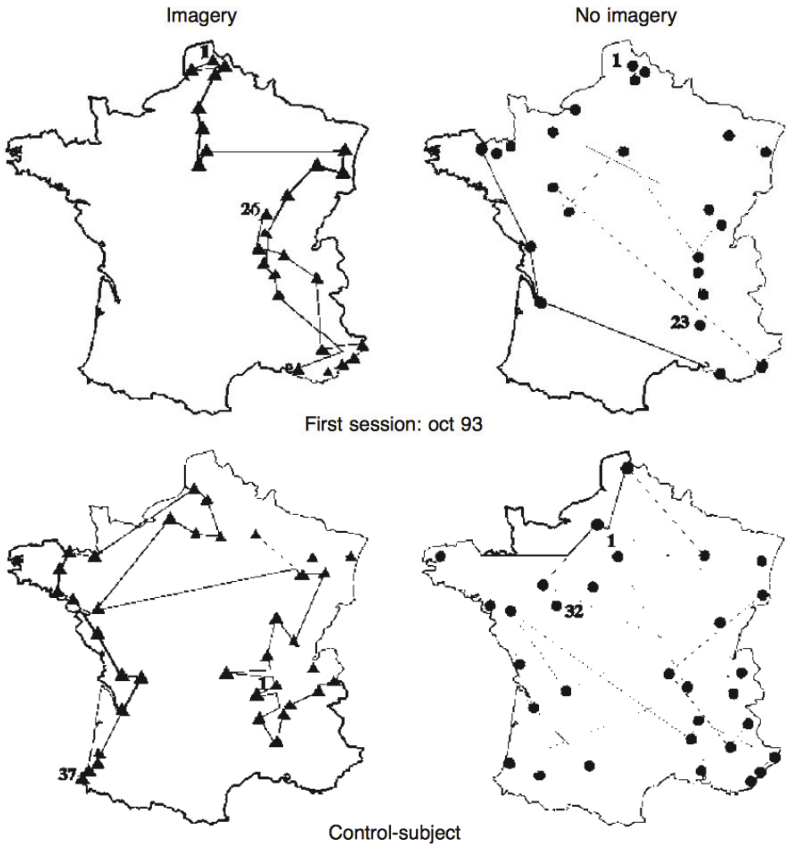


Figure 6. Évocation des villes de France lors d'une tâche d'imagerie mentale de la carte (à gauche) et une tâche sans imagerie mentale (à droite) d'un sujet atteint de négligence spatiale (en haut) et d'un contrôle sain (en bas) **(Tiré de Rode et al. 2004)**.

3.3. Arguments oculaires

Laeng & Sulutvedt (2014), ont montré que le diamètre pupillaire des sujets s'adaptait au degré de luminosité d'une scène mentalement visualisée (journée ensoleillée, chambre sombre…etc.). Ces ajustements pupillaires, complètement involontaires lors de la perception visuelle, répondent donc à la lumière imaginaire, ce qui constitue une preuve supplémentaire que l'imagerie mentale active les mêmes processus physiologiques primaires que la perception visuelle. Cet argument est avancé par les adeptes de la théorie imagiste, à côté des autres preuves issues des études de neuro-imagerie, comme suffisamment solide pour clore le débat en faveur de la nature imagée des représentations mentales (Pearson & Kosslyn, 2015).

D'autre part, Brandt & Starck (1997) étaient les premiers à démontrer que pendant l'exploration d'une image mentalement visualisée, les yeux décrivaient un schéma de mouvement (Scanpath) très similaire à celui réalisé lors de l'exploration visuelle perceptive du même stimulus visuel. D'autres études ont ensuite confirmé que les mouvements spontanés des yeux pendant l'imagerie mentale n'étaient pas arbitraires mais reflétaient le contenu spatial du stimulus imaginé, de façon très similaire à l'exploration visuelle d'une scène perçue (Brandt & Stark 1997 ; Laeng & Teodorescu 2002 ; Johansson et al. 2006).

A partir de notre revue de la littérature publiée dans notre article (4), notre travail de thèse va se focaliser sur l'étude des mouvements des yeux comme moyen d'exploration de la dynamique et des modalités de genèse et d'exploration des représentations mentales aussi bien dans les conditions physiologiques que pathologiques.

4. Modèle de Kosslyn de l'imagerie mentale

La théorie de l'imagerie mentale visuelle selon Kosslyn, représente le modèle type qui suggère une quasi-superposition entre l'imagerie mentale et la perception visuelle, où les représentations mentales ont une forme imagée ; dépictive (Bartolomeo 2002). Ce modèle est basé sur la présomption que l'imagerie mentale visuelle partage les mêmes processus neuronaux que la perception visuelle mais où les informations empruntent une voie de retour « Backwards » (Farah, 2000). En effet, le point clé du modèle de Kosslyn réside dans le fait que la perception et l'imagerie visuelles partageraient le même écran ; ***« Tampon visuel/ Visual Buffer »***, pour afficher les informations visuelles, soit transmises par la rétine et empruntant une voie ascendante (bottom-up), soit générées de façon interne (représentations visuelles) et transmises par voie descendante (top-down) provenant des structures neuroanatomiques de la mémoire (Cf. Figure 3). Sur le plan anatomique, ce tampon visuel correspondrait au cortex visuel primaire (V1) (Kosslyn 1994 ; Kosslyn et al. 1995, 1999), situé au niveau du lobe occipital et qui se caractérise par une organisation rétinotopique (Tootell et al. 1982).

Ce modèle peut ainsi expliquer les processus neuronaux mis en jeu à la fois dans la perception visuelle et dans l'imagerie mentale visuelle.

4.1. Processus mis en jeu dans la perception visuelle (Kosslyn, 2006):

Etant donné que le tampon visuel reçoit plus d'informations que le système perceptif puisse traiter en détail, une fenêtre attentionnelle « Attention Window » va se déplacer pour sélectionner les zones d'intérêt qui vont subir une analyse plus poussée (Cave & Kosslyn 1989 ; Posner & Peterson 1990). A partir de là, l'information emprunte deux voies différentes pour un traitement plus spécifique ; une voie ventrale, vers le lobe temporal inférieur qui traite les informations relatives à la forme et à la couleur de l'objet (***« Object Properties Processing sub-System»***) et une voie dorsale, vers le lobe pariétal postérieur qui traite les informations relatives à la position et l'orientation spatiale de l'objet ***(« Spatial Properties Processing sub-System »***) (Goodale & Milner 1992 ; Haxby et al. 1991 ; Ungerleider & Mishkin 1982 ; Kosslyn et al. 1998, **(Cf. Figure 7 et 8)**). Ce système d'analyse des propriétés spatiales se caractérise par une organisation spatio-topique lui permettant de générer une carte de localisation des différents objets dans l'espace perçu (Sereno et al. 2001). Cette carte spatio-topique est importante car dès que les yeux bougent, une nouvelle représentation est affichée sur le tampon visuel selon les nouvelles coordonnées rétinotopiques. La carte spatio-

topique conserve un indice de localisation des représentations successivement projetées sur le tampon visuel les unes par rapport aux autres (référentiel allocentré) et/ou par rapport au corps (référentiel égocentré): on sait où un objet (qui n'est plus vu) est situé dans l'espace, ce qui nous permet d'y retourner pour un second regard (c'est le phénomène de remise à jour spatiale trans-saccadique ou « remapping » expliqué dans Pisella & Mattingley 2004). Les informations traitées par les deux sous-systèmes, sont ensuite comparées avec les représentations stockées en mémoire associative ***(« Associative Memories »***) permettant ainsi une identification de l'objet.

Quand l'objet n'est pas clairement identifié, il y a mise en jeu d'un travail actif de comparaison entre les principales caractéristiques de l'objet perçu et les informations antérieurement mémorisées grâce à un sous-système d'échange d'information ***(« Information Shunting »***) (Gregory 1970), afin de confirmer ou infirmer les hypothèses formulées à propos de l'objet perçu. Ce travail de reconnaissance peut nécessiter un déplacement de l'attention ***(« Attention Shift »***) entre les différentes parties d'intérêt ou caractéristiques clés de l'objet à identifier. Ce déplacement attentionnel implique un système complexe mettant en jeu des structures comme le lobule pariétal supérieur (SPL : Superior parietal lobule), les champs visuels frontaux (FEF : Frontal eye fields), le colliculus supérieur, le thalamus, le cortex cingulaire antérieur (Corbetta et al 1993, Posner & Peterson 1990, Peterson & Posner 2012). Ce système peut déplacer la fenêtre attentionnelle de façon discrète « Covert attention », mais peut aussi entrainer un déplacement manifeste « Overt attention » des yeux, voire de la tête à la recherche d'une nouvelle information à scruter.

En conclusion, le processus perceptif peut être complètement passif pour un objet familier observé d'un angle de vue habituel. L'objet vu peut ainsi être identifié (quand il correspond à une ancienne représentation stockée en mémoire associative à long terme) par un mécanisme principalement ascendant « bottom-up ». Par contre, si l'objet n'est pas reconnu à première vue, un processus d'identification active descendant « top-down » est mis en jeu à la recherche d'autres indices d'identification. Après chaque déplacement de l'attention, un nouveau détail est encodé sur le tampon visuel et un nouveau cycle d'analyse et de comparaison est enclenché jusqu'à identification de l'objet. Ce modèle est utilisé en bottom-up et top-down aussi lorsque l'on cherche un objet dans l'environnement parmi des distracteurs et qu'il faut donc sélectionner l'information visuelle pertinente (processus d'attention sélective).

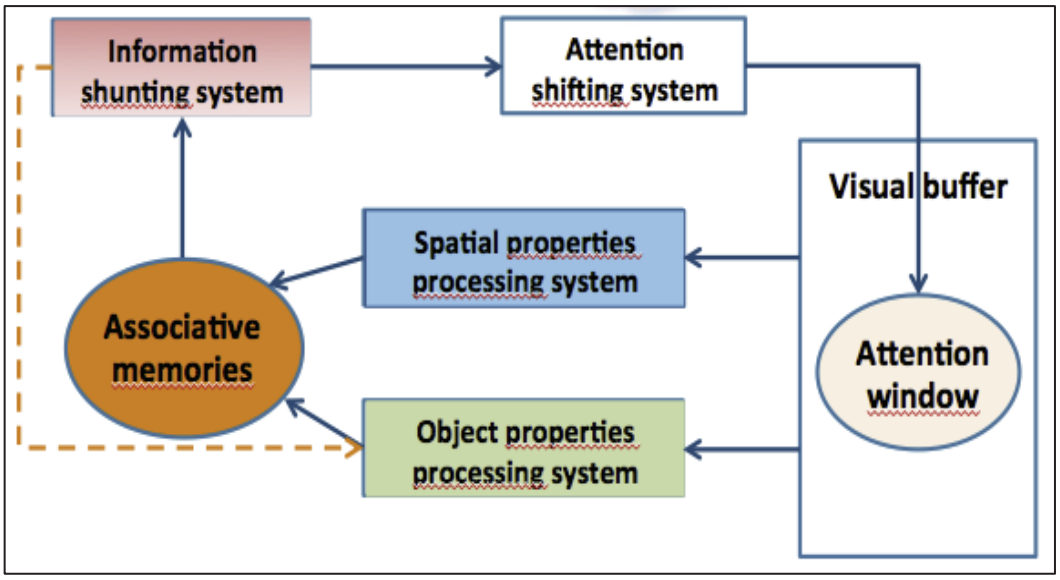


Figure 7. Les processus impliqués dans la perception et l'imagerie visuelles selon le modèle de Kosslyn (Figure adaptée **de Kosslyn 2006**).

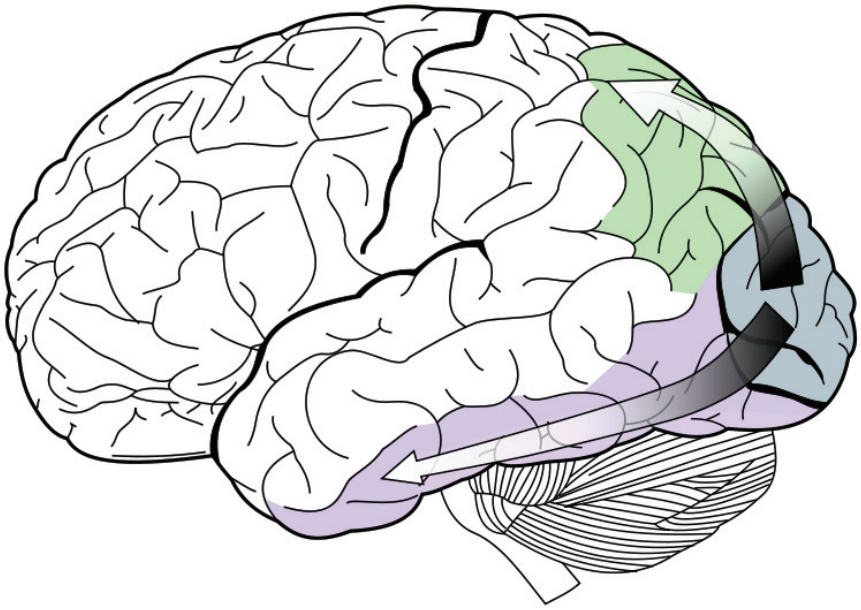


Figure 8. Schéma illustrant les voies visuelles dorsale et ventrale. Image de **Wikipédia Commons**.

4.2. Processus mis en jeu dans l'imagerie mentale (Kosslyn, 2006):

Le processus d'imagerie mentale visuelle commence par la génération de l'image mentale ***(« Image Generation »***), qui consiste en l'utilisation des informations antérieurement mémorisées en forme abstraite pour créer une représentation topographique plus explicite et donc plus accessible. Cette information récupérée dans la mémoire associative va être soumise à une analyse au niveau du sous-système de traitement spatial pour créer une carte spatiale de l'objet, et aussi (en cas de besoin) au niveau du sous-système de traitement des propriétés de l'objet afin de reconstruire la forme de l'objet de façon dépictive sur le tampon visuel. Il est à noter que selon la tâche à réaliser, la génération d'une carte spatiale de l'objet, peut être suffisante pour rendre explicite les propriétés spatiales sans avoir recours à une représentation dépictive sur le tampon visuel (Kosslyn 2006). Ce dernier reste plus utile pour représenter la forme précise et les caractéristiques non spatiales de l'objet mentalement visualisé. En ligne avec cette différence entre les images mentales spatiales et non spatiales, Levine et al. (1985) avaient montré que la lésion du lobe temporal inférieur (substrat du sous-système de traitement des propriétés de l'objet ; voie visuelle ventrale) était responsable d'une altération de la capacité de visualisation des objets, mais pas de celle de donner des directions dans l'espace, alors que la lésion du lobe pariétal postérieur (substrat du système de traitement spatial ; voie visuelle dorsale) avait l'effet inverse.

Une fois l'image mentale produite, elle est ensuite scannée ou explorée en déplaçant la fenêtre attentionnelle vers les différentes zones d'intérêt ; Par exemple, pour répondre à la question « combien de fenêtres y a-t-il dans la maison de vos parents? », on visualise la façade de la maison et on déplace son attention dessus pour compter les fenêtres. C'est le processus d'inspection de l'image mentale ***(« Image Inspection »***), qui ressemble dans son déroulement à l'exploration active d'une image perçue sur le tampon visuel en mode Top-down. Cette inspection d'image mentale implique les deux sous-systèmes de traitement de l'information, pour extraire les caractéristiques spatiales et/ou non spatiales de l'objet visualisé selon la nature de la tâche à exécuter.

Aussitôt visualisées, les images mentales vont rapidement devenir floues et disparaître du tampon visuel. En effet, le cortex visuel primaire où de nouvelles représentations (issues de la vision) se forment à chaque mouvement des yeux, n'est pas fait pour retenir les représentations visuelles pour une longue durée. Ainsi, pour retenir ces images mentales plus longtemps, il va falloir réactiver en permanence les connections entre la mémoire associative

et le tampon visuel à travers le système de traitement des propriétés de l'objet ; C'est le processus de maintien de l'image mentale (***« Image maintenance »***).

Enfin, une transformation de l'objet visualisé est aussi possible, en anticipant sa nouvelle forme s'il était manipulé d'une certaine façon (***« Image transformation »***). Ceci se produit par la modification volontaire de la carte spatiale de l'objet (Object map), et par la modulation de la fonction de représentation de la forme de l'objet par le sous-système de traitement des propriétés de l'objet sur le tampon visuel. C'est le principe de base des tâches de rotation mentale.

Le modèle de Kosslyn représente la conception la plus poussée, de notre compréhension actuelle de l'imagerie mentale visuelle, et offre une opportunité inégalée de tests empiriques aussi bien en neuroscience qu'en neuropsychologie, car il apporte en plus d'explications hypothétiques des mécanismes et processus fonctionnels, une proposition des substratums anatomiques mis en jeu.

Le deuxième article de ce travail de thèse avait comme objectif de tester ce modèle de Kosslyn en étudiant l'influence éventuelle des lésions anatomiques au niveau du cortex visuel primaire (Support anatomique du Tampon visuel), et du cortex pariétal postérieur (Support du sous-système de traitement spatial et de l'orientation attentionnelle) sur la genèse et l'exploration d'une image mentale de la carte de France, à travers l'enregistrement des mouvements des yeux.

5. Différences individuelles en imagerie mentale

Les différences individuelles représentent un aspect important de la recherche dans le domaine de l'imagerie mentale, notamment dans sa relation avec la perception visuelle. En effet, étant donné le caractère subjectif de ces deux activités mentales, il est logique de penser que les différents individus n'ont pas forcément les mêmes stratégies d'acquisition et de traitement de l'information visuelle, ni les mêmes capacités à générer et à analyser des images mentales. Ainsi, pouvoir étudier ces différences à l'échelle de l'individu représenterait un apport important dans la compréhension de la discordance de certains résultats obtenus dans différentes études.

Galton (1880) était le premier à soulever la question d'inégalité des personnes en terme de capacité d'imagerie mentale. Ses recherches étaient motivées par une constatation que l'expérience même d'imagerie mentale, assez habituelle dans la population générale, était un phénomène quasi-inconnu dans la communauté scientifique. Il avait alors conçu le premier questionnaire ***« On visualizing and other allied activities »*** permettant de quantifier la qualité des images mentales (en terme de clarté, de précision, d'éclat de coloration…etc.), et avait mis en évidence, en s'appuyant sur des données statistiques, une grande variabilité et diversité des expériences d'imagerie mentale chez les différents individus (Galton 1880).

D'autres questionnaires visant à quantifier les capacités individuelles d'imagerie mentale, moyennant des scores de qualité de l'imagerie ont ensuite été développés et utilisés dans différentes études, comme le ***« QMI : Questionnaire upon Mental Imagery »*** (Betts 1909 ; Sheehan 1967), or the ***« VVIQ : Vividness of Visual Imagery Questionnaire »*** (Marks 1973).

En utilisant ces questionnaires et d'autres, plusieurs études ont mis en évidence des différences majeures entre des groupes d'individus concernant leurs capacités d'imagerie mentale. Ainsi, on distinguait les visualiseurs ***« Visualisers »*** -qui s'appuient principalement sur des stratégies d'imagerie mentale dans la résolution des tâches cognitives- des verbalisateurs ***« Verbalisers »*** -qui ont davantage recours à des moyens verbaux-logiques dans le traitement de l'information et la résolution des problèmes (Jonassen & Grabowski 1993). A travers une série d'expériences récentes Kozhevnikov et al. (2005) ont montré qu'il existait non pas une seule mais deux catégories de visualiseurs selon leur utilisation préférentielle de l'imagerie « spatiale » ou « iconique », liée à l'objet. Ceux utilisant une imagerie liée à l'objet, analysaient les images de façon plutôt globale et holistique, alors que ceux préférant

l'imagerie spatiale se caractérisaient par un traitement plus analytique des images (partie par partie), et utilisaient les relations spatiales entre les différentes composantes d'une image pour la reconstituer (Kozhevnikov 2005). Dans une étude ultérieure, Kozhevnikov et al. (2010) soutiennent l'existence d'un compromis plutôt qu'une indépendance entre les capacités d'imagerie spatiale et d'imagerie iconique, en démontrant chez les *artistes* un niveau supérieur à la moyenne uniquement dans les scores d'imagerie iconique, alors que les *scientifiques* avait des scores supérieurs à la moyenne uniquement en imagerie spatiale et qu'aucun groupe n'avait des scores supérieurs à la moyenne dans les deux types d'imagerie (iconique et spatiale). Les auteurs relient ce compromis au fait que le traitement des informations dans les deux situations (imagerie spatiale et imagerie iconique) fait appel à des ressources limitées en terme de capacités attentionnelles. Ainsi, il est possible que durant l'intégration fonctionnelle des voies dorsale et ventrale pendant la petite enfance, l'imagerie spatiale et iconique se développeraient l'une au dépend de l'autre (Kozhevnikov et al. 2010 ; Johansson 2013)

Etant données toutes ces différences individuelles, nous avons opté dans ce travail de thèse, pour une méthode d'analyse que nous avons validé à l'échelle de l'individu au niveau de l'article (1).

L'intérêt de cette méthode dans l'exploration des représentations mentales aussi bien chez les sujets sains que chez les sujets pathologiques est exposé et discuté au niveau de l'article (4).

Chapitre 2

LES MOUVEMENTS DES YEUX EN IMAGERIE MENTALE VISUELLE

« Quand le regard parle.., la parole se tait»
Henri Frédéric Amiel (1854)

Les mouvements des yeux représentent un des aspects communs entre la perception visuelle et l'imagerie mentale. Cependant, si le rôle des mouvements oculaires est actuellement bien établi dans la perception visuelle, leur survenue pendant les autres tâches cognitives en dehors de toute activité perceptive, comme l'imagerie mentale, reste l'un des comportements humains les moins élucidés.

Les mouvements des yeux jouent un rôle fondamental dans la perception visuelle. En effet, seule la partie centrale de la rétine « fovéa », très riche en cônes, est dotée de la meilleure résolution ou acuité visuelle. Cependant, elle ne couvre pas plus de 2° du champ visuel soit l'équivalent de la taille du pouce au bout du bras. En déplaçant le globe oculaire, les mouvements rapides des yeux dits «saccades» déplacent la fovéa vers différentes zones d'intérêt de l'environnement visuel. Ces zones sont analysées successivement mais séparément pendant un bref moment de « fixation » oculaire. Ce n'est que l'intégration de ces différentes parties de l'image, au niveau cortical, qui nous donne l'illusion de percevoir une scène dans sa totalité (Yarbus 1967). Dans ce processus perceptif, les mouvements oculaires sont entrainés soit par des facteurs « bottom-up » comme les régions les plus saillantes de la scène qui attirent notre attention, ou par des facteurs « top-down » comme notre connaissance sur la façon de regarder un certain type de scène (un visage, un paysage…etc) (Noton & Stark 1997).

Par contre, quand on est engagé dans une activité d'imagerie mentale, il n'y a pas de problème d'acuité visuelle puisqu'il n'y a pas d'information visuelle réelle à regarder. Par conséquent, il n'y a ni facteurs « bottom-up » pour diriger les mouvements des yeux, ni de scène physiquement réelle à inspecter visuellement par des mécanismes « top-down ». Il

semblerait donc inutile que des mouvements des yeux viennent accompagner cette tâche mentale. Pourtant, il a été montré que des mouvements spontanés des yeux accompagnent souvent, les activités d'imagerie mentale et sont spatialement cohérents avec le contenu de cette imagerie (Brandt & Stark 1997 ; Johansson et al. 2006 ; Laeng & Teodorescu 2002 ; Spivey & Geng 2001).

1. Mouvements des yeux et contenu spatial de l'imagerie mentale

Dès le début du 20ème siècle, les premières études expérimentales avaient mis en évidence une augmentation de l'activité oculomotrice pendant des tâches de visualisation mentale (Jacobson 1932 ; Stoy 1930). Dans une étude descriptive, Totten (1935) avait utilisé une technique photographique pour étudier les mouvements des yeux, et avait suggéré que ces mouvements reflétaient souvent la forme de l'objet visualisé.

Le concept selon lequel les mouvements oculaires auraient une signification dans l'imagerie mentale a longtemps été alimenté par la théorie de ***« regarder ses rêves »***, avançant l'hypothèse que la direction des mouvements rapides des yeux (REM) pendant la phase du sommeil paradoxal, correspondrait aux caractéristiques spatiales du contenu des rêves (Ladd 1892 ; Dement & Kleitman 1957). En se basant sur des enregistrements d'électro-oculographie (EOG), Dement & Kleitman (1957) avaient montré que des mouvements verticaux des yeux pendant la période de REM, étaient plus souvent liés à une activité nécessitant un déplacement vertical du regard (un des sujets rêvait qu'il montait le long d'une échelle en regardant en haut et en bas), et les déplacements horizontaux étaient liés avec un activité où le regard se déplacerait horizontalement (un des sujets rêvait qu'il observait deux personnes se jetant des tomates l'un sur l'autre). Des études ultérieures avaient confirmé ces données expérimentales (Dement 1964 ; Herman et al. 1984 ; Doricchi et al. 2007), alors que d'autres étaient plutôt en défaveur, alimentant ainsi la controverse (Jacobs et al. 1972 ; Moskowitz & Berger 1969). Par ailleurs, étant donné le degré de subjectivité dans ce genre d'expériences, liée à la fiabilité non vérifiable du récit que fait l'individu de son propre rêve (Kamiya 1961), il paraissait plus intéressant d'étudier les mouvements des yeux survenant pendant l'imagerie mentale dans un état d'éveil.

En 1997, Brandt et Stark ont publié la première étude ayant comparé la distribution spatiale des mouvements oculaires pendant la perception visuelle et pendant l'imagerie mentale. Les sujets devaient regarder une grille (6X6) comportant quelques carrés sombres,

puis ils devaient visualiser mentalement cette même grille qui aura disparu du champ visuel. Pendant ce temps, leurs mouvements oculaires étaient enregistrés au moyen d'un « Eye-tracker ». Les auteurs ont retrouvé une similitude statistiquement significative du schéma de déplacement oculaire (scanpath) pour chaque participant, entre la perception visuelle et l'imagerie mentale visuelle d'une même grille (Brandt & Stark 1997 ; **Cf. Figure 9**). Laeng et Teodorescu (2002) ont répliqué l'étude de Brandt & Stark (1997), confirmant la similitude des « scanpaths » entre la perception et l'imagerie d'un même stimulus. Ils avaient en plus montré que les individus, à qui on demandait de fixer le regard au centre de la scène pendant la tâche perceptive, adoptaient spontanément le même comportement de fixation oculaire pendant la tâche d'imagerie mentale du même stimulus (Laeng & Teodorescu 2002).

Une autre série d'études a ensuite franchi une étape supérieure en montrant que pendant l'imagerie mentale, les mouvements des yeux n'étaient pas seulement similaires à ceux réalisés pendant la perception de la même scène imaginée, mais que les yeux bougeaient en direction de la localisation de chacun des objets constituant la scène visualisée mentalement. Spivey & Geng (2001) avaient utilisé comme stimulus une grille à 4 quadrants, comportant un objet simple chacun, que les participants étaient amenés à regarder pendant une courte durée. Ensuite, les objets disparaissent et les participants devaient répondre à des questions relatives à l'un des objets de la grille (sa forme, sa couleur…etc.). Pendant la réponse aux questions, les participants regardaient spécifiquement l'endroit sur la grille où figurait préalablement l'objet au sujet duquel ils étaient questionnés (Spivey & Geng 2001). Ces résultats ont ensuite été confirmés dans plusieurs autres études similaires (Martarelli & Mast 2011 ; Altmann 2004 ; Knoferle & Croquer 2007).

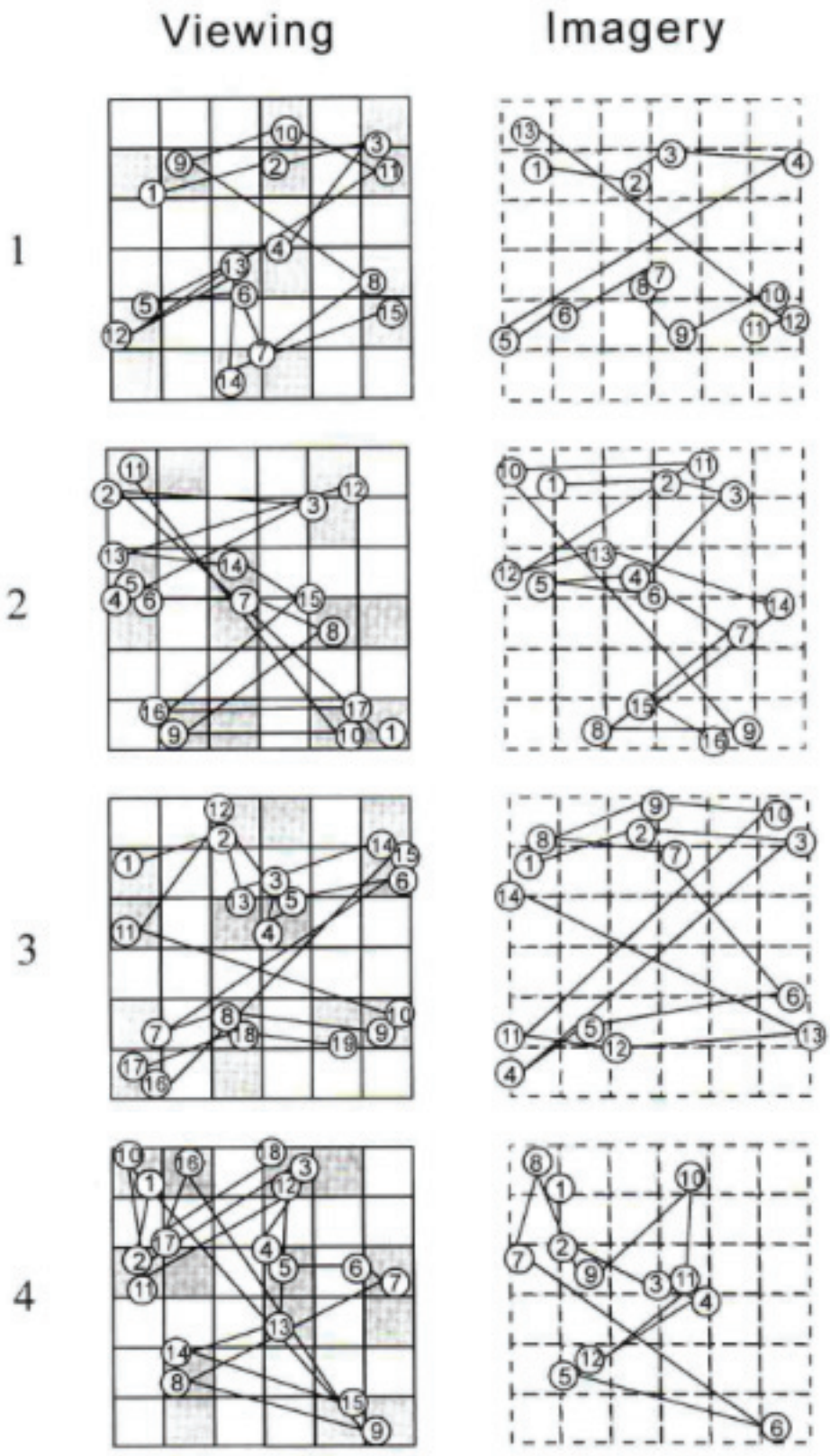


Figure 9. Illustration de l'expérience de Brandt & Stark (1997), avec une série de 4 stimuli. Pour chaque stimulus est représenté le schéma du scanpath des mouvements oculaires pendant la perception visuelle (à gauche), et pendant l'imagerie mentale (à droite). **(Tiré de Brandt & Stark 1997)**

Pour vérifier si la cohérence spatiale des mouvements des yeux avec le contenu de l'imagerie mentale était aussi présente pour des stimuli plus complexes et plus écologiques, Johansson et al. (2006) ont enregistré les mouvements des yeux des participants pendant l'observation d'une scène complexe tirée du monde réel (avec plusieurs détails et objets, **Cf. Figure 10**), puis pendant la description de mémoire de cette même scène en regardant un écran blanc. Ils ont analysé les fixations oculaires survenant au moment de l'évocation verbale de chaque élément de la scène visualisée, et ont démontré que les localisations de ces fixations, par rapport à l'ensemble de la zone balayée par le regard, étaient globalement concordantes avec les localisations réelles des différents éléments de la scène les uns par rapports aux autres (Johansson et al. 2006). Les mêmes résultats étaient aussi retrouvés quand la tâche d'imagerie était réalisée dans l'obscurité totale, avec les mouvements des yeux enregistrés au moyen d'une caméra dotée d'un système infra-rouge (Johansson et al. 2006).

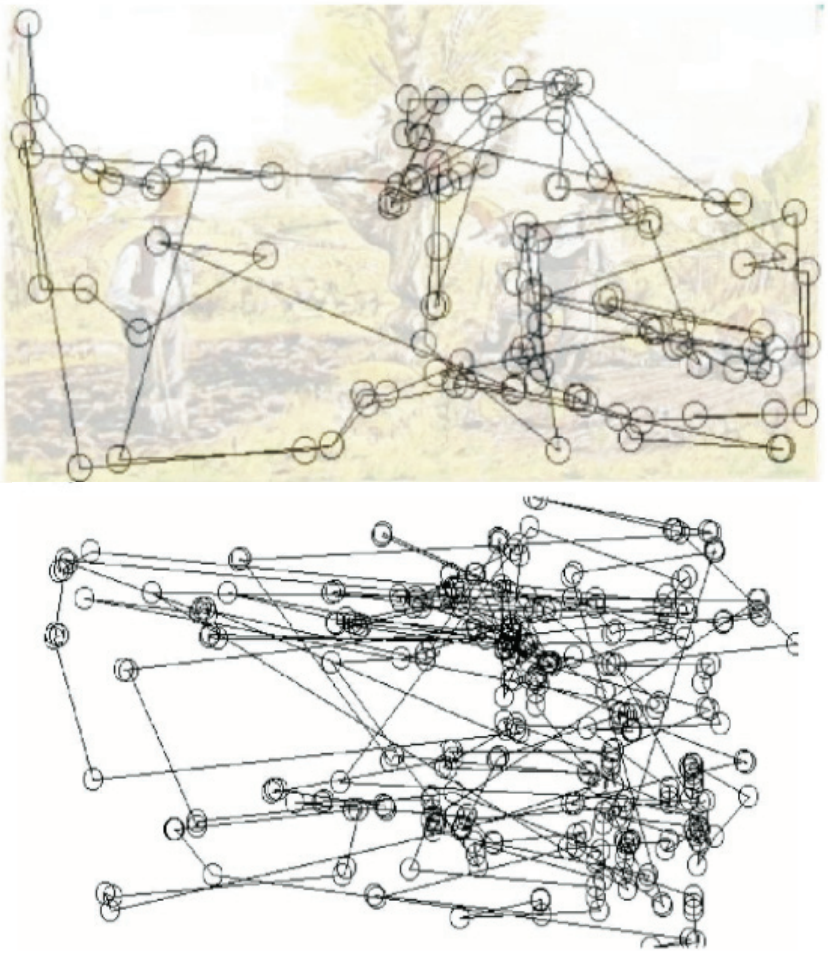


Figure 10. Distribution des mouvements des yeux (saccades = traits, et fixations = ronds), pendant la vision d'une image de scène complexe (haut), et pendant l'imagerie mentale de cette même scène (bas). **(Tiré de Johansson et al. 2006)**

Ces déplacements oculaires spontanés vers les localisations spatiales (approximatives) des objets évoqués dans une scène mentalement visualisée, étaient encore retrouvés quand l'épreuve d'imagerie se déroulait quelques jours après l'encodage perceptif (Humphrey & Underwood 2008 ; Martarelli & Mast 2013).

D'autres expériences ont adopté une approche différente dans l'exploration des mouvements des yeux pendant l'imagerie mentale de façon à supprimer la phase préalable d'encodage visuel. Ces expériences étaient essentiellement basées sur l'enregistrement des mouvements oculaires pendant que les sujets écoutaient une description verbale d'une scène qui contenait des mots indicateurs spatiaux, et ont confirmé que ces sujets réalisaient des mouvements spontanés des yeux dans les mêmes directions indiquées dans cette description pendant l'encodage et pendant l'imagerie mentale (Demarais & Cohen 1998 ; Spivey et al. 2000 ; Spivey & Geng 2001 ; Johansson et al. 2006). Des résultats similaires ont été retrouvés dans une étude récente ayant analysé les mouvements des yeux lors de l'évocation de la carte de France à partir de la mémoire à long terme, sans tâche de perception préalable. Les individus devaient décider si les villes, qu'on leur annonçait verbalement, étaient situées à droite ou à gauche de la capitale (Paris). Les auteurs ont montré que la direction horizontale des premières saccades et la localisation des premières fixations observées suite à l'annonce d'une ville donnée, étaient concordantes avec la localisation de la ville évoquée sur la carte (Bourlon et al. 2011).

Dans notre Article (1), nous étendons ces résultats à la situation où l'on utilise un stimulus complexe (carte de France), issu de la mémoire à long terme (pas de phase d'encodage préalable), imaginé et exploré mentalement de façon purement spontanée pour son évocation verbale, et dont les résultats peuvent être analysés statistiquement de façon individuelle.

2. Les théories explicatives des mouvements des yeux en imagerie mentale

Toutes ces études citées plus haut ont confirmé de façon claire que les mouvements spontanés des yeux pendant l'imagerie mentale ne sont pas arbitraires, mais ont une signification spatiale qui reflète le contenu de l'imagerie mentale. Cependant, la question qui se pose c'est pourquoi ces mouvements surviennent-ils en l'absence d'un stimulus visuel réel ? Sont-ils vraiment indispensables pour la génération ou/et l'exploration des images mentales ou s'agit-il d'un simple épiphénomène sans véritable importance fonctionnelle ?

Plusieurs théories plus ou moins appuyées par des données empiriques ont été avancées pour expliquer la signification fonctionnelle ou non de ces mouvements oculaires réalisant le curieux phénomène de **« regarder le vide »** («Looking at nothing»). Il est à souligner que ces différentes théories n'ont pas été développées comme des alternatives. Certaines comportent des éléments communs et d'autres peuvent se compléter (Johansson 2013). Ainsi, il ne serait pas judicieux de les considérer comme mutuellement exclusives quand elles sont comparées.

2.1. La théorie du « Scanpath », ou réactivation de la trace oculomotrice :

Hebb (1968) avait fait le rapprochement entre les mouvements des yeux dans la perception visuelle et dans l'imagerie mentale en supposant que si ces mouvements étaient mécaniquement indispensables pour scanner les objets lors de la perception, ce même processus moteur oculaire pourrait également avoir une fonction d'assemblage et d'organisation des différentes parties de l'image mentale ; «*Si l'image est une réintégration du processus perceptif, elle devrait inclure les mouvements oculaires*» (Hebb 1968).

Cette hypothèse selon laquelle les mouvements des yeux auraient un rôle fonctionnel dans l'imagerie mentale était ensuite reprise dans la « ***théorie du Scanpath*** » développée par Noton & Stark (1971). Cette théorie suppose que les mouvements oculaires sont nécessaires pour l'imagerie mentale visuelle et prédit que ces mouvements seraient une véritable reproduction de ceux survenus pendant la perception visuelle avec des Scanpaths qui suivraient le même ordre séquentiel (Noton et Stark 1971). La théorie du Scanpath a d'abord été supportée par les données empiriques issues des expériences de la même équipe et retrouvant une grande similitude du comportement oculomoteur pendant la perception et la visualisation mentale d'un même stimulus (Brandt & Stark 1997 ; **Cf. Figure 9**). Plus tard, Laeng et al. (2014) ont montré qu'il y avait une corrélation significative entre le degré de similarité des fixations oculaires entre perception et imagerie mentale (en % d'occupation des zones d'intérêt), et la

qualité de la mémoire visuo-spatiale des individus (capacité à comparer la taille d'un stimulus mémorisé à celui présenté).

Mais le rôle fonctionnel de ces scanpaths proposé par la théorie initiale de Noton et Stark (1971) a surtout été confirmé par les quelques études ayant manipulé les mouvements des yeux comme variable indépendante dans des expériences de perception et d'imagerie mentale, c'est-à-dire en imposant parfois la fixation du regard (Laeng & Teodorescu 2002 ; Laeng et al. 2014 ; Johansson et al. 2012). En effet, les sujets qui pouvaient inspecter librement un stimulus visuel pendant la phase perceptive, mais qui étaient contraints à fixer le regard en position centrale pendant la phase de mentalisation faisaient plus d'erreurs sur les caractéristiques du stimulus, que les sujets qui avaient leur regard libre aussi bien pendant la perception que pendant l'imagerie (Laeng & Teodorescu 2002 ; Laeng et al. 2014). A la lumière de ces résultats, les auteurs avaient conclu que les mouvements des yeux pendant l'imagerie mentale étaient une sorte de réactivation de la trace oculomotrice qui permettait un meilleur rappel mnésique de l'objet (Laeng et Teodorescu 2002), donc un rôle fonctionnel exactement comme le prédisait la théorie du Scanpath de Noton et Stark (1971). Pendant la perception, la localisation de l'objet était encodée en parallèle avec les autres informations visuelles (couleur, forme…etc.), et en revisitant leurs localisations spatiales lors de l'imagerie, le rappel de l'ensemble de la trace mnésique était réactivé.

Johansson et al. (2012) ont également testé cette théorie en utilisant la fixation contrainte du regard mais pendant la phase perceptive et/ou pendant la phase d'imagerie. Ils ont confirmé que les sujets qui avaient le regard libre pendant la phase perceptive mais qui étaient contraints à maintenir une fixation centrale pendant la phase d'imagerie avaient plus de mal à décrire la scène de mémoire (moins de détails). Ils ont également montré que les sujets contraints à fixer le regard pendant la phase de perception avaient un regard plutôt dispersé pendant la phase d'imagerie mentale. Cependant leurs mouvements correspondaient globalement au contenu spatial de la scène visualisée et décrite de mémoire, suggérant que les mouvements des yeux pendant l'imagerie mentale ne sont pas forcément une réactivation de ceux réalisés pendant la perception visuelle du même stimulus. Ces résultats étaient donc toujours interprétés en faveur d'un rôle fonctionnel des mouvements des yeux dans l'activité de visualisation mentale, mais en désaccord avec la théorie du Scanpath qui relie ce rôle fonctionnel à une réactivation (re-enactment) du processus perceptif incluant les mouvements oculaires (Johansson et al. 2012).

2.2. Les mouvements des yeux dans le modèle de Kosslyn:

Le rôle fonctionnel supposé aux mouvements des yeux pendant l'imagerie mentale, par analogie au processus perceptif, trouve toute sa signification quand on suppose que les représentations mentales ont une forme dépictive telle que décrites par les imagistes. Dans le modèle de Kosslyn, les images mentales de nature picturale se construisent sur le tampon visuel de façon séquentielle (Kosslyn 1994, 2006 ; Kosslyn et al. 1988). Il s'agirait d'un processus actif et dynamique où les mouvements oculaires joueraient un rôle fonctionnel dans l'exploration et l'organisation de l'image mentale étape par étape pour donner l'illusion de visualiser une image entière de la même façon que la perception visuelle (Mast & Kosslyn 2002).

Dans l'article (1), nous vérifions cette hypothèse Hebbienne de constitution séquentielle de l'image mentale à travers l'étude comparative de séquences chronologiquement fragmentées des mouvements des yeux, réalisées pendant l'exploration mentale d'une carte de France, au niveau individuel.

La similitude des substrats neuronaux (fronto-pariétaux) impliqués dans la réalisation des mouvements des yeux et dans les déplacements de l'attention spatiale est venue apporter des arguments supplémentaires au modèle de Kosslyn (Kosslyn et al. 2006). Les mouvements des yeux seraient réalisés car ils sont étroitement liés aux déplacements de l' « attentional window » lors de la construction ou de l'exploration progressive de l'image mentale. Les travaux de Johansson et al. (2012) ont remis en cause la théorie du scanpath en montrant que les mouvements des yeux ne correspondent pas forcément à la réactivation du processus perceptif (re-enactement). De même, les scanpaths lors de l'imagerie ne visent pas forcément précisément la position où les objets ont été réellement perçus. Tout ceci est en faveur de l'idée selon laquelle ce serait plutôt les déplacements de l'attention spatiale qui seraient fonctionnels lors de l'imagerie mentale, et que les mouvements des yeux les accompagnent spontanément (et probablement les facilitent).

Ce rôle facilitateur qu'auraient les mouvements des yeux sur la qualité des images mentales en terme de vivacité (Vividness), est discuté dans notre article (3), où les sujets étaient contraints à mentalement visualiser la carte de France tout en maintenant la fixation du regard

2.3. Théories de simulation mentale

La principale critique au rôle fonctionnel supposé des mouvements oculaires pendant l'imagerie mentale vient essentiellement du courant propositionnel réfutant l'existence de toute forme dépictive des représentations, qui nécessiterait une exploration proprement dite (Pylyshyn 2002). En effet, d'autres explications des mouvements des yeux sont apportées par les théories supposant que l'imagerie mentale est le fruit de la simulation interne du processus perceptif (Hesslow 2002 ; Barsalou 1999, 2008), simulation qui inclut les mouvements des yeux.

Hesslow (2002, 2012) suppose que la pensée ("***thinking***") représente la simulation interne d'une interaction supposée avec l'environnement incluant les composantes perceptive et comportementale. Ainsi, l'imagerie mentale visuelle serait le fruit d'une simulation du processus visuel perceptif (activé de l'intérieur) avec aussi ses aspects moteurs dont les mouvements des yeux. Par conséquent, la visualisation mentale d'un objet situé dans une localisation donnée, serait accompagnée d'un déplacement des yeux vers la dite localisation au cours du processus de simulation (Hesslow 2012). La différence avec la théorie du scanpath, c'est que la simulation ne peut pas aboutir à une réactivation « exacte » des processus perceptifs et/ou moteurs; cette théorie de la simulation explique donc davantage la présence de distorsions entre les mouvements des yeux de la perception et de l'imagerie, qui seraient similaires mais pas identiques (Johansson 2013).

Barsalou (1999) adopte une approche semblable basée sur les **« Symboles perceptifs »**. Un symbole perceptif n'est pas une « image mentale » proprement dite mais un enregistrement de l'activité neuronale survenant pendant la perception. Ainsi, l'imagerie mentale consisterait en la réactivation de l'ensemble de l'activité neuronale impliquée dans cette perception avec ses composantes aussi bien sensorielles que motrices.

Pour les tenants des théories de simulation mentale, les mouvements des yeux observés lors des activités d'imagerie mentale peuvent être un simple épiphénomène

automatiquement activé, qui n'aurait pas forcément un rôle fonctionnel sur le processus de visualisation mentale ou de rappel mnésique.

2.4. Théorie des indices spatiaux

O'Regan & Noë (2001) attribuent aux mouvements des yeux une signification d'indices spatiaux, permettant l'utilisation de l'environnement comme un support extérieur de notre mémoire. Selon ce modèle, le sujet relierait différents éléments de la scène observée à des indicateurs spatiaux extérieurs ou « marqueurs de position » auxquels il pourrait accéder ultérieurement lors de la tâche d'imagerie. Il y aurait alors un échange permanent entre l'information visuelle maintenue dans la mémoire de travail et les informations spatiales revisitées par les mouvements oculaires permettant ainsi de minimiser la charge de stockage interne de l'information (O'Regan & Noë 2001). Cette théorie des indices spatiaux reflète une sorte d'incorporation de l'activité cognitive (Embodied cognition) pendant laquelle la recherche mentale (abstraite) est couplée à une recherche oculomotrice (concrète) dans l'espace extérieur. Il s'agit donc d'une interaction entre les processus abstraits de la cognition et leur expression physique ou corporelle représentée par les mouvements oculaires (Spivey & Geng 2001). Selon cette théorie des indices spatiaux, les déplacements du regard en l'absence de stimulus visuel ne seraient pas liés à une représentation interne imagée de l'espace mais traduiraient un mécanisme d'association inconsciente et automatique reliant chaque objet évoqué à la place qu'il occupait dans le monde réel environnant, comme si sa position correspondait à un élément de la « proposition » caractérisant cet objet (Pylyshyn 2002). En d'autres termes, quand l'individu se rappelle un objet de mémoire, les yeux se déplacent systématiquement vers l'endroit où l'objet a été initialement perçu ou simplement vers l'endroit où le sujet « imagine » que l'objet est localisé.

La théorie des indices spatiaux comme moyen de diminuer la charge d'informations supportée par la mémoire de travail, impliquerait un effet facilitateur des mouvements des yeux sur les performances mnésiques. Si cet effet facilitateur des mouvements des yeux sur l'amélioration des performances mnésiques a été vérifié dans certaines études (Laeng & Teodorescu 2002 ; Laeng & al. 2014 ; Johansson et al. 2012), il n'a pas été retrouvé dans d'autres (Richardson & Kirkham 2004 ; Richardson & Spivey 2000 ; Spivey & Geng 2001).

Pour expliquer ces discordances, Richardson et al. (2009) ont supposé que la mémoire externe -représentée par les indices spatiaux- n'était pas le seul stock mnésique disponible, et que les représentations visuo-spatiales internes représentent une partie importante des traces

mnésiques activées pendant l'imagerie mentale. Ainsi, les mouvements des yeux vers des endroits vides (« Blank Spaces ») pourraient ne pas être nécessaires pour simuler la perception, mais pourraient en revanche avoir un rôle de support non négligeable dans les tâches de rappel plus complexes impliquant l'imagerie visuo-spatiale (Richardson et al. 2009).

3. Mouvements des yeux en condition de fixation

Comme évoqué plus haut, un éventuel rôle fonctionnel imputable aux mouvements des yeux dans l'imagerie mentale est essentiellement basé sur des expériences objectivant la diminution des performances mnésiques suite à la suppression de ces mouvements c'est-à-dire en condition de fixation oculaire (Laeng & Teodorescu 2002 ; Laeng & al. 2014 ; Johansson et al. 2012). Or, on sait aujourd'hui que même en position de fixation, les yeux continuent à bouger réalisant ce qu'on appelle des micro-saccades (Martinez-Conde et al. 2008 ; Poletti & Rucci 2016), qui peuvent aussi être enregistrées et analysées.

Les microsaccades sont définies de façon conventionnelle comme des saccades dont l'amplitude est égale ou inférieure à 1°, survenant pendant la fixation intentionelle du regard mais pouvant aussi apparaître dans des situations de regard libre (Otero-Millan et al. 2008). Leur rôle connu consiste à améliorer la perception visuelle de différentes manières, comme la correction des erreurs de fixation (Engbert & Kliegl 2004), la restauration de la vision fanée ("faded vision") durant la fixation (pour contrer les phénomènes d'habituation rétinienne McCamy et al. 2012), et l'amélioration de la résolution spatiale dans les tâches de haute acuité visuelle (Donner & Hemila 2007). Cependant, comme c'est le cas pour les saccades, les microsaccades peuvent survenir en l'absence de stimulus visuel, et peuvent donc apparaître pendant l'imagerie mentale, avec un rôle toujours méconnu.

Il existe aujourd'hui plusieurs arguments en faveur d'un générateur commun pour les saccades et les microsaccades, qui ont des propriétés physiques très similaires (Martinez-Conde et al. 2013). En effet, les saccades et microsaccades partagent les mêmes caractéristiques spatiotemporelles, et sont toutes les deux associées aux mécanismes d'orientation attentionnelle (Martinez-Conde et al. 2009, 2013). De plus, même si les microsaccades sont généralement considérées comme involontaires, elles pourraient être sujettes à un contrôle volontaire de façon similaire aux saccades (Martinez-Conde et al. 2013). En effet, le taux (la fréquence) des microsaccades peut diminuer quand l'individu fait davantage d'efforts pour maintenir sa fixation oculaire (Steinman et al. 1967), et si les

individus ne sont pas conscients de leurs microsaccades, ils ne sont généralement pas conscients de leurs saccades exploratoires non plus (Yarbus 1967), lesquelles peuvent avoir de petites amplitudes comme les microsaccades (Steinman et al. 1973).

Ainsi, dans les tâches d'imagerie mentale, on peut supposer que les microsaccades joueraient, dans les conditions de fixation du regard, un rôle similaire à celui des saccades dans les conditions de regard libre.

Notre article (3) étudie les micro-saccades pendant une tâche d'imagerie mentale réalisée en fixation oculaire et leurs corrélations spatiales avec le contenu de l'imagerie mentale.

Chapitre 3

LES MOUVEMENTS DES YEUX DANS L'ETUDE DES REPRÉSENTATIONS MENTALES EN SITUATION PATHOLOGIQUE

« When the neglect is severe, the patient may behave almost as if one half of the universe had abruptly ceased to exist in any meaningful form.... Patients with unilateral neglect behave not only as if nothing were actually happening in the left hemispace, but also as if nothing of any importance could be expected to occur there »

Mesulam M.M. (1985)

1. Intérêt de l'analyse individuelle

Selon le modèle de Kosslyn détaillé plus haut (Chapitre 1.4), l'imagerie mentale visuelle consiste en la projection d'informations visuelles issues de la mémoire, sur un tampon visuel (correspondant au cortex visuel primaire, à organisation rétinotopique), et son exploration par le déplacement d'une fenêtre attentionnelle (supportée par des structures fronto-pariétales) afin de sélectionner les zones d'intérêt nécessaires ou utiles pour la résolution d'une tâche donnée (Kosslyn 1994 ; Kosslyn et al. 2006).

Comme il a été dit plus haut (Chapitre 1.3), les études aussi bien en neuro-imagerie qu'en neuropsychologie avaient apporté des données controversées quant à l'implication des cortex fronto-pariétal et occipital dans l'imagerie mentale visuelle (D'Esposito et al. 1997 ; Daselaar et al. 2010 ; Le Bihan et al. 1993 ; Ganis et al 2004 ; Slotnick et al. 2005 ; voir Farah 1988, Bartolomeo 2002). Ceci pourrait être expliqué par les différences individuelles dans l'aptitude à faire de l'imagerie mentale et dans le type préférentiel de stratégie mentale qui diffère d'un individu à un autre (Voir plus haut, Chapitre 1.5), mais aussi par l'utilisation de stratégies de compensation comme c'est le cas dans la perception visuelle (par exemple le positionnement atypique des yeux ou d'autres parties du corps pour limiter l'utilisation des zones aveugles (Meinberg et al. 1981 ; Ishiaï et al. 1987 ; Zangemeister et al. 1982, 1986, 1995)) , ou encore par la plasticité cérébrale qui pourrait être mise en jeu chez certains patients et pas chez

d'autres selon les caractéristiques de leur lésion (Silvanto & Rees 2011 ; Rode et al. 2003). Une analyse individuelle des capacités d'imagerie des patients est donc justifiée plutôt que des études de groupes.

Par ailleurs, que les mouvements des yeux aient ou non un rôle fonctionnel dans l'imagerie mentale visuelle -notamment pour le rappel des caractéristiques non spatiales (forme, couleur…etc) de l'objet, il est actuellement admis qu'ils reflètent le contenu spatial de cette imagerie. Par conséquent, enregistrer les mouvements spontanés des yeux pendant l'imagerie mentale constituerait un moyen fiable pour tester la capacité d'un sujet à construire des représentations mentales spatialement cohérentes, et pourrait apporter une percée considérable dans la « boîte noire » des représentations mentales des patients.

C'est également une méthodologie qui, si elle est exploitable à un niveau individuel, peut permettre d'accéder à la compréhension des stratégies individuelles de compensation développées par les sujets souffrant d'altération des structures neuronales supposées impliquées dans l'imagerie mentale spatiale; à savoir le cortex visuel primaire (en cas d'HLH) et le réseau fronto-pariétal (en cas de négligence spatiale). Cependant, à l'exception d'une seule étude chez des sujets atteints d'hémianopsie (Gbadamosi & Zangemeister 2001), nous n'avons pas trouvé d'autres études utilisant l'enregistrement des mouvements oculaires pour explorer l'imagerie mentale visuelle chez des patients cérébro-lésés.

Pour combler ce manque, dans l'article (2) nous avons appliqué notre paradigme d'analyse du comportement oculaire pendant la mentalisation de la carte de France (utilisé dans l'article 1) à une population de sujets atteints de négligence spatiale et/ou hémianopsie, afin de mieux comprendre leurs stratégies de réalisation de cette tâche mentale.

2. Chez les sujets avec HLH:

L'hémianopsie latérale homonyme est une amputation unilatérale du champ visuel, secondaire à une lésion directe ou indirecte du cortex visuel primaire, notamment en cas d'accident vasculaire cérébral postérieur. Elle est responsable d'un trouble complet de la perception visuelle au niveau de l'hémi-champ aveugle, que les patients surmontent en

général en développant des stratégies compensatoires d'exploration visuelle active « top-down » qui consistent à déplacer les yeux et/ou la tête en direction du champ aveugle de façon à minimiser l'utilisation de ce champ aveugle (Meinberg et al. 1981 ; Ishiaï et al. 1987 ; Zangemeister et al. 1982, 1986, 1995).

Comme nous l'avions déjà souligné (Chapitre 1.3), les études ayant exploré la capacité des sujets atteints d'HLH à produire une imagerie mentale visuelle spatialement cohérente ont rapporté des résultats contradictoires (Butter et al. 1997, Dulin et al. 2011, Farah 1992, Bridge et al. 2012). L'unique étude ayant exploré l'imagerie mentale via l'enregistrement des mouvements des yeux chez une population atteinte d'HLH, avait retrouvé une grande similitude des scanpaths développés pendant la perception visuelle et pendant l'imagerie mentale d'un même stimulus, soulignant ainsi la préservation des mécanismes « top-down » d'exploration visuelle développés pour la perception visuelle lors de l'imagerie mentale chez ces sujets (Gbadamosi & Zangemeister 2001). Cette similitude dans le comportement oculomoteur (Scanpaths) a également suggéré que l'imagerie mentale, comme la perception visuelle, fait appel chez les sujets atteints d'HLH à des stratégies différentes de celles utilisées par les contrôles sains, du moins en matière de construction spatiale telle que reflétée par les mouvements des yeux. S'agit-il d'une stratégie compensatoire à la lésion de la moitié du « tampon visuel », en faveur du rôle du cortex visuel primaire comme support anatomique supposé de l'image mentale, ou bien d'une simple réactivation du même scanpath compensatoire que pendant la perception, selon la théorie du scanpath? Etant donné la nature de la tâche utilisée par Gbadamosi & Zangemeister (2001) (Regarder une scène, et la visualiser mentalement ensuite **(Cf. Figure 11))**, il nous semble qu'on ne peut pas conclure. En effet, il est possible que cette différence du comportement oculomoteur entre les patients HLH et les contrôles, et qui se maintient en condition d'imagerie mentale soit simplement le résultat indirect d'une anomalie du processus perceptif lui-même, qui précède et dont dépend la tâche d'imagerie mentale.

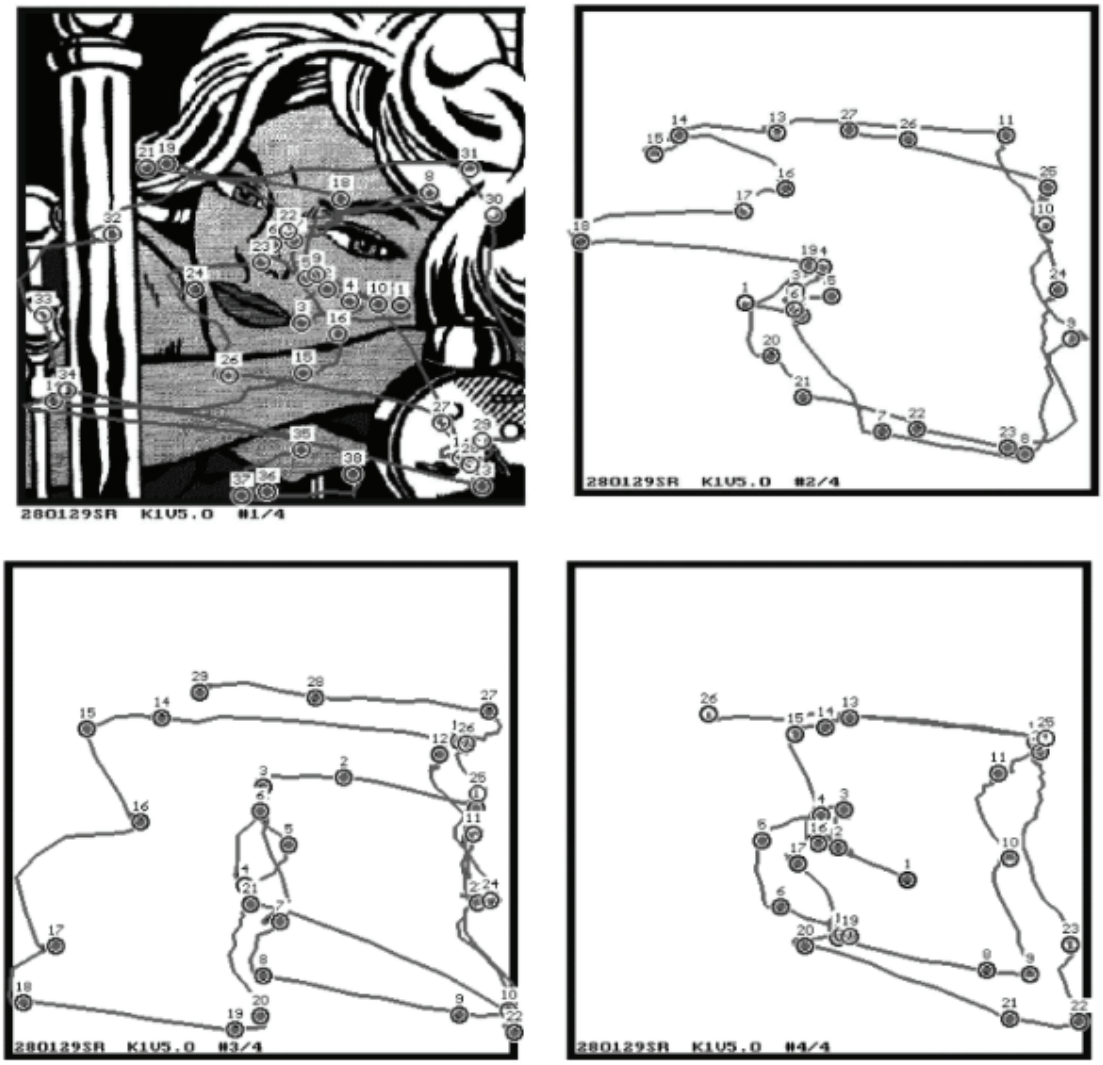


Figure 11. Illustration des scanpaths (séquences saccades/fixations) chez un patient avec HLH pendant la première phase perceptive visuelle d'une image de femme blonde (haut à gauche), et pendant 3 essais d'imagerie mentale de la même image après 5 sec (haut droit), 30 sec (bas gauche) et 60 sec (bas droit) de la disparition du stimulus visuel. Les similarités entre ces scanpaths sont bien mises en évidence dans ces différents schémas. **(Tiré de Gbadamosi & Zangemeister 2001)**

En concordance avec la dernière supposition, Liman & Zangemeister (2012) avaient montré, à travers un paradigme d'hémianopsie simulée chez des sujets sains, une perturbation des scanpaths pendant la perception et pendant l'imagerie mentale en dehors de toute lésion cérébrale.

Ainsi, la simple comparaison des mouvements oculaires pendant la perception et l'imagerie mentale d'un même stimulus nouveau (encodé après la lésion cérébrale), n'est pas suffisante pour juger de la cohérence spatiale de toute imagerie mentale chez les patients, car les anomalies perceptives peuvent se répercuter sur la qualité de l'imagerie mentale subséquente. En effet, une amputation artificielle partielle du champ visuel qui inclut la fovéa (dans un paradigme d'hémianopsie simulée), lors de l'exploration visuelle d'une scène, engendre une baisse des performances en imagerie mentale de cette même scène (Liman & Zangemeister 2011).

Pour éviter que ces difficultés perceptives des HLH retentissent sur le processus d'imagerie, nous avons utilisé pour la tâche d'imagerie mentale un stimulus extrait de la mémoire à long terme (Rode et al. 2004) et dont l'encodage a été effectué antérieurement à la lésion cérébrale. Cette expérience nous permettrait de répondre à deux questions principales : Les sujets présentant une lésion unilatérale de V1 sont-ils capables d'imagerie mentale spatialement cohérente ? Et si c'est le cas, adoptent-ils une stratégie compensatoire à la lésion cérébrale qui ne soit pas le simple reflet de celle adoptée en phase perceptive ?

3. Chez les sujets avec Négligence spatiale unilatérale:

3.1. La négligence perceptive :

La négligence spatiale résulte généralement d'une lésion de l'hémisphère cérébral droit, et se caractérise par un trouble de l'orientation de l'attention vers l'hémi-espace gauche et par un défaut de détection consciente des événements (ou objets) qui s'y situent (Bartolomeo 2006). Cette négligence de l'hémi-espace gauche va avec un biais attentionnel vers le côté ipsilésionnel (hyper-attention droite) qui a été mis en évidence dans plusieurs études où le sujet reconnaît d'abord et considère essentiellement dans son comportement les cibles visuelles de l'espace ipsi-lésionnel (Gainotti et al. 1991, Azouvi et al. 2002, Mattingley et al. 1994, Bartolomeo 1997), avec une difficulté à extraire son attention de ces cibles là ; ou déficit de désengagement de l'attention du côté ipsilésionel : Posner et al. 1984, Rastelli et al. 2008). Ce biais attentionnel chez les patients négligents prédit un biais directionnel au niveau des mouvements des yeux, car les saccades oculaires vers une localisation donnée sont généralement précédées par un déplacement de l'attention vers cette même cible (Deubel & Schneider 1996), cependant les enregistrements oculaires lors de l'exploration de scènes visuelles chez ces patients ont rapporté des résultats controversés avec davantage de saccades orientées vers la droite dans certaines études (Bourgeois et al. 2014, Cazolli et al. 2011, Gainotti et al. 2009), et autant de saccades vers la droite que de saccades vers la gauche, même si le patient n'explore pas la partie de l'espace égocentré la plus à gauche, dans d'autres (Niemeier & Karnath 2000, 2003 ; Ro et al. 2001). De plus, une étude récente a décrit chez un patient négligent, une dissociation où la réalisation de saccades vers l'espace gauche n'était pas accompagnée d'un déplacement attentionnel, de façon à ce que la saccade vers la gauche est réalisable mais le sujet n'arrive pas à identifier ce qu'il fixe avec le regard dans son hémi-champ contralésionnel (Benson et al. 2012, voir aussi Khan et al. 2009).

Bartolomeo & Chokron (2002) ont montré que chez les négligents le biais attentionnel vers le champ ipsilesionel est prédominant sur l'attention exogène (bottom-up) par rapport à endogène (top-down). Etant donné que imagerie mentale repose sur des mécanismes top-down, on peut prédire que la génération de l'image mentale ne devrait pas souffrir de biais attentionnel ipsilésionnel, c'est-à-dire qu'elle ne devrait pas être aussi sévère que la négligence perceptive qui combine l'hyper-attention vers les éléments visuels droits et la négligence de l'espace gauche. Ceci constitue un possible élément de compréhension des dissociations observées entre négligence perceptive et négligence représentationnelle.

3.2. La négligence représentationnelle :

La négligence spatiale peut aussi concerner l'imagerie mentale avec une difficulté à décrire de mémoire un espace imaginé (exemple : Place du dôme de milan dans l'étude de Bisiach & Luzzati (1978) ; Cf. Figure 5). Bisiach et al. (1981) attribuaient ceci soit à un défaut de génération (image mentale amputée de sa moitié gauche), soit à un trouble d'exploration de l'hémi-espace gauche imaginé. L'étude de ces déficits d'imagerie mentale encore connus sous le nom de « négligence représentationnelle », se fait généralement en clinique soit par des tâches d'exploration mentale d'une carte (Rode et al 2004), à la recherche d'un biais de latéralisation des éléments évoqués (les sujets décrivent plus d'éléments à droite qu'à gauche), mais ce genre de tâches ne renseigne pas sur le degré de distorsions spatiales entre les éléments évoqués, soit par le dessin, mais dans ce cas l'hyper-attention visuelle vers les éléments de droite (du modèle ou dessinés en premier par le patient) vient perturber l'exercice (Bartolomeo & Chokron 2002).

Il nous semble alors intéressant d'utiliser l'enregistrement des mouvements oculaires comme outil d'exploration des représentations mentales chez les sujets négligents, car leur caractère inconscient, ne laissant pas de trace perceptible éviterait les éventuels biais attentionnels de type Bottom-up.

Dans l'article (2), nous rapportons pour la première fois, les résultats de l'analyse des mouvements spontanés des yeux dans une tâche d'imagerie mentale libre chez des sujets atteints de négligence spatiale avec ou sans HLH

4. Représentations mentales et référentiels spatiaux:

La localisation d'un objet peut généralement être considérée selon deux principaux cadres de références spatiales ; egocentrique et allocentrique (Galati et al. 2000). Dans le cadre egocentrique, la position de l'objet est codée par rapport à la position du corps de l'observateur ou plus spécifiquement par rapport à une partie de son corps, on distingue ainsi parmi les cadres égocentriques, le cadre centré sur la rétine, centré sur l'œil (Howard 1991), centré sur la tête (Karn et al. 1997), centré sur le tronc (Darling & Miller 1995), ou sur un

autre segment du corps selon la tâche demandée comme le membre supérieur (Soechting et al. 1990).

Ce référentiel égocentré est généralement utilisé pour l'organisation des mouvements orientés vers l'espace extracorporel (Jeannerod & Biguer 1989), comme pour atteindre une cible. Dans le cadre allocentrique, les objets sont représentés selon leur propre configuration spatiale, tenant compte des relations entre leurs différents constituants et avec les objets environnants (Galati et al 2000).

Chez les primates, les études neurophysiologiques ont identifié des neurones codant pour l'information visuelle dans un référentiel égocentrique au niveau du cortex pariétal postérieur et plus précisément au niveau des aires 7a, LIP, VIP, PO et au niveau du cortex pré-moteur (Andersen et al. 1985 ; Andersen et al. 1990 ; Duhamel et al. 1997, Galletti et al. 1993 ; Graziano et al. 1994), alors que d'autres neurones dont le taux d'activation est modulé par des modifications spatiales à l'intérieur de l'objet, quel que soit sa position par rapport au corps (et donc codant l'information selon un référentiel allocentré) ont été retrouvés également au niveau cortex pariétal postérieur, plus particulièrement dans LIP (Breznen et al. 1999) et au niveau du lobe frontal dans le Supplementary Eye Field (Olson et Gettner 1995).

Chez l'Homme, et en cas de négligence spatiale unilatérale, un de ces référentiel ou les deux peuvent être altérés. Le déficit d'orientation de l'attention vers le côté opposé à la lésion observés chez les négligents, résulterait d'un trouble de l'élaboration de la référence égocentrique en se référant à l'axe sagittal du corps (Karnath et al., 1991). Cette référence peut se concevoir comme une position d'équilibre entre les informations issues des deux côtés de l'espace et gouvernant les actions dirigées vers celles-ci. Chez les patients négligents, la transformation des coordonnées sensorielles en coordonnées égocentrées fonctionnerait avec une erreur systématique résultant de la déviation de la référence égocentrique du côté de la lésion (Ventre et al. 1984). En concordance avec cette hypothèse, un décalage ipsilésionnel du droit-devant chez les patients négligents a été observé (Heilman 1983, Perenin, 1992, Chokron & Imbert 1995). Cette déviation était supposée responsable d'une altération du système de coordonnées égocentrées nécessaire pour la coordination visuomotrice et l'exploration de l'espace, ce qui expliquerait le comportement de Négligence. Karnath et al. (1991) ont proposé que la négligence soit causée par une rotation ipsilésionnelle du cadre de référence tandis que Vallar et al. (1995) ont plaidé pour une translation ispsilésionnelle.

Cependant, la relation de cause à effet entre cette déviation ipsilésionelle dans la perception de l'axe egocentrique et les conséquences comportementales de négligence spatiale a ensuite été critiquée notamment suite à la mise en évidence d'une dissociation entre la présence d'un comportement de négligence avec l'absence de décalage de la référence égocentrique chez certains patients d'une part (Hasselbach and Butter 1997, Farné et al. 1998), et d'autre part, par l'absence de corrélation entre l'existence effective de ce décalage de l'axe égocentrique et la présence de comportements de négligence perceptive et/ou visuo-motrice chez les patients présentant des lésions cérébrales droites (Bartolomeo & Chokron 1999).

Le déficit peut aussi concerner la moitié contro-lésionnelle de chaque objet quelle que soit sa position dans le référentiel égocentré, c'est ce qu'on appelle **« Négligence centrée sur l'objet »** (Walker 1995, Bisiach 1997). Ces deux troubles (Négligence centrée sur le corps suite à une perturbation du référentiel egocentrique, et Négligence centrée sur l'objet suite à une perturbation du référentiel allocentrique) peuvent être concomitants (Gainotti et al. 1972) ou être observés séparément (Humphrey & Riddoch 1994). Ils ont été décrits après lésion du lobe pariétal inférieur droit, ou du cortex prémoteur dorsolatéral droit (Vallar 1993, Husain & Karnath 1996 ; Bisiach & Vallar 2000).

En utilisant l'IRM fonctionnelle chez les sujets sains, plusieurs études en mis en évidence une activation large des réseaux temporo-pariéto-occipitaux dans les tâches de navigation spatiale mettant en jeu à la fois les référentiels égocentriques et allocentriques (Ghaem et al. 1997 ; Gomez et al. 2014). Galati et al. (2000), a mis en évidence une activation des réseaux fronto-pariétaux à savoir le cortex pariétal postérieur et le cortex frontal pré-moteur aussi bien dans les taches faisant appel aux références égocentriques qu'allocentriques, avec une latéralisation évidente pour le côté droit, et avec des zones d'activations plus étendues pour les tâches égocentriques.

L'implication spécifique des réseaux fronto-pariétaux s'explique par leur rôle dans la préparation du mouvement orienté vers un but (comme l'orientation de la tête ou des yeux, l'approche et la saisie d'un objet), nécessitant la détermination de la localisation de la cible par rapport aux effecteurs moteurs (Galati et al. 2000), mais aussi par leur rôle dans le traitement visuel des relations spatiales allocentrées (voie visuelle dorsale, Landmark task, (Ungerleider & Mishkin 1982)).

Nous pensons qu'étudier les mouvements des yeux pendant une tâche d'imagerie mentale chez des sujets négligents, pourrait participer à mieux comprendre la négligence représentationnelle et son approche vis à vis des différents cadres de référence. D'une part, l'analyse des positions oculaires absolues au moment de l'évocation des différents éléments d'une carte visualisée, permettrait de situer l'image mentale selon l'axe egocentrique (le sujet génère-t-il sa carte mentale de façon centrée sur son corps ou complètement déviée vers le côté ipsi-lésionnel ?). D'autre part, l'analyse spatiale des fixations oculaires les unes par rapport aux autres, permettrait de vérifier la cohérence spatiale globale de la carte mentale (spatialement cohérente dans un cadre allocentrique ? distorsions spatiales plus marquées à gauche ?).

Des troubles de représentation spatiale notamment au niveau de l'axe horizontal, ont été décrits chez les sujets ayant une HLH, avec un biais contra-lésionnel lors de la bissection de lignes (Barton & Black 1998) et une exagération dans l'estimation des distances dans l'espace visuel contra-lesionnel (Doricchi et al. 2002). Ce trouble serait la conséquence de l'altération des coordonnées spatiales rétinotopiques (centré sur la rétine, amputation du champ visuel contra-lésionnel) au niveau supérieur de codage spatiotopique (centré sur la tête) par les réseaux pariéto-occipitaux (Galletti and Battaglini, 1989; Galletti et al, 1993, 1995; Andersen, 1995). La création d'un décalage entre les deux cadres de référence, par l'orientation de la tête vers le côté contralésionnel (en direction du champ aveugle) permet une réduction de ces troubles de représentation spatiale chez les hémianopsiques (Doricchi et al. 2002).

Dans l'article (2), nous discutons les caractéristiques spatiales des représentations mentales chez les HLH en référence d'abord à un cadre de référence allocentrique (cohérence spatiale globale de la carte mentale), et à un cadre de référence égocentrique non rétinotopique en évaluant la projection de la carte mentale par rapport à l'axe du corps

PARTIE 2

CONTRIBUTION EXPÉRIMENTALE

Article (1)

Publié dans



OPEN ACCESS Freely available online

PLOS ONE

Iterative Fragmentation of Cognitive Maps in a Visual Imagery Task

Maryam Fourtassi[1,2,3,4,5], Abderrazak Hajjioui[6], Christian Urquizar[1,2,3,4], Yves Rossetti[1,2,3,4], Gilles Rode[1,2,3,4], Laure Pisella[1,2,3,4]*

1 INSERM, U1028; CNRS, UMR5292; Lyon Neuroscience Research Center, Imp*Act* team, Lyon, France, **2** Université Lyon 1, Biologie Humaine, Lyon, France, **3** Hospices Civils de Lyon, Mouvement et Handicap, Hôpital Henry Gabrielle, St-Genis-Laval, France, **4** Mouvement et Handicap, Hôpital Neurologique, Lyon, France, **5** Faculté de Médecine et de pharmacie, Université Mohamed Premier, Oujda, Morocco, **6** Physical Medicine and Rehabilitation, CHU Hassan II Fez Faculty of Medicine and Pharmacy, University Mohammed Benabdellah, Fez, Morocco

Abstract

It remains unclear whether spontaneous eye movements during visual imagery reflect the mental generation of a visual image (i.e. the arrangement of the component parts of a mental representation). To address this specificity, we recorded eye movements in an imagery task and in a phonological fluency (non-imagery) task, both consisting in naming French towns from long-term memory. Only in the condition of visual imagery the spontaneous eye positions reflected the geographic position of the towns evoked by the subjects. This demonstrates that eye positions closely reflect the mapping of mental images. Advanced analysis of gaze positions using the bi-dimensional regression model confirmed the spatial correlation of gaze and towns' locations in every single individual in the visual imagery task and in none of the individuals when no imagery accompanied memory retrieval. In addition, the evolution of the bi-dimensional regression's coefficient of determination revealed, in each individual, a process of generating several iterative series of a limited number of towns mapped with the same spatial distortion, despite different individual order of towns' evocation and different individual mappings. Such consistency across subjects revealed by gaze (the mind's eye) gives empirical support to theories postulating that visual imagery, like visual sampling, is an iterative fragmented processing.

Citation: Fourtassi M, Hajjioui A, Urquizar C, Rossetti Y, Rode G, et al. (2013) Iterative Fragmentation of Cognitive Maps in a Visual Imagery Task. PLoS ONE 8(7): e68560. doi:10.1371/journal.pone.0068560

Editor: Floris P. de Lange, Radboud University Nijmegen, The Netherlands

Received January 28, 2013; **Accepted** May 30, 2013; **Published** July 17, 2013

Copyright: © 2013 Fourtassi et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: The authors have no support or funding to report.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: laure.pisella@inserm.fr

Introduction

It has been observed that any mental activities are spontaneously accompanied by eye movements [1]. For example, mental arithmetic [2], response to questions [3] or memory recollection [1] is associated with eye movements. Since these eye movements occur even in the dark or with closed eyes [2,4], they are not related to visual processing of the environment in which the cognitive task is performed but rather to the cognitive task itself, with the frequency of eye movements being correlated with the difficulty of the cognitive task [1]. It was hypothesized that the direction of eye movements was opposite to the cortical hemisphere engaged in the cognitive task (leftward in response to visuo-spatial questions and rightward in response to linguistic questions) but this has been discarded [5,6].

The eye movements occurring during mental visual imagery have become a privileged research area because of the hypothesized analogy with the saccades and fixations sampling visual information during visual perception [7]. In addition, oculometric technics made it possible to experimentally test this analogy. Studies comparing eye movements or fixations between a perceptual encoding phase, in which subjects had to learn a new material, and a visual imagery phase, in which subjects had to recall details of this material, have confirmed this analogy [8–15]. Indeed, the eye movements evoked during visual imagery were not arbitrary. Instead, they have been shown to be similar to those observed during the encoding, or to reflect the content of the imagery, i.e. the spatial relationship between the different components of the material provided to the subject. These studies have led to the idea that eye movements may provide insights into the processes of visual imagery.

However, as long as visual imagery was preceded by an encoding phase during which subjects made eye movements, the eye movements measured during visual imagery might reflect the processes of memory retrieval [15–17] rather than visual imagery processes per se. Indeed, the recall from memory might activate the whole memory trace, including the eye movements to the corresponding location where a stimulus was encoded.

Several studies investigated the spontaneous eye movements accompanying visual imagery without a previous experimental encoding phase either during verbal description of a scene [10,11] or during recall of geographical locations of French towns from long-term memory [18]. However, in the former, visual imagery was explicitly guided by spatial verbal indexes (e.g. "the tree to the left of the house") and in the latter the visual imagery task consisted in stating whether a town given verbally by the experimenter was "left" or "right" of Paris. In both cases eye movements might reflect a reaction to the explicit spatial indexes of the task rather than the visual imagery processes themselves. Accordingly, such directional eye movements were observed when

the subjects had no instructions to imagine anything but simply to listen to the verbal description [11].

Here, to address eye movements accompanying visual imagery without any preceding experimental encoding phase and without any explicit spatial indexes, we tested visual imagery from long-term memory in the following way. In our imagery condition, subjects had to imagine the map of France [18] and to name all the towns they visualize on this mental map [19,20]. This task prevents from the direct recall of a common provided material and from the contamination of visual imagery from the frame and context, including external landmarks [21] of a preceding encoding phase. Instead, for natives of one's country, towns' names information has been encoded differently by each individual over the span of his/her life from various sources and scales (a variety of regional or national maps). Moreover, stored in long-term memory, this information belongs to semantic knowledge and is therefore not associated any more with a specific scanpath: town's name can be evoked in different order, scales and strategies of retrieval (region by region with their administrative capital, or from the biggest town to the smallest…etc…).

However, since visual imagery cannot be fully dissociated from memory retrieval, we contrasted our imagery task with a control task of memory retrieval without imagery. Indeed, mental images are not built de novo; they necessarily reflect a combination of various sensorimotor experiences which might be stored in long-term memory. Roll et al. (1991) [22] postulated that the efferent commands to the eyes and proprioceptive information are stored along with the visual information. Mast & Kosslyn (2002) [23] guessed that such sensorimotor trace would presumably be preserved only in short-term memory but Martarelli & Mast (2012) demonstrated retention of this spatial information together with visual information after one week [17]. By contrasting trials with successful retrieval but unsucessful imagery and vice versa, neuroimaging techniques achieved to anatomically dissociate retrieval and imagery neural substrates [24]. However, visual imagery appears to be functionally tightly coupled with memory. Indeed, in addition to severe episodic memory deficits, patients with hippocampal damage show an impoverished ability to imagine fictitious events, even though these events never happened in their real lives [25]. It therefore appears impossible to convincingly study imagery without memory processes. Nevertheless, the imagery condition can be contrasted to a control condition of memory retrieval without imagery, because conversely, memory retrieval without visual imagery is possible. Contrary to most cognitive tasks in which sighted people can take advantage of the possibility to use visual imagery, in a phonological fluency task they do not perform better than early blind people [26]. Based on this experimental evidence that the phonological fluency task forces subjects to engage other strategies than visual imagery, we designed a task consisting in naming French towns starting with given letters. Moreover, this control (non-imagery) task was performed first, in order to avoid any contamination from the imagery experience.

We also faced a challenge in terms of analysis because we did not provide any material to the subjects prior the experiment in order to neither constrain nor contaminate their mental activity. We aimed at comparing, in both imagery and non-imagery conditions, gaze location at the time of uttering each town and the real location of this town on the map of France according to the Global Positioning System (GPS). We first adapted spatial correspondence methods developed and validated in a previous study without encoding phase [10] and applied them to our data set. Secondly, we tested powerful statistical tools which have been developed specifically for comparing bi-dimensional data (like (X, Y) coordinates of eye positions). Bi-Dimensional Regression (BDR) is a statistic model, originally developed by Tobler (1965) [27] as a means of comparing the degree of resemblance between two planar representations of the same configuration, each defined in a different system of 2-dimensional coordinates, given a set of matching points in each representation. BDR models are also

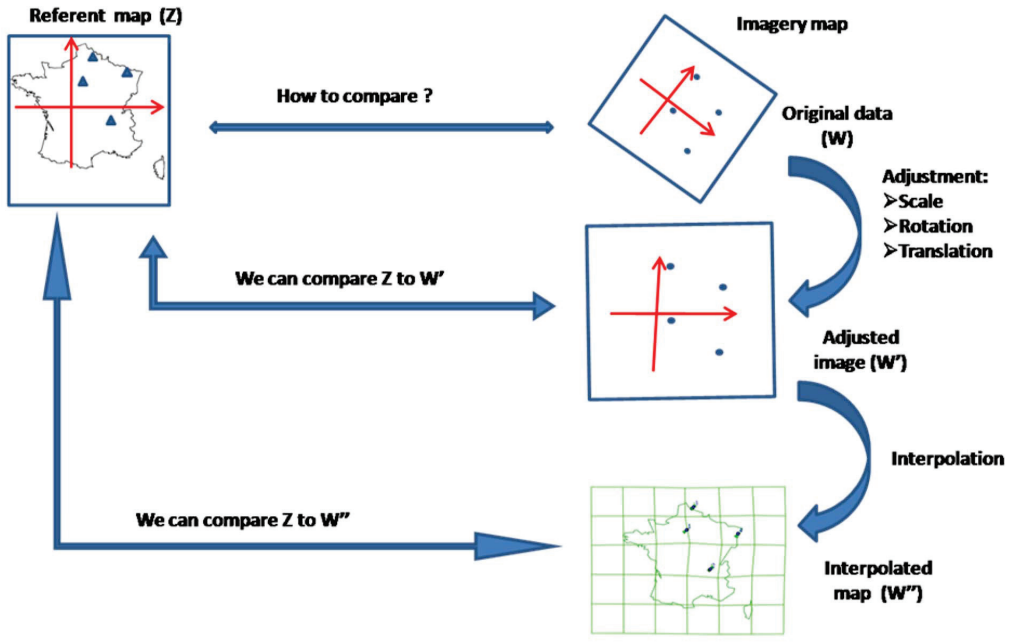


Figure 1. Schematic explanation of the bi-dimensional regression (BDR) according to the Euclidian model and its graphical representation using Darcy Software (inspired from [37]).
doi:10.1371/journal.pone.0068560.g001

inference tools for identifying the transformation rules between two planes. BDR estimates the transformation function parameters based on a least-squares minimization and a goodness of fit measure defined as the bidimensional correlation coefficient (R) [28]. Widely acknowledged in geography, BDR has more recently revealed as a powerful tool in neurosciences for assessing the configural relations between cognitive and actual maps [29], i.e. for specifically studying the distortions in the mental representation of a given map. Choosing to use BDR, we postulated that the visual imagery map distortion as reflected by gaze positions may consist of a translation that brings the mean locations into coincidence, rotates the principle axis about this location, and/or produces a uniform change in scaling (Figure 1). BDR analysis would be resistant to such distortions and provide a powerful statistical tool to reveal correlations between gaze and town positions in imagery condition. With such tool, a lack of significant correlation in the non-imagery condition would strongly argue for eye movements being related to visual imagery specifically.

Finally, in his hypothesized analogy between visual imagery and visual perception, Hebb [7] intuitively suspected that eye movements in visual imagery would reflect a successive process of building mental images, since they are involved in sequentially sampling visual information during visual perception [30]. Although vision creates the impression that everything is perceived simultaneously, there is experimental evidence that the brain does not contain a 'picture-like' representation of the visual world that is stable and complete [31]. Vision instead implies multiple dynamic partial representations, given the restricted visual acuity and the limited number of elements that can be represented [32] and updated across saccades (review in [32,33]). Like for active vision, one may expect that visual imagery would not consist in building a unique mental representation. Instead, visual imagery may involve the mapping of multiple successive images from memory. Accordingly, in a previous study where the same imagery task was used [34], our team observed that the same amount of towns were given with and without imagery but the localization of the successive towns, evoked in an imagery condition, was often characterized by the geographical proximity of neighboring towns in the series. Visual imagery may consist of building multiple successive partial representations of the map of France, each entailed with a specific spatial distortion (characterized by a new transformation function in the BDR model). Therefore, we aimed at studying the spatio-temporal dynamics of visual imagery through the evolution of the BDR coefficient of determination, as a function of the evoked towns' sequence, for each subject.

Materials and Methods

Participants

Ten healthy subjects (5 men and 5 Women) volunteered to participate in the study. All of the subjects were French-natives

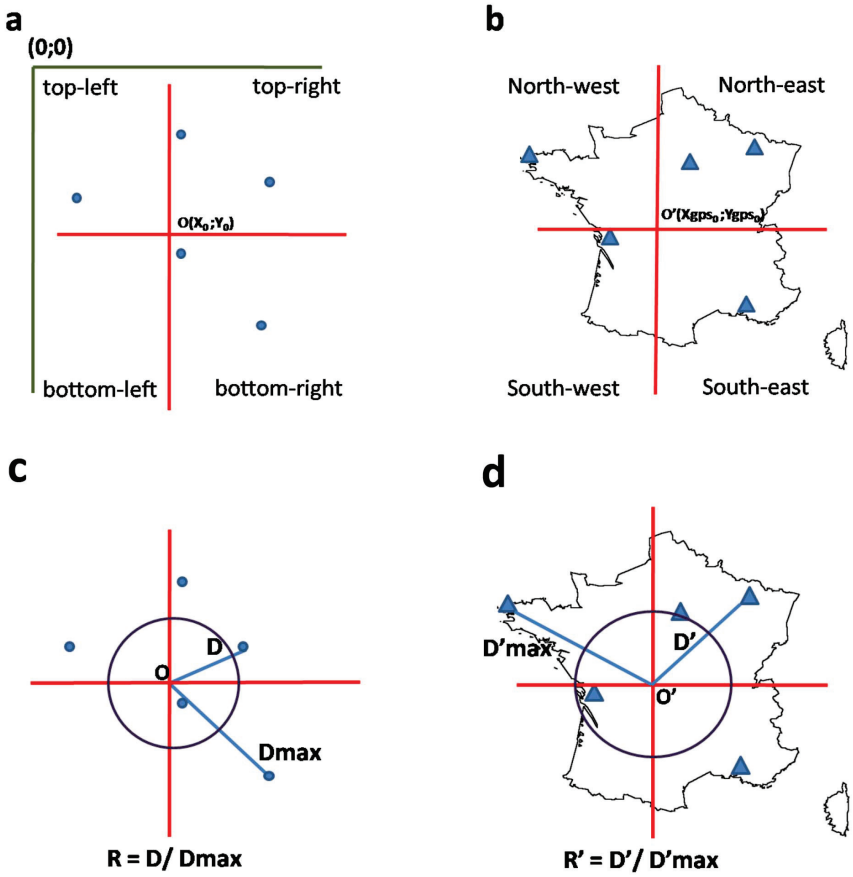


Figure 2. Spatial correspondence analysis. 1) Grouping in four quadrants according to the reference center for both systems of coordinates; the gaze coordinates (a) and the GPS coordinates (b). 2) Determining the degree of remoteness from the reference centre for each system of coordinates; gaze coordinates (c) and GPS coordinates (d). The circle represents a 50% degree of remoteness from the centre according to Dmax.
doi:10.1371/journal.pone.0068560.g002

Table 1. Total number of given town names in the two tasks.

Subject number	Imagery Task	Control task
1	25	11
2	66	30
3	10	15
4	27	19
5	40	20
6	36	14
7	38	37
8	35	20
9	44	15
10	31	15
Total Number	352	196

doi:10.1371/journal.pone.0068560.t001

and lived in France. All reported normal or corrected-to-normal vision.

Written informed consent was obtained from each subject before the experiment, which was conformed to the Code of Ethics of the World Medical Association (Declaration of Helsinki) and was approved by the local ethics committee of the Lyon Neuroscience Research Center (INSERM U1028 - CNRS UMR 5292).

Apparatus

The eye tracker used was a SensoMotoric Instruments (SMI) iView pupil and corneal reflex imaging system with a sampling frequency of 200 Hz and spatial accuracy of 0.5°. It consisted of a scene camera and an eye camera mounted on a bicycle helmet. The outputs of the system were two temporally synchronised files: an MPEG video file and a data file providing gaze coordinates for each subject. A fixation was scored if the gaze remained stationary for at least 50 ms (ten consecutive measurement samples) [35] with a dispersion threshold of 1° on both X and Y coordinates.

Procedure

Participants were comfortably seated in front of a white wall and were asked to keep their eyes open throughout the experiment. Head movements were restricted by an adjustable rest for the neck and nape. Participants were naïve about the real aim of the study and the recording of eye movements was not explicitly mentioned. They were told that the head-mounted camera measured their pupil dilatation which reflected their mental workload during effortful memory retrieval. A paper sheet with five dots defining a gaze calibration zone of 60 cm X 60 cm corresponding 30°x 30° was sticked on the wall (at 114 cm from the subject) and immediately removed after calibration. Then, the participants were asked to perform the control task followed by the imagery task.

The phonological fluency task (control task). This task was meant to lead to memory retrieval without visual imagery. The participants received the following instruction: *"When you hear the starting signal, give as many French towns as you can whose names begin with the letter you will hear. If you can find no more French towns' names beginning with the first given letter and want to change letter then say "change" and you will hear the next letter."* The given letters were "A", "P", "B", "M", "L", "C", "S", "R" in the same order for all the subjects, who often did not go through all the letters because the recording was stopped after two-minute duration for every subject. These letters were specifically chosen for this task because they were initials of a substantive number of large French towns.

The visual imagery task. In this task, participants were given the following instructions. *"Now, imagine a map of France. When you hear the starting signal, give the maximal number of French towns you can visualize on your imagined map."* Also in this task, the recording was stopped after two-minute duration for every subject. If the subjects spontaneously stopped before the two minutes, they were asked to give more towns.

Analysis

The sound file of the sequence of towns uttered by each subject was extracted from the mpeg video file and used to determine the precise time of each verbal response. To determine the eye-position corresponding to a town name, we searched for the fixation occurring in a temporal range of 2 seconds, before or after the town name was pronounced. When more than one town name was pronounced in the 4 seconds range, then the interval was shortened to avoid any overlap (the timing border was set in between the two successive town names). When there was more than one fixation in the set time interval, the fixation of longer duration was systematically considered.

Spatial correspondence analysis. This analysis was largely inspired from a previous study by Johansson et al. (2006). Correspondence of the eye movements was analyzed for all the towns pronounced by each subject in both tasks using a method to assess the positions of the eye within the subject's entire gaze pattern (scanpath). To this purpose, we defined for each scanpath, a reference central point O (X0, Y0) with X0 = (Xmax-Xmin)/2 and Y0 = (Ymax-Ymin)/2. Then, we normalized the gaze coordinates according to this new reference center and did the same operation for the GPS coordinates according to the centre of the map of France O' (Xgps0, Ygps0). This new reference center identified 4 quadrants for each system of coordinates (See Figure 2 (a) and (b)).

The correspondence of each two pairs of coordinates (gaze coordinates and GPS coordinates) for a given town was determined in terms of direction only (low correspondence) and in terms of both direction and amplitude (high correspondence). To achieve low correspondence, the gaze location for a given city had to be localized in the same quadrant as the GPS location on the real map. High correspondence was achieved if the gaze location was not only in the same quadrant, but also within the same degree of remoteness from the centre of reference. As

Table 2. Difference between observed and chance-expected correct eye positions, in the visual imagery task.

Eye position coding	% of correct eye positions	Statistical significance Wilcoxon signed rank statistic
Low correspondance	35	W = 52, z = −2.65, p = 0.008
High correspondance	18.5	W = 50, z = −2,54, p = 0.01

doi:10.1371/journal.pone.0068560.t002

Table 3. Difference between observed and chance-expected correct eye positions, in the phonological fluency task.

Eye position coding	% correct eye positions	Statistical significance Wilcoxon signed rank statistic
Low correspondance	25	W = 2, z = −0.10, p = 0.20
High correspondance	9.5	W = 5, z = −1.27, p = 0.92

doi:10.1371/journal.pone.0068560.t003

subjects might visualize the map using different scales, we defined for each town the relative remoteness (R) from the reference centre. R is the ration D/Dmax, with D being the distance between a given town's coordinates and the reference centre coordinates, and Dmax the distance between this reference centre and the furthest town mentioned. Here we took as distance ratio cut-off R = D/Dmax = 0.5. Thus gaze location and GPS location were considered as having an equal distance from the reference centre if they were both inside the circle or both outside the circle (See Figure 2 (c) and (d)).

The number of fixations scored correct according to low and high correspondence was then compared with the possibility that the participant's fixation would lie at the correct position by chance. For low correspondence, the probability for the eye to be located in the correct quadrant by chance was 1/4 (25%). For high correspondence, the probability for the eye to be located in both the correct quadrant (1/4) and the correct remoteness (1/2) from the center by chance was defined as 1/8 (12.5%). These percentages of chance were transformed into individual expected number of correct occurrence that would be made by chance based on the number of towns provided for each subject. These two paired samples (observed number versus number expected from chance) were then analyzed using Wilcoxon signed-ranks test [36] for low and high correspondence separately.

Bi-dimensional regression (BDR) analysis. To verify our findings at an individual level, we compared for each subject the gaze locations at the time of uttering each town and the real GPS locations of these towns using the BDR model [27]. The BDR is based on the same statistical principles as the one-dimensional regression with a major difference that it applies to bi-dimensional variables (X;Y) systems [29]. The Eucledian BDR model is characterized by the following equation where (A;B) are the dependent variables (the image) and (X;Y) the independent variables (the source).

$$\begin{pmatrix} A \\ B \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha 1 \\ \alpha 2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \beta 1 - \beta 2 \\ \beta 2 + \beta 1 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} X \\ Y \end{pmatrix}$$

The intercept has two components $\alpha 2$ and $\alpha 1$ reflecting the vertical and horizontal translation factors, respectively. The slope has two components $\beta 1$ and $\beta 2$ which are used to compute the scale transformation magnitude $\phi = (\beta 1 + \beta 2)^{1/2}$ and the rotation angle $\theta = \tan^{-1}(\beta 2/\beta 1)$ by which the original coordinates were transformed to derive the least square fit [29].

Using BDR Matlab application developed by TJ Pingel (http://www.geog.ucsb.edu/), we investigated the correlations between the gaze locations at towns' evocation (dependent variables, variant map) and the longitudes and latitudes of these towns, converted to planar (X;Y) coordinates (independent variables, referent map). Like uni-dimensional regression, the BDR provides for each subject a correlation coefficient (R) and a p-value according to the test F for regression.

Chronological evolution of the BDR coefficient of determination. The BDR coefficient of determination (R^2) reflects the goodness of fit of the regression model. We studied for each subject, the evolution of the value of the R^2 based on the number of cities mentioned in their chronological order, to determine whether the correlation either gained or lost strength and when more towns (data, potential errors) were added. The dynamics of R^2 evolution of each subject were compared in order to determine whether a common pattern could be identified.

Table 4. Statistical significance (F test) and BDR coefficient of correlation (R) in each subject, in the two experimental conditions, with gaze locations being the dependent variables and towns' GPS positions being the independent variables.

Subjects	Phonological fluency task		Visual imagery task	
	p-value	R	p-value	R
1	0.823	0.14	0.0001	0.61
2	0.322	0.17	0.05	0.39
3	0.803	0.1	0.0001	0.87
4	0.562	0.17	0.0001	0.67
5	0.503	0.17	0.0001	0.55
6	0.185	0.36	0.0001	0.51
7	0.685	0.14	0.0001	0.48
8	0.461	0.2	0.0001	0.85
9	0.546	0.2	0.0001	0.68
10	0.450	0.22	0.01	0.36

doi:10.1371/journal.pone.0068560.t004

Graphic Representations of the Mental Maps as Reflected by Gaze Positions

Graphical representations of bi-dimensional regressions were realized using Darcy®2.0 software [37]. This software extracts graphics after a two-step process: 1) the "adjustment" between the two systems of coordinates (gaze and GPS coordinates) according to the BDR parameters (translations, scale adaptation and rotation) is calculated on the observed data points, and 2) the "interpolation" extends the adjustment algorithms to the entire studied area (here the map of France) in order to obtain an illustration of the mapping distortion. The interpolation process involves superimposing a grid on the adjusted image in order to obtain values at any point of the map surface.

Results and Discussion

Descriptive Results

The number of town provided by each subject in the two tasks is displayed on Table 1. In most of the subjects, but not all, the number of towns given in the visual imagery condition was higher than in the phonological fluency task. This might be explained either by the order of the tasks (the visual imagery task performed

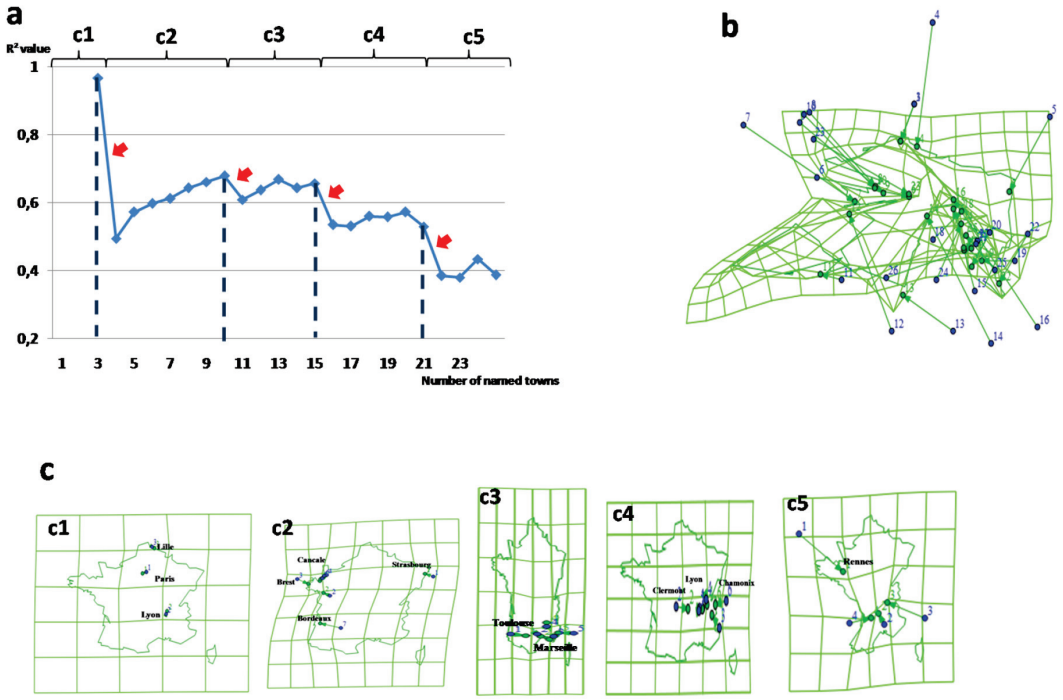


Figure 3. Graphic representation of the cognitive map of France as reflected by gaze positions for the subject n°1, after adjustment and interpolation, according to BDR and using Darcy software. (a) The coefficient of determination (R^2) of BDR in the subject n°1, in the imagery condition, according to the number of towns evoked in chronological order. The curve shows 4 drastic drops pointed by arrows. (b) Representation of all the towns evoked by the subject n°1 during the 2 minutes duration of the imagery task, where the green points correspond to the adjusted gaze positions and the blue points represent the real GPS positions of the same towns. (c) Graphic representations of gaze positions, limited to small sequences of towns in their chronological order, in the same subject. The cut-off between these sequences was defined by the abrupt decreases in the R^2 curve.
doi:10.1371/journal.pone.0068560.g003

at the end could have benefited from the previously retrieved towns' names) or by a possible facilitation of memory retrieval by visual imagery processes [38].

Spatial Correspondence Analysis

In the imagery task, the correspondence between eye-fixations and real GPS locations of the uttered French towns was significantly different from chance levels in both low and high correspondence models (Table 2), whereas neither low nor high correspondence reached significance in the control task (Table 3). Although our adaptation of the spatial correspondence analysis was based on the idea that gaze would faithfully match a unique static mental representation of the true map of France, the correspondence was strong enough to reach the high level in the visual imagery task and not even the low level in the phonological task. As memory retrieval of French town names was present in the two tasks, this result demonstrated at the group level that the spatial correspondence between gaze and the towns' positions was specifically related to visual imagery.

BDR Analysis

To verify our findings at an individual level, we compared for each subject the mental map, as reflected by gaze locations at each town name's uttering, and the real GPS map using the BDR model. BDR performed in each subject strongly confirmed the preceding group analysis. A significant correlation (all $p<0.05$) was found between the mental and the real map for every single subject in the imagery task and for none of the individuals in the control task (all $p>0.05$) (See Table 4). In other words, no subject reported the town names without positioning the eyes in relation to their geographic location when asked to visualize them on a mental map. Conversely, despite their incessant eye movements and the statistical power of the BDR, no subject presented a spatial correlation between their eye positions and the town geographical locations while reporting town names through phonological access. These clear-cut results not only validate the BDR as a method to study eye positions during visual imagery but also provide a specific link between gaze location and visual imagery at an individual level. Several authors have postulated a functional role of eye movements in visual imagery [7,9,18,39,40]. However, as also mentioned by these authors, it might not necessarily be the eye movements per se, but the processes that drive them, which are functionally associated with the construction of visual images. In other words, if the construction of visual images is reflected by overt ocular behavior in our task, this does not necessarily imply a functional role played by the saccadic execution per se. The functional role might rather be attributed to the processes of saccade planning which have been often assimilated to covert shifts of attention (for discussions about the functional coupling between saccade planning and covert attention but their possible neural dissociation see [41–45]). The possibility to perform simple imagery tasks when participants are instructed to withhold eye movements suggests that covert attention shifts may be sufficient [46,40]. Participants may draw primarily on transformational processes or on attentional processes to scan a mental image [47].

Saccades might or might not accompany these processes. This would explain why the coefficient of determination (R^2), which reflects the proportion of variability in a data set that is accounted

for by the statistical Euclidian model, remained relatively low in most subjects even if the correlations were significant.

An additional explanation would be that a unique Euclidian transformation function was calculated for the entire duration of the visual imagery task. The analysis can be further improved if we consider that visual imagery may not consist in building a unique mental representation. Instead, it may consist of building multiple successive partial representations of the map of France, each entailed with a specific spatial distortion (characterized by a new transformation function in the BDR model).

Fragmentation of Visual Imagery

Congruent with the above prediction, we observed that R^2 values decreased as a function of the evoked towns' sequence, for each subject with a stereotyped pattern. This diminution was not progressive but rather characterized by plateaus and drastic drops (red arrows on Figure 3a for a typical subject; see other subjects on Figures S1, S2, S3, S4, S5, S6, S7, S8, S9). The drops occurred about every 6 successive towns on average, defining series of towns mapped with similar spatial distortion (plateau in R^2 values) in-between. This finding reveals that imagery of the map of France was not generated at once as a global and unique mental image. Instead, imagery appears to be made up of a succession of partial mental images. The transition between two partial images may be revealed objectively by the drops in the R^2 function across the order of towns evoked. Each drop would represent a change in one or more of the BDR adjustment parameters, i.e. a translation, a rotation or a scale variation at each new partial image generation rather than a decrease of spatial correlation. Each successive partial mapping can be objectified by illustrations provided by Darcy® 2.0 Software [37]. The variations of scales and orientations between successive maps are illustrated on Figure 2c for a typical subject (see other subjects on Figures S1–S9). The illustration of a unique visual representation produced for the entire sequence of towns is provided for a typical subject on Figure 3b. Even if the spatial correlation is significant for each subject, the graphic does not appear visually consistent with the real map of France. For comparison, Figure 3c (see other subjects on Figures S1–S9) presents the successive representations separated by the R^2 drops, which clearly show an improved visual consistency with the real map of France. Since this improved consistency was found for each subject, it provides a strong argument for a common fragmentation procedure of visual imagery, in which eye movements allow one to visualize a montage, a composite created from multiple and various memories [23].

Conclusion

To sum up, spatial correspondence between the sequence of gaze and town locations was revealed only when visual imagery accompanied memory retrieval. As reflected by the evolution of the BDR coefficient of determination with the number of towns reported, all subjects used a common formula, i.e. iteratively generated a series of partial mental images, each of them representing a limited number of towns. BDR graphical representations revealed that this common sequential procedure of visual imagery between individuals did not prevent each individual from exhibiting different spatial strategies of town evocation and different spatial distortions. Therefore, gaze recording and BDR analysis are powerful tools to both reveal the common dynamics and procedures of visual imagery and study specific individual imagery distortions, which could be interesting, especially following brain damage (e.g. representational neglect: [34]).

Supporting Information

Figure S1 Graphic representation of the cognitive map of France as reflected by gaze positions, in the imagery task, for the subject n°2.
(TIF)

Figure S2 Graphic representation of the cognitive map of France as reflected by gaze positions, in the imagery task, for the subject n°3.
(TIF)

Figure S3 Graphic representation of the cognitive map of France as reflected by gaze positions, in the imagery task, for the subject n°4.
(TIF)

Figure S4 Graphic representation of the cognitive map of France as reflected by gaze positions, in the imagery task, for the subject n°5.
(TIF)

Figure S5 Graphic representation of the cognitive map of France as reflected by gaze positions, in the imagery task, for the subject n°6.
(TIF)

Figure S6 Graphic representation of the cognitive map of France as reflected by gaze positions, in the imagery task, for the subject n°7.
(TIF)

Figure S7 Graphic representation of the cognitive map of France as reflected by gaze positions, in the imagery task, for the subject n°8.
(TIF)

Figure S8 Graphic representation of the cognitive map of France as reflected by gaze positions, in the imagery task, for the subject n°9.
(TIF)

Figure S9 Graphic representation of the cognitive map of France as reflected by gaze positions, in the imagery task, for the subject n°10.
(TIF)

Acknowledgments

The authors are grateful to Colette Cauvin for her help in the use of the Darcy software, and to Aarlenne Z. Khan for her comments on an earlier version of the manuscript. This study has been performed at the Platform "Movement and Handicap" (Hospices Civils de Lyon and Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon).

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: LP MF GR. Performed the experiments: LP MF CU. Analyzed the data: MF AH LP. Contributed reagents/materials/analysis tools: MF LP CU YR. Wrote the paper: MF LP GR.

References

1. Ehrlichman H, Micic D, Sousa A, Zhu J (2007) Looking for answers: eye movements in non-visual cognitive tasks. Brain Cogn 64: 7–20.
2. Lorens SA, Darrow CW (1962) Eye movements, EEG and EKG during mental multiplication. Electroencephalogr Clin Neurophysiol 14 : 739–746.
3. Ehrlichman H, Barrett J (1983) "Random" saccadic eye movements during verbal-linguistic and visual-imaginal tasks. Acta Psycologia 53: 9–26.
4. Gurevitch B (1959) Possible role of higher proprioceptive centres in the perception of visual space and in the control of motor behaviour. Nature 184 : 1219–1220.
5. Ehrlichman H, Weinberger A (1978) Lateral eye movements and hemispheric asymmetry: a critical review. Psychol Bull 85: 1080–1101.
6. Raine A (1991) Are lateral eye movements a valid index of functional hemispheric asymmetries? Br J Psychol 82: 129–153.
7. Hebb DO (1968) Concerning imagery. Psychol Rev 6: 466–477.
8. Brandt SA, Stark LWJ (1997) Spontaneous eye movements during visual imagery reflect the content of the visual scene. J Cogn Neurosc 26 : 207–231.
9. Laeng B, Teodorescu DS (2002) Eye scanpaths during imagery reenact those of perception of the same visual scene. Cogn Sci 26: 207–231.
10. Johansson R, Holsanova J, Holmqvist K (2006) Pictures and spoken descriptions elicit similar eye movements during mental imagery, in light and complete darkness. Cogn Sci 30: 1053–1079.
11. Spivey MJ, Geng JJ (2001) Oculomotor mechanisms activated by imagery and memory: eye movements to absent objects. Psychol Res 65: 235–241.
12. Richardson DC, Kirkham NZ (2004) Multimodal events and moving locations: eye movements of adults and six-month-olds, reveal dynamic spatial indexing. J Exp Psychol Gen 133: 46–62.
13. Altmann GT, Kamide Y (2009) Discourse-mediation of the mapping between language and the visual world: eye movements and mental representations. Cognition 111: 55–71.
14. Martarelli CS, Mast FW (2011) Preschool children's eye-movements during pictorial recall. Br J Dev Psychol 29: 425–436.
15. Altmann GT (2004) Language mediated eye movements in the absence of a visual world: "the blank screen paradigm." Cognition 93: B79–B87.
16. Richardson DC, Altmann GT, Spivey MJ, Hoover MA (2009) Much do about eye movements to nothing: a response to Ferreira et al.: taking a new look at looking at nothing. Trends Cong Sci 13: 235–236.
17. Martarelli CS, Mast FW (2013) Eye movements during long-term pictorial recall. Psychol Res 77(3): 303–309.
18. Bourlon C, Oliviero B, Wattiez N, Pouget P, Bartolomeo P (2011) Visual mental imagery: What the head's eye tells the mind's eye. Brain Res 1367: 287–297.
19. Rode G, Perenin MD, Boisson D (1995) Neglect of the representational space: demonstration by mental evocation of the map of France. Rev Neurol 151: 161–164.
20. Rode G, Rossetti Y, Perenin MT, Boisson D (2004) Geographic information has to be spatialized to be neglected: a representational neglect case. Cortex 40: 391–7.
21. O'Regan JK, Noë A (2001) A sensorimotor account of vision and visual consciousness. Behav Brain Sci 24: 939–973.
22. Roll R, Velay JL, Roll JP (1991) Eye and neck proprioceptive massages contribute to the spatial coding of retinal input in visually oriented activities. Exp Brain Res 85: 423–431.
23. Mast FW, Kosslyn SM (2002) Eye movements during visual mental imagery. Trends Cogn Sci 6: 271–272.
24. Huijbers W, Pennartz CM, Rubin DC, Daselaar SM (2011) Imagery and retrieval of auditory and visual information : Neural correlates of successful and unsuccessful performance. Neuropsychologia 49 : 1730–1740.
25. Hassabis D, Kumaran D, Vann SD, Maquire EA (2007) Patients with hippocampal amnesia cannot imagine new experiences. Proc Natl Sci U S A 104 : 1726–1731.
26. Wakefield CE, Homewood J, Taylor AJ (2006) Early Blindness May Be Associated with Changes in Performance on Verbal Fluency Tasks. J Visual Impairment and Blindness 100 : 306–310.
27. Tobler W (1965) Computation of the corresponding geographical patterns. Papers of the regional science association 15: 131–139.
28. Hessler J (2006) Warping Waldseemüller: A Phenomenological and Geometric Study of the 1507 World Map. Cartographia 4: 101–114.
29. Friedman A, Kohler B (2003) Bidimensional regression: assessing the configural similarity and accuracy of cognitive maps and other two-dimensional data sets. Psychol Methods 8: 468–491.
30. Yarbus AL (1967) Eye movements and vision. New York; Plenum Press.
31. Rensink RA (2000) The dynamic representation of scenes. Vis Cognition 7: 17–42.
32. Pisella L, Alahyane N, Blangero A, Thery F, Blanc S et al. (2011) Right-hemispheric dominance for visual remapping in humans. Philos Trans R Soc B 366(1564): 572–85.
33. Pisella L, Mattingley JB (2004) The contribution of spatial remapping impairments to unilateral visual neglect. Neurosci Behav Rev 28: 181–200.
34. Rode G, Revol P, Rossetti Y, Boisson D, Bartolomeo P (2007) Looking while imagining: the influence of visual input on representational neglect. Neurology 68: 432–437.
35. Van Reekum CM, Jonstone T, Urry HL, Thurrow ME, Schaefer HS et al. (2007) Gaze fixations predict brain activation during the voluntary regulation of picture-induced negative affect. Neuroimage 36 : 1041–1055.
36. Wilcoxon F (1945) Individual comprison by ranking methods. Biometrics Bull 1 : 80–83.
37. Cauvin C, Vuidel G (2009) Logiciel de comparaison spatiale Darcy 2.0 d'après les travaux originaux de W. Tobler. Spatial-modelling.info Website (Interactive Platform for Geography and Spatial Modelling). Available: http://www.spatial-modelling.info/Darcy-2-module-de-comparaison. Accessed 2013 Jun 10.
38. Ferreira F, Apel J, Handerson JM (2008) Taking a new look at looking at nothing. Trends Cog Sci 12 : 405–410.
39. Neisser U (1967) Cognitive Psychology. New York : Appleton-Century-Crofts.
40. Johansson R, Holsanova J, Dewhurst R, Holmqvist K (2012) Eye movements during scene recollection have a functional role, but they are not reinstatements of those produced during encoding. J Exp Psychol Hum Percept Perform 38 : 1289–1314.
41. Rizzolatti G, Riggio L, Dascola I, Umilta C (1987) Reorienting attention across the horizontal and vertical meridians – Evidence in favor of a premotor theory of attention. Neuropsychologia 25 : 31–40.
42. Deubel H, Schneider WX (1996). Saccade target selection and object recognition: Evidence for a common attentional mechanism. Vis Research 36 : 1827–1837.
43. Blangero A, Khan AZ, Salemme R, Deubel H, Schneider WX et al. (2010) Pre-saccadic perceptual facilitation can occur without covert orienting of attention. Cortex 46 : 1132–1137.
44. Khan AZ, Blangero A, Rossetti Y, Salemme R, Luauté J et al. (2009) Parietal damage dissociates saccade planning from presaccadic perceptual facilitation. Cereb Cortex 19 : 383–387.
45. Smith DT, Schenk T (2012) The premotor theory of attention : time to move on ? Neuropsychologia 50 : 1104–1114.
46. Thomas LE, Lleras A (2009) Covert shifts of attention function as an implicit aid to insight. Cognition 111 : 168–174.
47. Borst G, Kosslyn SM, Denis M (2006) Different cognitive processes in two image-scanning paradigms. Mem Cognit 34(3): 475–90.

Article (2)

Publié dans

NEUROPSYCHOLOGIA
An international journal in behavioural and cognitive neuroscience

Neuropsychologia 86 (2016) 141–152

Contents lists available at ScienceDirect

Neuropsychologia

journal homepage: www.elsevier.com/locate/neuropsychologia

Spontaneous ocular positioning during visual imagery in patients with hemianopia and/or hemineglect

Maryam Fourtassi [a,b,*], Gilles Rode [a,c,d], Caroline Tilikete [a,c,e], Laure Pisella [a,c]

[a] INSERM, U1028, CNRS, UMR5292, Lyon Neuroscience Research Center, ImpAct, 16 Avenue du Doyen Lépine, 69676 Bron cedex, France
[b] Université Mohamed Premier, Oujda, Morocco
[c] Université Lyon1, Villeurbanne, France
[d] Hospices Civils de Lyon, Hôpital Henry Gabrielle, Mouvement et Handicap, F-69000 Lyon, France
[e] Hospices Civils de Lyon, Unité de Neuro-ophtalmologie, Hôpital Neurologique, F-69000 Lyon, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 2 October 2015
Received in revised form
16 April 2016
Accepted 25 April 2016
Available online 26 April 2016

Keywords:
Visual imagery
Neglect
Hemianopia
Eye movements

ABSTRACT

Spontaneous eye movements during imagery are not random and can be used to study and reveal mental visualization processes (Fourtassi et al., 2013; Johansson et al. 2006). For example, we previously showed that during memory recall of French towns via imagery healthy individuals looks straight ahead when recalling Paris and their subsequent gaze positions are significantly correlated with the real GPS coordinates of the recalled towns. This correlation suggests that memory retrieval is done via depictive representations as it is never found when the towns are recalled using verbal fluency. In the present paper we added to this finding by showing that the mental image is spontaneously centered on the head or body midline.

In order to investigate the capacities of visual imagery in patients, and by extension, the role of primary visual cortex and fronto-parietal cortex in spatial visual imagery, we recorded gaze positions during memory recall of French towns in an imagery task, a non-imagery task (verbal fluency), and a visually-guided task in five patients with left or right hemianopia and in four patients with hemineglect (two with left hemianopia and two without).

The correlation between gaze position and real GPS coordinates of the recalled towns was significant in all hemianopic patients, but in patients with hemineglect this was only the case for towns located on the right half of the map of France. This suggests hemianopic patients can perform spatially consistent mental imagery despite direct or indirect unilateral lesions of the primary visual cortex. In contrast, the left-sided towns recalled by hemineglect patients, revealed that they have some spatial inconsistency or representational difficulty.

Hemianopic patients positioned and maintained their gaze in their contralesional hemispace, suggesting that their mental map was not centered on their head or body midline. This contralesional gaze positioning appeared to be a general compensation strategy and was not observed in patients with neglect (with or without hemianopia). Instead, neglect patients positioned their gaze in their ipsilesional hemispace and only when performing the visual imagery task.

These findings are discussed in the context of the role of occipital and fronto-parietal cortices in the neuroanatomical model of visual imagery developed by Kosslyn et al. (2006).

© 2016 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The pictorial nature and the neural correlates of mental processes represent a historical debate in cognitive neuroscience (Kosslyn, 1994; Kosslyn et al., 2006; Pylyshyn, 2002, 2003; O'Regan and Noë, 2001; Vidal et al., 2005). Imagery can be defined as depictive mental representations of objects or events without the presence of an external stimulus, which is generally associated with the experience of "seeing with the mind's eye" (Fink, 1989). In a depiction, two parts that are close in the mental representation correspond to two parts which are actually close together in real space, as is the case for viewed scenes represented in retinal, retinotopic and spatiotopic maps throughout the visual perceptual system (Pearson and Kosslyn, 2015). In recent years, an extensive body of research focusing on the similarities between mental imagery and visual perception has provided substantial empirical

* Corresponding author at: INSERM, U1028, CNRS, UMR5292, Lyon Neuroscience Research Center, ImpAct, 16 Avenue du Doyen Lépine, 69676 Bron cedex, France.

http://dx.doi.org/10.1016/j.neuropsychologia.2016.04.024
0028-3932/© 2016 Elsevier Ltd. All rights reserved.

evidence that these two phenomena share overlapping neural substrates of the human visual system (Kosslyn, 2005; Kosslyn et al., 2001, 2006, 1999; Pearson et al., 2008; Albers et al., 2013; Naselaris et al., 2015). Neuroimaging techniques have revealed significant overlap in brain area activations during visual perception and visual imagery that reached up to 90% when the imagery and perception tasks were very similar (Ganis et al., 2003). These overlapping regions included the primary visual cortex (V1) in several studies (Farah et al., 1988; Goldenberg et al., 1989; Kosslyn et al., 1993, 1997; Damasio et al., 1993; Sabbah et al., 1995) but other studies showed no overlap in visual regions (Roland and Gulyas, 1994; Mellet et al., 1995, Bridge et al., 2012). The lack of overlap in visual areas was previously argued to be task-related, but the use of more sensitive neuroimaging techniques has now established a clear involvement of V1 in imagery (See for review Pearson and Kosslyn, 2015). For example, activity patterns in V1 during visual perception can be used to identify a particular visualized mental image in the absence of an external stimulus (e.g., Albers et al., 2013; Naselaris et al., 2015).

Accordingly, mental imagery can be thought of as a kind of "replay" of visual perception that uses much of the same neural machinery, but with "visual" information travelling in the opposite direction: "top-down" from memory (Farah, 2000). Kosslyn et al. (1994, 2006) proposed an integrative model of visual perception and imagery in which visual information is represented on a "visual buffer", consisting of retinotopically organized visual cortex in the occipital lobe, and an "attentional window" which selects relevant information to extract for further processing and awareness. Dissociated neural substrates may be involved in the generation of visual images from a template stored in long-term memory (image projection on the visual buffer), and in the mental exploration of these images (displacement of an attentional window) (Ganis et al., 2003; Farah, 2000). More precisely, mental image generation could rely on a network including the medial temporal lobe (e.g. Warren et al., 2010) projecting to the primary visual cortex, while attentional shifts involved in image exploration could rely on the fronto-parietal network (Corbetta, 1998). Such a model would predict a crucial role of the primary visual and fronto-parietal cortices in imagery processes and impaired imagery abilities in patients with homonymous lateral hemianopia (HLH) and in patients with hemineglect.

Similar to the results of neuroimaging studies, neuropsychological studies have reported contrasted findings concerning whether mental imagery, like visual perception, requires V1 activation (Kosslyn et al., 1999; Butter et al., 1997; Dulin et al., 2008, 2011; Bridge et al., 2012) and whether mental imagery is systematically impaired in patients with perceptual hemineglect (Bartolomeo et al., 1994; Anderson, 1993, See for review Rode et al., 2010). For example, Bridge et al. (2012) reported the case of a patient with a bilateral lesion of V1 and complete cortical blindness but preserved visual imagery, and Bartolomeo et al. (1994) reported a dissociation between representational neglect and perceptual neglect. These contradictory findings could have resulted from the use of alternative mental strategies (non-imagery) to access information from memory and from the potential use of multiple compensatory behaviors in patients. Eye movements recording during imagery could help reveal such strategies or compensatory behaviors as they are thought to reflect "overt" attentional mechanisms and have been shown to be functionally coupled and to share neural networks with "covert" spatial attention shifts (Corbetta, 1998). In the context of Kosslyn's model, eye movements during imagery might be functionally associated with shifts of the "attentional window" on the mental image (Johansson et al., 2006; Laeng and Teodorescu 2002; Laeng et al., 2014). Recording eye movements during imagery thus opens a window into the "black box" of mental processes occurring during imagery. The present study is the first to systematically investigate eye movements during visual imagery in patients with neglect and/or hemianopia.

Brandt and Stark (1997) were the first to provide empirical evidence that spontaneous eye movements during visual imagery are not random, but reflect the structural organization of mental images. Eye scanpaths are similar during the encoding of a new visual scene (visual perception) and during subsequent mental visualization of the same scene (imagery) (e.g. Spivey and Geng, 2001; Mast and Kosslyn, 2002). This confirms that eye movements are informative to reveal individual behavior. To date, the only study exploring visual mental imagery in patients with cerebral lesions using eye movement recordings was conducted in a population of patients with HLH (Gbadamosi and Zangemeister, 2001). The key finding of this study was the similarity of scanpaths during viewing and imagery and the authors concluded that HLH patients had preserved top-down imagery mechanisms despite their primary visual deficit (Gbadamosi and Zangemeister, 2001). However, in other studies, the scanpaths of HLH patients were found different from control subjects' scanpaths during visual perception (Meienberg et al., 1981; Zangemeister et al., 1995), suggesting that mental imagery, like visual perception, was achieved using a different strategy from that used by control subjects. This difference could be due to the lesion perturbing a common neural network for visual perception and mental imagery, or by an indirect perturbation of mental imagery since the lesion affects visual perception processes on which the following imagery phase depends. Indeed, healthy subjects with artificially simulated visual perception perturbation (simulated hemianopia paradigm) show the same eye scanpaths perturbations during visual imagery as stroke patients (Liman and Zangemeister, 2012). We argue that comparing eye movements during visual perception of novel stimuli and subsequent mental imagery does not provide conclusive information about whether or not visual imagery is spatially preserved in patients. Indeed, with a lesion of V1 or the parieto-frontal network, the perceptual encoding phase itself is affected, making it difficult to draw conclusions about imaging deficits. To avoid a possible confound with perceptual encoding difficulties, we chose to use a visual imagery paradigm based upon recall from long-term memory (Rode et al., 2004) as we know that HLH and hemineglect patients have a preserved spatial template in long-term memory. Therefore, we expect to observe impairments in visual imagery only if the damaged neural substrates of patients with HLH and/or hemineglect, acknowledged to be crucial for visual perception, are also crucial for visual imagery.

By combining eye movement recordings and bidimensional regression (BDR) analysis our paradigm allows us to characterize spatial imagery at the level of each individual (Fourtassi et al., 2013). In a previous study with healthy participants we found that during memory recall of French towns via imagery every individual looked straight ahead when recalling Paris and their subsequent gaze positions were significantly correlated with the real position of the recalled towns on the Geographical Positioning System (GPS) (Fourtassi et al., 2013). Such a correlation was never found when the towns were recalled using verbal fluency (non-imagery task). Thus, the positive correlation between gaze position and geographical location was considered as a signature, at an individual level, of memory retrieval via imagery.

In the present study, we recorded gaze positions during memory recall of French towns (with and without visual imagery) in five patients with left or right HLH and in four patients with hemineglect (two with left HLH and two without). The aims of our study were:

1) To assess whether ocular positions in patients correlate with GPS locations during the visual imagery task. The absence of a

correlation would indicate that these patients are unable to build/explore spatially consistent mental images in an allocentric reference frame. It would also suggest that the affected neural regions in these patients are crucial for performing spatially consistent visual mental imagery.

2) To assess whether patients position their gaze in the entire egocentric space during these mental tasks and whether mental images generated after a unilateral lesion are centered on the body midline. Off-set gaze positions would imply a shifted mental image, suggesting the use of compensatory strategies similar to those used for visual perception by HLH patients.

2. Methods

2.1. Subjects

Nine patients with unilateral stroke and no history of previous neurological illness were tested. Three were left brain damaged (LBD), with contralesional hemianopia (RH). Six were right brain damaged (RBD): two had contralesional hemianopia but no neglect (LH) and two had both contralesional hemianopia and neglect (LH+N), and two had neglect but no visual field defects (N). Hemianopia was diagnosed using an automated central 30° visual field. Unilateral neglect was assessed using three classical neuropsychological tests: line bisection (Milner et al., 1993), cancellation (Albert, 1973; Gauthier et al., 1989) and drawing tasks (Gainotti et al., 1972). The presence of neglect was defined by a deficit in at least two of these three tests. Patient clinical characteristics are displayed in Table 1. MRI scans following stroke were available for each patient and were used to precisely locate the lesion (Fig. 1). Patients with homonymous lateral hemianopia (HLH) had either a direct lesion of primary visual cortex in the occipital lobe, resulting from the disruption of posterior cerebral artery circulation (LBD1, LBD3, RBD1 and RBD2), or a subcortical lesion affecting the optic tracts due to deep middle cerebral artery occlusion (LBD2, RBD3, RBD4). Patients with neglect had a middle cerebral artery stroke with damage to fronto-parietal and temporal networks. At the time of the clinical examination and the experiment, there was no confusion, language disability, or temporal/spatial disorientation. The study was carried out in agreement with French laws and the Helsinki declaration on protecting human subjects, and approved by the local ethics committee. Informed consent was obtained from all participants prior to the experiment. All the patients were French natives and lived in France.

BDR results of 10 healthy subjects who previously underwent the same experiment are reproduced in Table 2. For a direct comparison with the patient data we provide the representations of (X, Y) ocular positions for these 10 healthy subjects (Fig. 4), as well as their gaze shift values (Table 3) which cannot be found in Fourtassi et al. (2013).

2.2. Experiment

2.2.1. Apparatus

Eye movements were recorded using a SensoMotoric Instruments (SMI) iView pupil and corneal reflex imaging system with a sampling frequency of 200 Hz and spatial accuracy of 0.5°. This head-mounted eye-tracker consisted of a scene camera and an eye camera which provided two temporally synchronized files for each subject: an MPEG video file and a gaze coordinates data file. Eye fixation was considered to have occurred if the gaze remained stationary for at least 50 ms (ten consecutive measurement samples) with a dispersion threshold of 0.5° on both horizontal and vertical coordinates.

2.2.2. Experimental procedure

Participants were comfortably seated in front of a white wall and were asked to keep their eyes open throughout the experiment. Head movements were restricted by an adjustable rest for the head and nape of the neck. Participants were naive about the real aim of the study and the recording of eye movements was not explicitly mentioned. They were told that the head-mounted camera measured their pupil dilatation which reflects their mental workload during effortful memory retrieval. A paper sheet with five dots defining a gaze calibration zone of 60 cm × 60 cm corresponding to 30° × 30° was attached to the wall (at 114 cm from

Table 1
Patients' clinical characteristics.

Patients	Age (years)	Sex	Delay (months)	Stroke vascular territory	Visual Field Deficits	Macular sparing (>5°)	Neglect	Visual fields*
LBD1	57	F	78	Posterior cerebral artery	Right Hemianopia	No	No	
LBD2	44	M	48	Deep middle cerebral artery	Right Hemianopia	No	No	
LBD3	67	M	30	Posterior cerebral artery	Right Hemianopia	Yes	No	
RBD1	71	M	1	Posterior cerebral artery	Left Hemianopia	Yes	No	
RBD2	60	M	138	Posterior cerebral artery	Left upper quadranopia	Yes	No	
RBD3	67	M	3	Middle cerebral artery	Left upper quadranopia	Yes	Yes	
RBD4	54	M	3	Middle cerebral artery	Left Hemianopia[1]	No	Yes	
RBD5	41	M	3	Middle cerebral artery	No deficit	-	Yes	
RBD6	54	F	8	Middle cerebral artery	No deficit[2]	-	Yes	

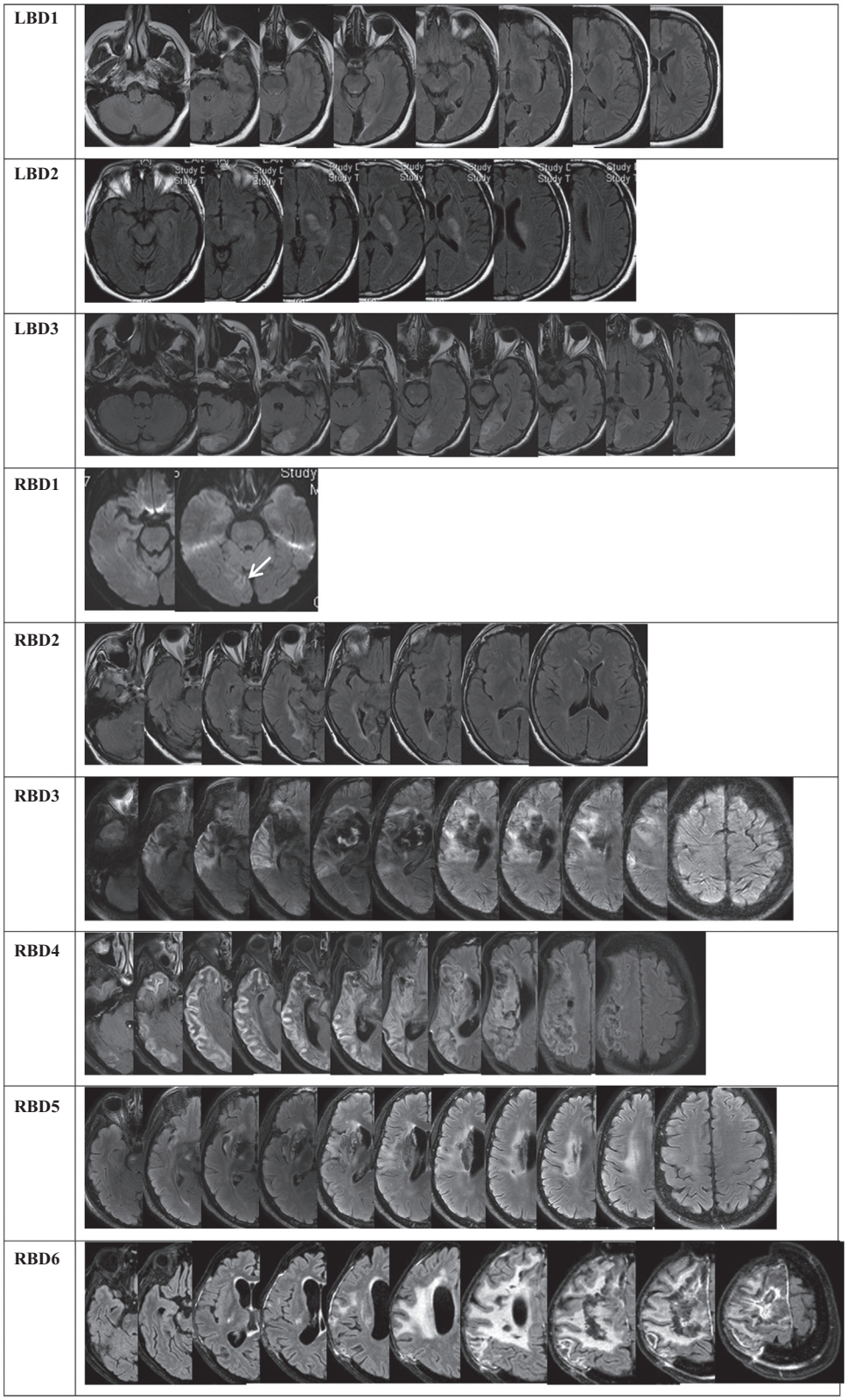


Fig. 1. Flair MRI axial scans showing the lesions' topography in each patient.

the subject), and immediately removed after calibration. The central calibration point was purposefully aligned with the mid-sagittal plane of the patient's body. After the calibration the patients were asked to perform three tasks in the following order:

2.2.2.1. The phonological fluency task (control task). Patients were given the following instruction: "when you hear the start signal, name as many French towns as you can beginning with the letter you will hear. If you can find no more French town names beginning with the first given letter and want to change letter then say "change" and you will hear the next letter." The given letters were "A", "P", "B", "M", "L", "C", "S", "R", and were delivered in the same order for all patients. Not all patients got through all the letters because the recording was stopped after two minutes. These letters were specifically chosen because they correspond to many large and

Table 2
BDR correlation coefficient and p-value, in each of the three tasks.

Subjects	Phonological fluency task			Visual imagery task			Visually guided task		
	Number of Towns	Correlation coefficient (R)	p-value	Number of Towns	Correlation coefficient (R)	p-value	Number of Towns	Correlation coefficient (R)	p-value
LBD1 (RH)	10	0.12	0.11	21	0.39	0.04*	21	0.43	0.01*
LBD2 (RH)	5	0.11	0.40	10	0.6	0.02*	13	0.45	0.05*
LBD3 (RH)	9	0.14	0.95	23	0.36	0.04*	24	0.50	0.001*
RBD1 (LH)	16	0.15	0.22	47	0.26	0.03*	39	0.55	0.0001*
RBD2 (LH)	14	0.10	0.79	36	0.3	0.04*	40	0.31	0.03*
RBD3 (LH+N)	12	0.19	0.92	20	0.1	0.76	14	0.65	0.001*
				7 δ	0.59	0.04*			
RBD4 (LH+N)	13	0.32	0.46	16	0.34	0.17	14	0.58	0.006*
				7 δ	0.83	0.007*			
RBD5 (N)	10	0.25	0.11	29	0.1	0.66	24	0.22	0.28
				9 δ	0.62	0.03*			
RBD6 (N)	14	0.24	0.18	29	0.28	0.10	20	0.50	0.002*
				11 δ	0.55	0.03*	–	–	–
C1!	11	0.14	0.83	25	0.61	0.0001*	–	–	–
C2!	30	0.17	0.32	66	0.39	0.05*	–	–	–
C3!	15	0.1	0.80	10	0.87	0.0001*	–	–	–
C4!	19	0.17	0.56	27	0.67	0.0001*	–	–	–
C5!	20	0.17	0.50	40	0.55	0.0001*	–	–	–
C6!	14	0.36	0.18	36	0.51	0.0001*	–	–	–
C7!	37	0.14	0.68	38	0.48	0.0001*	–	–	–
C8!	20	0.2	0.46	35	0.85	0.0001*	–	–	–
C9!	15	0.2	0.54	44	0.68	0.0001*	–	–	–
C10!	15	0.22	0.50	31	0.36	0.01*	–	–	–

LBD: Left brain damaged; RBD: Right brain damaged; RH: right hemianopia; LH: left hemianopia; N: neglect; C: control; δ First series of right sided towns; ! : information already published (Fourtassi et al., 2013).

* $p \leq 0.05$.

Table 3
Gaze horizontal shift at "Paris" evocation in the Imagery task.

Patients	Gaze shift (°)	Controls	Gaze shift (°)
LBD1 (RH)	6.56	**C1**	−0.14
LBD2 (RH)	8.10	**C2**	0.03
LBD3 (RH)	2.72	**C3**	0.16
RBD1 (LH)	−7.74	**C4**	1.45
RBD2 (LH)	−3.47	**C5**	−0.71
RBD3 (LH+N)	16.17	**C6**	−0.07
RBD4 (LH+N)	6.63	**C7**	−0.57
RBD5 (N)	1.24	**C8**	−0.16
RBD6 (N)	1.02	**C9**	0.25
	–	**C10**	0.08

Negative numbers indicate a gaze shift to the left, regarding the front midline, and positive numbers indicate a shift to the right.
LBD: Left brain damaged; RBD: Right brain damaged; RH: right hemianopia; LH: left hemianopia; N: neglect, C: control

well-known French towns. This task leads to memory retrieval without visual imagery, as we previously showed that in healthy controls it was not accompanied by spatially related eye positioning (Fourtassi et al., 2013).

2.2.2.2. The visual imagery task. Patients were given the following instructions: "Now, imagine a map of France. When you hear the start signal, name as many French towns as you can visualize on your imagined map beginning with Paris". As in the phonological fluency task, recording was stopped after two minutes. If the subjects spontaneously stopped before the two minutes they were prompted to name more towns.

2.2.2.3. The visually guided task. Patients were asked to look at a geographical map of France and to name French towns that they were able to locate on the map, beginning with "Paris". This map was attached to the wall in front of them, its center was aligned with the mid-sagittal plane of the patient's body, and it had no explicit town names on it but geographical relief was indicated using contour lines. The visually guided task was designed to assess gaze exploratory behavior in response to a visual stimulus in order to test whether this can be differentiated from exploratory behavior during mental image exploration. It took place at the very end of the experiment to avoid any influence on the imagery task. This task was not performed in the previous study with control subjects (Fourtassi et al., 2013).

All of the subjects had substantial knowledge of French geography and the spatial location of its major towns. This was checked by asking the patients to answer some geographical questions at the end, like "which city is located at the extremity of Bretagne" (a region located in the North-West of France)? Or "which Cities are located on the Atlantic coast"?

2.3. Analysis

The sound file of the sequence of towns named by each subject in each of the three tasks was extracted from the MPEG video file and used to determine the precise time of each verbal response. The gaze position corresponding to a town name was determined as the eye fixation that occurred within two seconds before or after the town name was pronounced (Richardson and Dale, 2005). When more than one town name was pronounced in a four second range, the interval was shortened to avoid any overlap (the timing border was set in-between the two successive town names). When there was more than one fixation in the set time interval, the fixation with the longest duration was associated with the town name.

For each subject, bi-dimensional regression (BDR) (Tobler, 1965) was used to compare the gaze coordinates at the time of town naming (dependent variables) and the real Global Positioning System (GPS) coordinates of these towns, converted to planar (X, Y) coordinates (independent variables). BDR is based on the same statistical principles as the one-dimensional regression with a major difference that it is applicable to bi-dimensional variable (X, Y) systems (Friedman and Kohler, 2003). The Euclidean BDR model is characterized by the following equation where (A, B) are the dependent variables (the image) and (X, Y) the independent variables (the source).

$$\begin{pmatrix} A \\ B \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \alpha 1 \\ \alpha 2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} \beta 1 - \beta 2 \\ \beta 1 + \beta 2 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} X \\ Y \end{pmatrix}$$

The intercept's components $\alpha 2$ and $\alpha 1$ reflect the vertical and horizontal translation factors, respectively. The slope's components $\beta 1$ and $\beta 2$ are used to calculate the scale transformation magnitude $\Phi = (\beta 1 + \beta 2)^{1/2}$ and the rotation angle $\theta = \tan^{-1}(\beta 2/\beta 1)$ by which the source coordinates were transformed to derive the least square fit (Friedman and Kohler, 2003).

Using the BDR Matlab application developed by TJ Pingel (http:// www.geog.ucsb.edu/), we investigated the correlation between gaze locations at the time the towns were named (dependent variables, variant map) and the longitudes and latitudes of the towns, converted to planar (X, Y) coordinates (independent variables, referent map). Like uni-dimensional regression, the BDR provides a correlation coefficient (R) and a p-value according to the test F for regression for each subject.

Gaze spatial distribution was sampled at 200 Hz during the whole duration of each task and gaze position at the time each town was named was mapped into each subject's gaze calibration frame. To further investigate the importance of the initial gaze shift in the imagery task the horizontal remoteness of the gaze position from the subject's midline at the time the first town was named (Paris), was calculated in degrees. This distance was then compared for each patient to the mean and standard deviation of the healthy subjects in Fourtassi et al. (2013) using Crawford's modified one-tailed *t*-test with threshold for statistical significance set at 0.05.

We also analyzed saccades. Horizontal eye movements were analyzed off-line using a custom-made program developed in Matlab version 7.8 (Mathworks, MA., U.S.A.). Blinks were manually deleted by the experimenter and saccadic eye movements were automatically detected using a 15°/s velocity threshold. Each automatically-generated marker indicating saccade onset was checked and corrected by the experimenter if necessary. The output of the program was the number of saccadic eye movements executed throughout the whole task and their spatio-temporal characteristics, and saccade direction (leftward or rightward) was calculated using initial and final gaze coordinates. The number and average magnitudes of rightward and leftward saccades were compared between patients and controls in both the phonological fluency and visual imagery tasks using the Wilcoxon signed-rank test with threshold for statistical significance set at 0.05.

3. Results

3.1. Town naming strategies

In the phonological fluency task towns were named without identifiable geographical categorization, while in the imagery and visually guided tasks, a series of successive towns within the same geographical region (North, East, South, West or Center) were named, with patients exploring one geographical region after another in different orders.

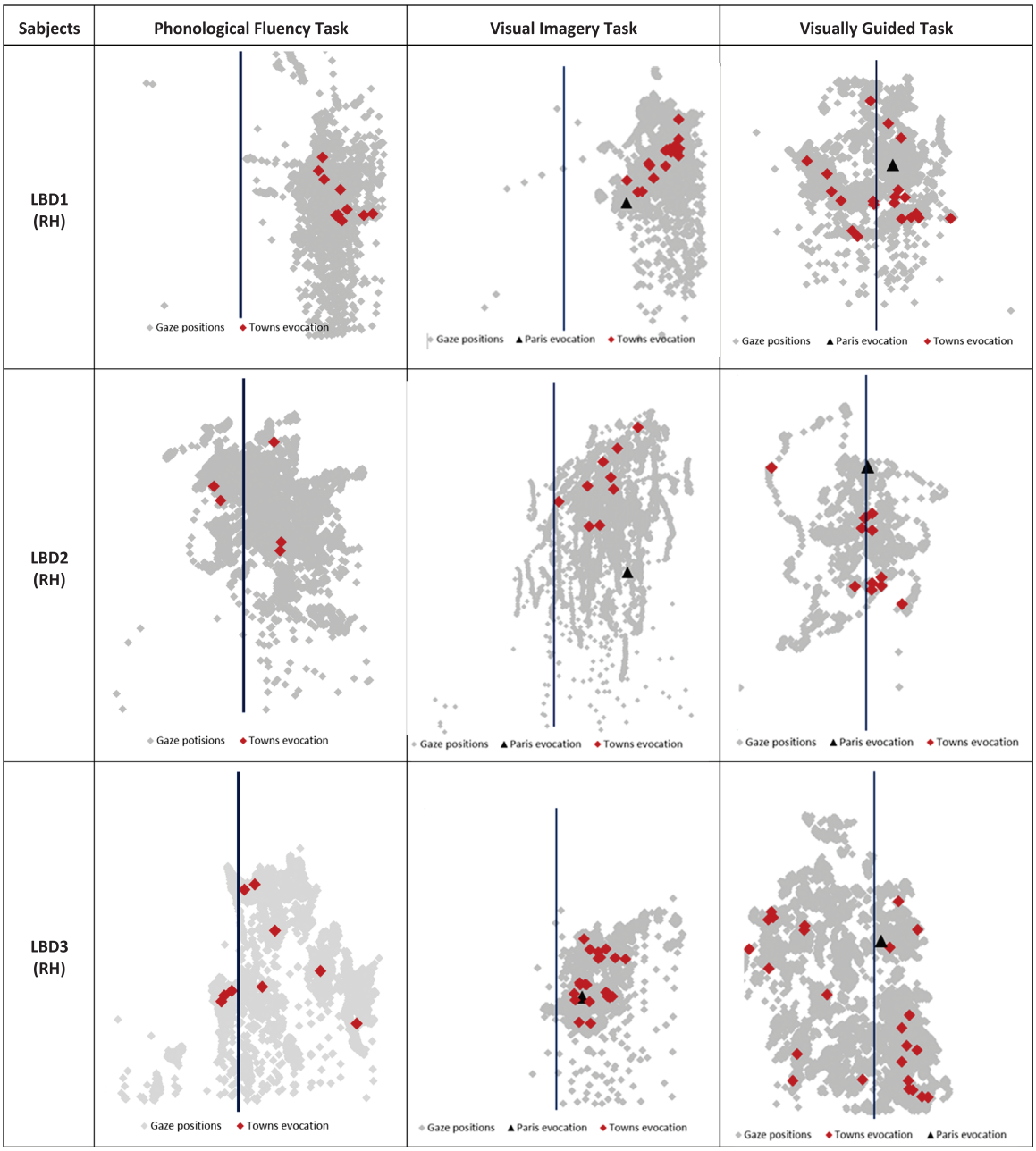


Fig. 2. Gaze spatial distribution during each of the three tasks for Left Brain Damaged (LBD) patients. Grey "diamonds" represent gaze positions sampled at 200 Hz during the whole two-minute task duration; the black triangle represents the gaze position at evocation of "Paris" and red "diamonds" represent gaze positions at evocation of other French towns. RH=right hemianopia.(For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

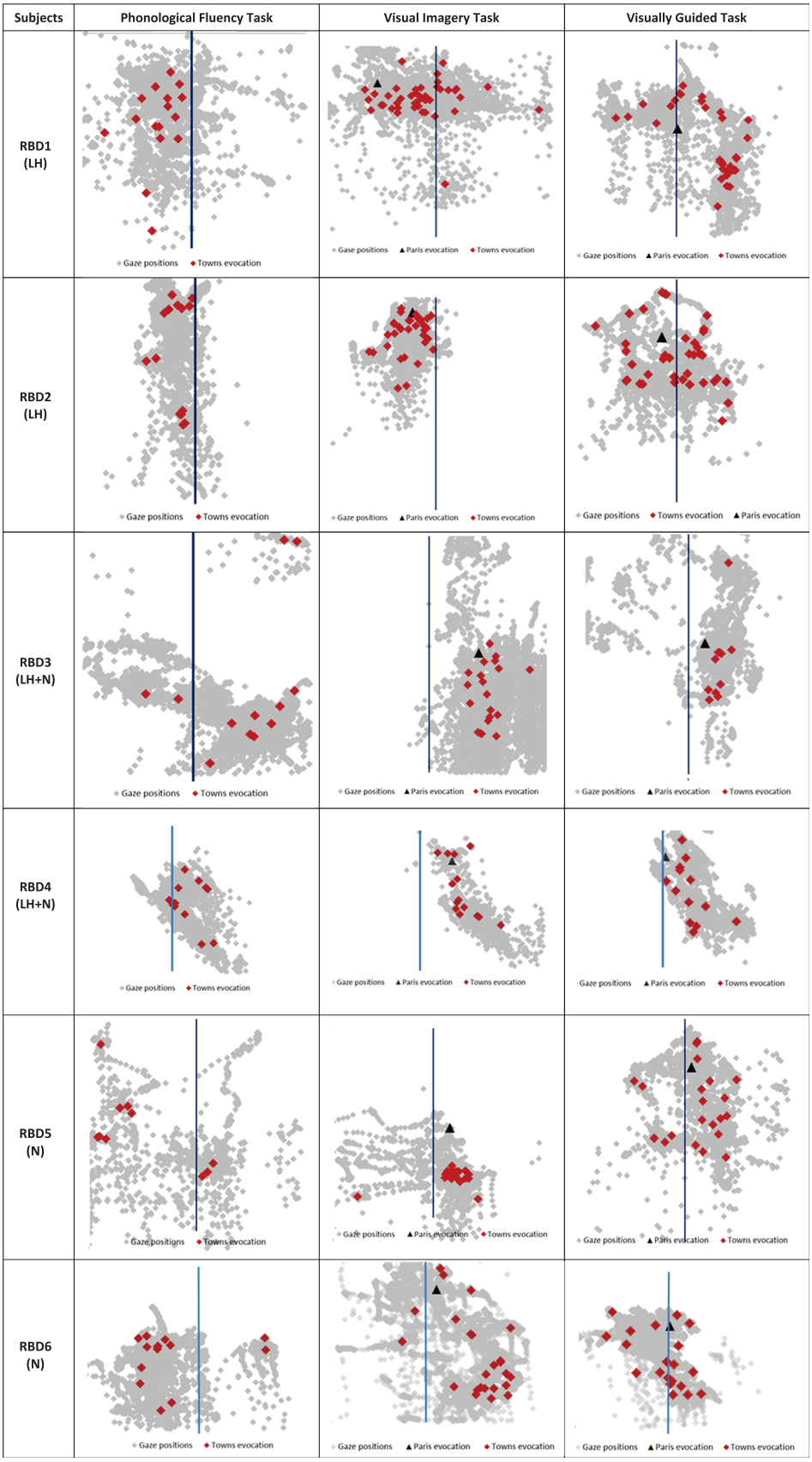


Fig. 3. Gaze spatial distribution during each of the three tasks for Right Brain Damaged (RBD) patients. Grey "diamonds" represent gaze positions sampled at 200 Hz during the whole two-minute task duration; the black triangle represents the gaze position at evocation of "Paris" and red "diamonds" represent gaze positions at evocation of other French towns. LH = left hemianopia. N = neglect.(For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

The naming of French towns using imagery in hemianopic patients, just as in healthy controls, did not show any particular order. In other words, they did not systematically start by naming towns of one side of the map either in the visual imagery or in the visually-guided task. In contrast, patients with neglect started by naming a series of towns located on the right side of the map (East of Paris) in both the imagery and visually guided tasks. In the visual imagery task, after this first series of right-sided towns, the patients then switched toward a few left-sided towns and, with the exception of patient RBD4, finished with a third series of towns located on the right side. In the visually guided task, patients with Neglect and HLH barely explored the left side of the map (only one left-sided town was named by RBD3 and none by RBD4), whereas in the imagery task all patients with neglect named left-sided towns (in the imagined map), while their gaze was shifted to the right.

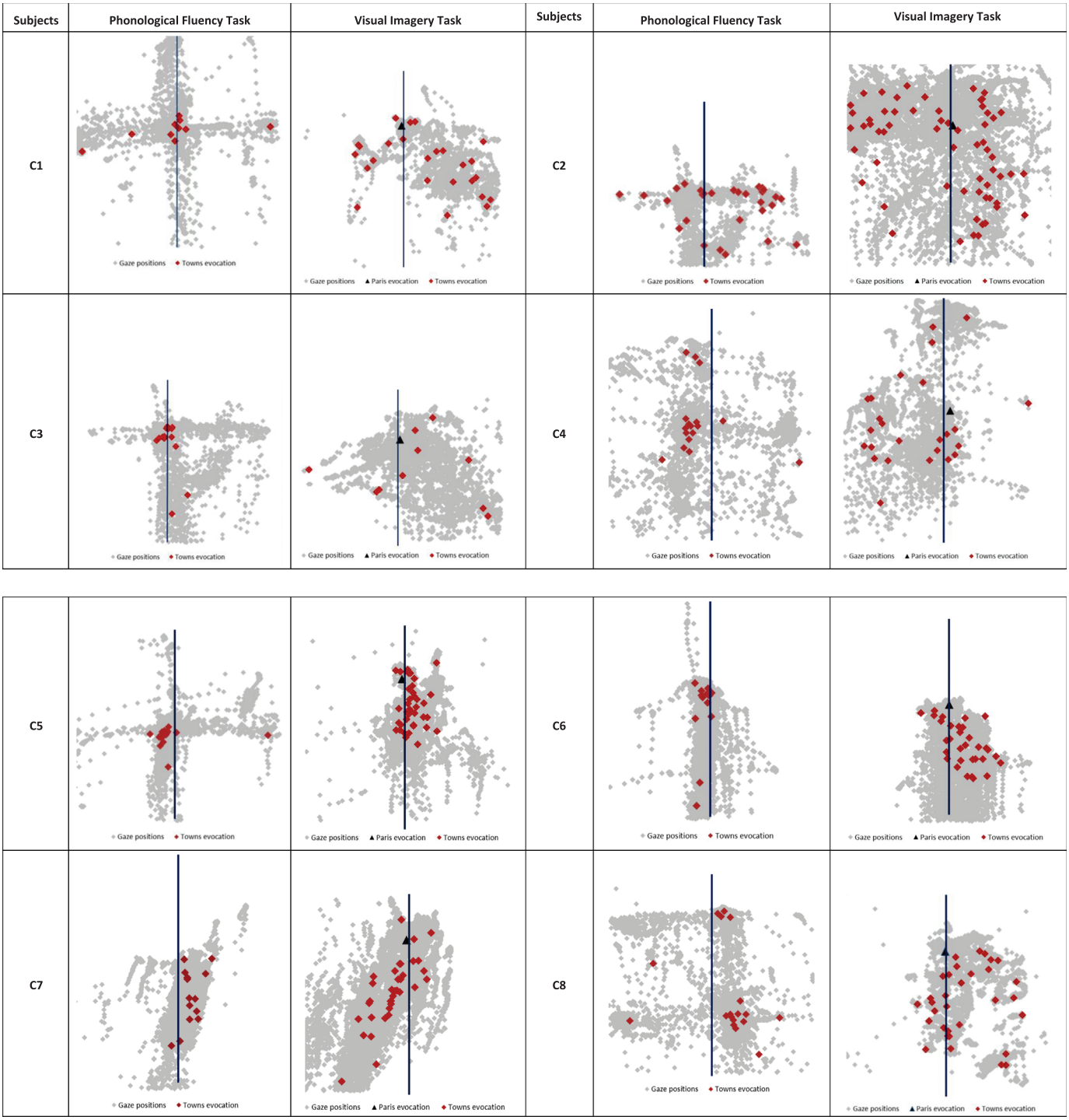


Fig. 4. Gaze spatial distribution during phonological fluency and imagery tasks for three typical control subjects. Grey "diamonds" represent gaze positions sampled at 200 Hz during the whole two-minute task duration; the black triangle represents the gaze position at evocation of "Paris" and red "diamonds" represent gaze positions at evocation of other French towns.(For interpretation of the references to color in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

3.2. Spatial consistency between gaze positions at the time of town naming, and town GPS locations

In the phonological fluency task no correlation was identified in any of the patients between gaze coordinates and GPS coordinates. In the visual imagery task, BDR analysis revealed significant correlations between gaze locations at the time of town naming and the real GPS locations of these towns in all patients without neglect, as in all healthy controls (all p-values < 0.05; Table 2). The four patients with neglect did not exhibit a significant correlation (p-values ≥ 0.1) but for each one of these patients BDR revealed a significant correlation between gaze coordinates and GPS coordinates for the first series of right-sided towns (all p-values < 0.05). This was not the case for the series of left-sided towns (all p-values > 0.05).

In the visually guided task, gaze positions were significantly correlated with the real GPS locations of the towns in all patients except RBD5 (for this patient, the correlation was highly significant for the right-sided towns only).

3.3. Spatial distribution of the gaze throughout the task

Figs. 2 and 3 illustrate gaze spatial distribution throughout the two-minute duration of each task for both LBD and RBD patients. Fig. 4 provides the same illustration for the healthy controls tested in Fourtassi et al. (2013), as this representation of gaze spatial distribution was not included in the previous publication.

In the Imagery task, gaze position at the time the first town (Paris) was named was shifted contralesionally for all hemianopic patients without neglect and ipsilesionally for all patients with neglect (Table 3). In each patient, this horizontal shift was statistically significant when compared to healthy controls who systematically positioned their gaze at their body midline (see shift values in Table 4; mean $= 0.03°$; SD $= 0.5°$) when they started their mental imagery and named "Paris" (Crawford modified *t*-tests, one-tailed, all ts > 1.89; ps < 0.05). Moreover, for the entire duration of the mental imagery task, gaze was constantly shifted with respect to their body midline, contralesionally for all hemianopic patients without neglect (except the most acute patient: RBD1) and ipsilesionally for the two hemianopic patients with neglect. Note that this was never observed in controls whose gaze was distributed across both sides of their body midline.

During the phonological fluency task hemianopic patients showed the same contralesional shift of gaze distribution as in the imagery task. In contrast, but similar to control subjects, patients with neglect did not show a systematic bias of ocular positioning in this mental task. In the visually guided task almost all patients scanned both sides of the geographical map of France that was physically presented in front of them aligned with their midline and they looked as centrally as possible when evoking Paris. Only patient RBD4 (N+LH) kept his gaze on the right side of the map and did not mention any left-sided towns. Even though RBD3 (N+LH) scanned the left side of the map he named only one left-sided town.

3.4. Saccade analysis

As shown in Table 4, similar to controls, patients performed a roughly similar number of saccades of similar magnitude in both directions (Rightward and Leftward). Statistical analyses in patients and controls using Wilcoxon signed-rank tests did not reveal significant differences between the number or the mean magnitudes of Rightward and Leftward saccades, either in imagery or in non-imagery tasks (all ps > 0.05).

4. Discussion

To our knowledge this is the first time that eye positioning has been recorded during mental imagery tasks in patients with hemineglect and/or hemianopia following stroke. This experiment yielded two main findings based on 1) the BDR statistical result as a signature of an individual's ability to build mental images with spatial (allocentric) consistency and 2) the spontaneous gaze positioning biases in egocentric reference frame. First, during the visual imagery task, a significant correlation was found in all five hemianopic patients without neglect for the whole mental map of France, as reflected by gaze positions with respect to the real GPS

Table 4
Saccades' directions and amplitudes, in the phonological fluency and in the imagery tasks.

Subjects	Phonological fluency task				Visual imagery task			
	Leftward saccades		Rightward saccades		Leftward saccades		Rightward saccades	
	Nb	Mag°:means (SD)	Nb	Mag°:means (SD)	Nb	Mag°:means (SD)	Nb	Mag°:means (SD)
LBD1 (RH)	45	2.45 (1.23)	52	2.34 (1.02)	43	2.13 (1.79)	60	2.03 (1.35)
LBD2 (RH)	48	2.54 (0.77)	58	2.49 (0.92)	42	3.59 (2.83)	65	2.28 (1.32)
LBD3 (RH)	33	2.27 (1.33)	28	1.83 (0.67)	18	1.61 (0.62)	43	1.57 (0.71)
RBD1 (LH)	48	4.03 (2.27)	49	4.60 (2.28)	80	4.12 (2.39)	95	4.09 (2.61)
RBD2 (LH)	42	2.41 (1.34)	41	2.05 (0.95)	46	1.61 (1.04)	48	1.64 (0.58)
RBD3 (LH+N)	56	2.98 (1.61)	43	2.45 (1.22)	107	3.02 (1.71)	114	3.20 (1.61)
RBD4 (LH+N)	47	4.51 (3.97)	36	3.21 (2.42)	45	2.04 (0.94)	42	2.08 (0.98)
RBD5 (N)	41	2.71 (1.77)	41	1.67 (0.44)	52	2.93 (1.54)	47	2.97 (1.51)
RBD6 (N)	76	3.89 (2.02)	62	3.27 (1.73)	96	3.83 (1.76)	71	4.12 (2.00)
C1	54	6.34 (4.27)	56	6.11 (3.89)	79	4.22 (2.23)	92	3.52 (1.97)
C2	57	4.64 (3.35)	69	3.98 (2.23)	116	4.46 (2.85)	141	4.16 (2.61)
C3	33	4.24 (2.79)	38	4.40 (3.11)	145	5.22 (2.63)	135	5.77 (3.21)
C4	56	4.60 (2.91)	67	4.54 (2.95)	63	4.15 (2.83)	77	3.35 (2.25)
C5	55	3.61 (2.68)	64	3.64 (2.18)	56	1.87 (0.93)	46	2.28 (1.31)
C6	50	3.01 (2.07)	51	3.22 (2.39)	53	2.31 (0.96)	39	2.47 (1.08)
C7	47	1.62 (0.58)	41	1.54 (0.45)	51	1.82 (0.81)	46	2.09 (0.80)
C8	50	6.55 (4.77)	50	6.99 (5.09)	88	2.95 (1.39)	92	3.05 (1.66)
C9	61	1.74 (0.50)	53	1.97 (0.47)	47	2.26 (1.33)	30	2.42 (1.27)
C10	42	2.60 (1.50)	43	2.67 (1.97)	35	1.58 (0.44)	35	1.70 (0.42)

LBD: Left brain damaged; RBD: Right brain damaged; RH: right hemianopia; LH: left hemianopia; N: neglect; C: control; Nb: Number; Mag°: Magnitude in degrees; SD: standard deviation.

map. For the four patients with hemineglect this was only the case for the right half of the map. This suggests that bilateral and spatially consistent mental imagery is possible despite unilateral damage of V1, whereas fronto-parieto-temporal damage produces some inability to generate or explore the left side of the mental map even if patients with hemineglect recalled several left-sided towns. Our second finding was that hemianopic patients without neglect positioned their gaze in their contralesional hemispace, as if their compensatory mechanisms for the visual perception deficit were generalized to mental tasks. In contrast, neglect patients positioned their gaze in their ipsilesional hemispace only when performing the visual imagery task. The inferred meaning of these results for our understanding of visual imagery is further discussed below.

4.1. Visual imagery in hemianopic patients

Similar to control subjects, each hemianopic patient without neglect was able to perform visual imagery with global allocentric spatial accuracy; they all had a significant correlation between their gaze positions and the geographical positions of the towns. This suggests that V1 is not used to perform accurate spatial imagery, suggesting partially dissociated neural networks for visual imagery and visual perception (Dulin et al., 2011). In this case, one would expect that during imagery hemianopic patients would behave similar to healthy controls. However, every hemianopic patient displayed a contralesional bias in gaze positioning, in both the imagery and the control mental tasks. These results confirm the two aspects of the previous findings about the scanpaths of HLH patients, i.e. the consistency of the visual mental image in hemianopic patients, based on scanpath similarities in the viewing and the visual imagery tasks (Gbadamosi and Zangemeister, 2001); but the different scanpaths between HLH patients and controls during viewing (Meienberg et al., 1981; Zangemeister et al., 1995) suggest the influence on imagery processes of a compensatory strategy and/or a new neural network developed to compensate for the perceptual deficit. Although it was already known that HLH patients have atypical visual representations (Gbadamosi and Zangemeister, 2001), this could have been due to their atypical visual exploration behavior (Liman and Zangemeister, 2012) e.g. their systematic bias in line bisection (Barton and Black, 1998) may be due to an atypical line perceptual exploration. In the present study, even in the absence of any external visual event to explore, the damage to V1 changes the spontaneous ocular behavior during imagery from long-term memory.

Healthy subjects in the imagery task consistently positioned their gaze on their body/head midline when naming the central point on the map (Paris), they then displaced their gaze on both sides of their body/head midline. This spontaneous eye positioning suggests the generation and exploration of a body/head centered mental map. In contrast, the five hemianopic patients without neglect spontaneously positioned their gaze in the contralesional hemispace when naming the central point of the map (Paris). Strikingly, the four patients with chronic left or right HLH did not cross the body/head midline with their gaze while performing the mental imagery task. This suggests the generation and exploration of a mental map shifted contralesionally with respect to body/head midline, as if it were displayed on only one half of the "visual buffer", which could correspond to their non-damaged occipital lobe. One could therefore conclude that spatial imagery involves V1 but that visual information can be "projected" top-down from memory to achieve spatial imagery only onto the unilaterally preserved V1.

This peculiar ocular behavior appears to be a neural plasticity phenomenon that builds up with time to optimize behavior because 1) it is not task-specific, it was observed in both the visual imagery condition and the verbal fluency task, 2) it also occurred in the two patients with both hemianopia and neglect, though in the opposite direction, 3) the hemianopic patient in the acute phase (RBD1) exhibited the contralesional bias only at first gaze positioning in the visual imagery task but explored both hemispaces afterwards, and still had a significant correlation using BDR. Consequently, we can propose that the first aspect of the compensatory behavior of hemianopic patients (the initial contralesional shift of gaze positioning) might reflect a generalization to non-perceptual tasks of their strategy to reduce the perceptual effect of the blind field. Since this was not observed in the patients with both neglect and hemianopia, it appears to depend on the awareness of the visual field defect. In contrast, the second aspect (the restriction of the gaze exploration to the contralesional space during visual imagery) might depend on cerebral plasticity allowing chronic hemianopic patients to visualize (and thus explore) a complete mental image in only one half of the mental space. The acute hemianopic patient (RBD1) actually restricted his ocular exploration to the contralesional space in the control task (without imagery) more than in the visual imagery task, as if his gaze exploration was forced to cover the two hemispaces as a consequence of the generation of a head/body centered mental image as in control subjects. Chronic patients appear to have acquired the ability to generate a mental image only in the contralesional hemispace, which might be optimal because it favors a unilateral network of spatial representation at both retinotopic (occipital) and spatiotopic (parietal) levels. Consistent with the hypothesis of a performance benefit when inter-hemispheric transfers are reduced, the patient with acute hemianopia whose ocular exploration covered all space during visual imagery (RBD1) had the smallest correlation coefficient (r: 0.26) of the group. A further argument comes from perceptual conditions: Vuilleumier et al. (1999) have shown that in patients with left hemianopia and neglect line bisection performance in free gaze was better when the line was positioned in the center of the right hemispace instead of covering the two hemispaces. This is consistent with the assumption that the two primary occipital areas represent space in retinotopic coordinates and the two parieto-occipital regions represent the same space in spatiotopic coordinates (Galletti and Battaglini, 1989; Galletti et al., 1993, 1995; Andersen, 1995) with a concordance of scale. Consequently, unilateral occipital damage would result in reducing the horizontal size of mental representations (Farah, 1992). Doricchi et al. (2002) proposed that a mismatch between head-centered (spatiotopic) and eye-centered (retinotopic) representations modulates the horizontal misrepresentation in patients with pure HLH which explains why they exhibit less contralesional shift in a visual endpoint task (a landmark task) when their head is turned contralesionally. Doricchi et al. (2002) also mentioned that this head rotation was often reported by chronic patients as an explicit compensatory strategy for visual perception. In our experiment, head turn was prevented, but all hemianopic patients spontaneously turned their eyes contralesionally.

4.2. Visual imagery in neglect

Note that all patients with neglect named several left-sided towns during visual imagery, with a sufficient number to analyze the lists of right-sided and left-sided towns separately with the BDR. The spatial incoherence of gaze positions when the patients evoked the left-sided towns was large enough to increase the spatial distortion of the mental map and to make the correlation insignificant overall. In patients with hemineglect, the absence of BDR correlation between gaze location and GPS coordinates thus cannot be interpreted as complete inability to perform mental imagery, as this correlation was significant for the first series of

right-sided towns, before the naming of left-sided towns. This rather confirms that patients with hemineglect exhibit some spatial inconsistency or representational inability for left parts of imagined objects or space. Moreover, the saccade direction analysis revealed no systematic asymmetry during imagery: the number and magnitude of leftward and rightward saccades were similar. This has already been reported during visual exploration in patients with Neglect (Niemeier and Karnath, 2000, 2003) and suggests that their imagery deficit is specifically linked to spatiotopic (head-centered or allocentric) rather than retinotopic (eye-centered) frames of reference. Finally, the two patients with pure hemineglect in this study exhibited only a small rightward ocular positioning bias when evoking Paris, similar to that of several healthy controls, suggesting that unlike hemianopic patients but like controls, they may generate a map centered on their head or body midline.

Clinically, these results highlight that the visual imagery deficit in patients with neglect should not be assessed merely upon the number of left-sided objects evoked by the patient in an imagery task but should take into consideration a qualitative aspect as well (spatial accuracy of objects belonging to the left imagined hemispace). In other words, the ability to provide the content of the imagined left-sided space does not exclude a representational deficit of left space in neglect: either these left-sided objects can be evoked from semantic access (knowledge), or they can be evoked without a spatially accurate mental representation, two conditions which would lead to an insignificant BDR correlation. One could wonder whether the dissociation reported in the literature between perceptual and representational neglect (Bartolomeo et al., 1994) is still possible using this new method taking into account eye positioning. In fact, patients with neglect oriented their gaze toward the right hemispace while naming most of the left-sided towns during visual imagery.

The second aspect of the neglect patients' behavior was their spontaneous gaze orientation in the ipsilesional hemispace during the imagery task, but not during the phonological fluency task. This result confirms previous findings showing that neglect patients displayed an inner ipsilesional bias, in the map of France task (Rode et al., 2004; 2010) and in mental bisection tasks (Zorzi et al., 2002). Our findings reveal that an ipsilesional ocular deviation is associated with neglect patients' ipsilesional bias in both the physical and the imagined space. Importantly, however, the lack of ocular positioning bias during verbal fluency argues against the idea of a "default" orienting bias in neglect that would be expressed in all tasks, possibly due to an inter-hemispheric imbalance (Heilman and Van den Abell, 1980; Kinsbourne, 1993). This can reflect an absence of systematic bias of endogenous attention, consistent with Luo et al. (1998) and later Bartolomeo (2000) who showed that neglect patients are more specifically impaired in exogenous (stimulus-driven) conditions of attention orienting. Nevertheless, if neglect patients have an ipsilesional ocular positioning bias when exploring the mental image of the map (a virtual stimulus) as in the visually-guided task, and not in the non-imagery mental task performed with their eyes open, this supports the idea that it is the mental image, rather than the external environment, which paradoxically triggers "bottom-up" attention during imagery. In another study, Rode et al. (2007) have reported that the representational deficit in neglect is similar when the patient performs the imagery task eyes open or blindfolded, which also rules out the idea that the imagery deficit is caused by an hyper-attraction of "bottom-up" attention from the visual environment due to the fact that the patients performed the visual imagery task with their eyes open. Altogether, one can conclude that, unlike a default spatial attentional or oculo-motor bias, the gaze positioning bias is observed only if the task is of a "pictorial" nature. In line with this is the finding that asymmetries in eye movements have also been reported during the dreams of neglect patients (Doricchi et al., 1993, 2007).

4.3. Summary and conclusion

Gaze positioning following unilateral stroke suggests a complex interaction between the direct and indirect consequences of the neural damage on the behavioral processes of visual perception and mental imagery. HLH patients tend to perform their visual imagery within their controlesional egocentric space after unilateral V1 damage. Unilateral right fronto-parietal damage cancels the ability to mentally visualize the left part of allocentric space, left-sided towns are named with inconsistent and frequently rightward eye positions. The two patients with both HLH and neglect seemed to evoke their mental image ipsilesionally and to avoid crossing the egocentric midline with their eyes. Further investigations might benefit from concomitant neural and ocular recording, or from imagery performance measures during experimental gaze constraint (Johansson et al., 2012, Laeng et al., 2014) in stroke patients.

Acknowledgments

The authors are grateful to Karen Reilly for her valuable assistance in editing the manuscript.

References

Albers, A.M., Kok, P., Toni, I., Dijkerman, H.C., de Lange, F.P., 2013. Shared representations for working memory and mental imagery in early visual cortex. Curr. Biol. 23 (15), 1427–1431.
Albert, M., 1973. A simple test of visual neglect. Neurology 23, 658–664.
Anderson, B., 1993. Spared awareness for the left side of internal visual images in patients with leftsided extrapersonal neglect. Neurology 43, 213–216.
Andersen, R.A., 1995. Encoding of intention and spatial location in the posterior parietal cortex. Cereb. Cortex 5 (5), 457–469.
Bartolomeo, P., D'Erme, P., Gainotti, G., 1994. The relationship between visuospatial and representational neglect. Neurology 44, 1710–1714.
Bartolomeo, P., 2000. Inhibitory processes and spatial bias after right hemisphere damage. Neuropsychol. Rehabil. 10 (5), 511–526.
Barton, J.J., Black, S.E., 1998. Line bisection in hemianopia. J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry 64 (5), 660–662.
Brandt, S.A., Stark, L.W.J., 1997. Spontaneous eye movements during visual imagery reflect the content of the visual scene. J. Cogn. Neurosci. 26, 207–231.
Bridge, H., Harrold, S., Holmes, E.A., Stokes, M., Kennard, C., 2012. Vivid visual mental imagery in the absence of the primary visual cortex. J. Neurol. 259 (6), 1062–1070.
Butter, C.M., Kosslyn, S., Mijovic-Prelec, D., Riffle, A., 1997. Field-specific deficits in visual imagery following hemianopia due to unilateral occipital infarcts. Brain 120 (2), 217–228.
Corbetta, M., 1998. Frontoparietal cortical networks for directing attention and the eye to visual locations: Identical, independent, or overlapping neural systems? Proc. Natl. Acad. Sci. 95 (3), 831–838.
Damasio, H., Grabowski, T.J., Damasio, A., Tranel, D., Boles-Ponto, L., Watkins, G.L., Hichwa, R.D., 1993. Visual recall with eyes closed and covered activates early visual cortices. Soc. Neurosci. Abstr. 19, 1603.
Doricchi, F., Iaria, G., Silvetti, M., Figliozzi, F., Siegler, I., 2007. The "ways" we look at dreams: evidence from unilateral spatial neglect (with an evolutionary account of dream bizarreness). Exp. Brain Res. 178 (4), 450–461.
Doricchi, F., Onida, A., Guariglia, P., 2002. Horizontal space misrepresentation in unilateral brain damage: II. Eye-head centered modulation of visual misrepresentation in hemianopia without neglect. Neuropsychologia 40 (8), 1118–1128.
Doricchi, F., Guariglia, C., Paolucci, S., Pizzamiglio, L., 1993. Disturbances of the rapid eye movements (REMs) of REM sleep in patients with unilateral attentional neglect: clue for the understanding of the functional meaning of REMs. Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol. 87 (3), 105–116.
Dulin, D., Cavezian, C., Serrière, C., Bachoud-Levi, A.C., Bartolomeo, P., Chokron, S., 2011. Colour, face, and visuospatial imagery abilities in low-vision individuals with visual field deficits. Q. J. Exp. Psychol. 64 (10), 1955–1970.
Dulin, D., Hatwell, Y., Pylyshyn, Z., Chokron, S., 2008. Effects of peripheral and central visual impairment on mental imagery capacity. Neurosci. Biobehav. Rev. 32 (8), 1396–1408.
Farah, M.J., Peronnet, F., Gonon, M.A., Girard, M.H., 1988. Electrophysiological

evidence for a shared representational medium for visual images and visual percepts. J. Exp. Psychology: Gen. 117, 248–257.
Farah, M.J., 2000. The neural basis of mental imagery. In: Gazzaniga, M. (Ed.), The New Cognitive Neuroscience. MIT Press, pp. 965–974.
Farah, M.J., Soso, M.J., Dasheiff, R.M., 1992. Visual angle of the mind's eye before and after unilateral occipital lobectomy. J. Exp. Psychology: Hum. Percept. Perform. 18, 241–246.
Finke, R.A., 1989. Principles of Mental Imagery. MIT Press, Cambridge, MA.
Fourtassi, M., Hajjioui, A., Urquizar, C., Rossetti, Y., Rode, G., et al., 2013. Iterative fragmentation of cognitive maps in a visual imagery task. PLoS. ONE 8 (7), e68560.
Friedman, A., Kohler, B., 2003. Bidimensional regression: assessing the configural similarity and accuracy of cognitive maps and other two-dimensional data sets. Psychol. Methods 8, 468–491.
Gainotti, G., Messerli, P., Tissot, R., 1972. Qualitative analysis of unilateral spatial neglect in relation to laterality of cerebral lesions. J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry 35, 545–550.
Galletti, C., Battaglini, P.P., 1989. Gaze-dependent visual neurons in area V3A of monkey prestriate cortex. J. Neurosci. 9 (4), 1112–1125.
Galletti, C., Battaglini, P.P., Fattori, P., 1993. Parietal neurons encoding spatial locations in craniotopic coordinates. Exp. Brain Res. 96 (2), 221–229.
Galletti, C., Battaglini, P.P., Fattori, P., 1995. Eye position influence on the parieto-occipital area PO (V6) of the macaque monkey. Eur. J. Neurosci. 7 (12), 2486–2501.
Ganis, G., Thompson, W.L., Mast, F.W., Kosslyn, S.M., 2003. Visual imagery in cerebral visual dysfunction. Neurol. Clin. 21 (3), 631–646.
Gauthier, L., Dehaut, F., Joanette, Y., 1989. The Bells test - a quantitative and qualitative test for visual neglect. Int. J. Clin. Neuropsychol. 11, 49–54.
Gbadamosi, J., Zangemeister, W.H., 2001. Visual imagery in hemianopic patients. J. Cognit. Neurosci. 13 (7), 855–866.
Goldenberg, G., Podreka, I., Steiner, M., Willmes, K., Suess, E., Deecke, L., 1989. Regional cerebral blood flow patterns in visual imagery. Neuropsychologia 27, 641–664.
Heilman, K.M., Van den Abell, T., 1980. Right hemisphere dominance for attention: the mechanism underlying hemispheric asymmetries of inattention (neglect). Neurology 30, 327–330.
Johansson, R., Holsanova, J., Holmqvist, K., 2006. Pictures and spoken descriptions elicit similar eye movements during mental imagery, in light and complete darkness. Cogn. Sci. 30, 1053–1079.
Johansson, R., Holsanova, J., Dewhurst, R., Holmqvist, K., 2012. Eye movements during scene recollection have a functional role, but they are not reinstatements of those produced during encoding. J. Exp. Psychology: Hum. Percept. Perform 38 (5), 1289.
Kinsbourne, M., 1993. Orientational bias model of unilateral neglect: evidence from attentional gradients within hemispace. In: Robertson, I.H., Marschall, J.C. (Eds.), Unilateral Neglect: Clinical and Experimental Studies. Lawrence Erlbaum Associates, Hove (UK), pp. 63–86.
Kosslyn, S.M., Alpert, N.M., Thompson, W.L., Maljkovic, V., Weise, S.B., Chabris, C.F., Hamilton, S.E., Buonano, F.S., 1993. Visual mental imagery activates topographically organized visual cortex: PET investigations. J. Cognit. Neurosci. 5, 263–287.
Kosslyn, S.M., 1994. Image and Brain: The Resolution of the Imagery Debate. The MIT Press, Cambridge, Mass.
Kosslyn, S.M., Thompson, W.L., Alpert, N.M., 1997. Neural systems shared by visual imagery and visual perception: a positron emission tomography study. NeuroImage 6, 320–334.
Kosslyn, S.M., et al., 1999. The role of area 17 in visual imagery: convergent evidence from PET and rTMS. Science 284 (5411), 167–170.
Kosslyn, S.M., Ganis, G., Thompson, W.L., 2001. Neural foundations of imagery. Nat. Rev. Neurosci. 2, 635–642.
Kosslyn, S.M., 2005. Mental images and the brain. Cogn. Neuropsychol. 22 (3), 333–347.
Kosslyn, S.M., Thompson, W.L., Ganis, G., 2006. The Case for Mental Imagery. Oxford University Press, New York.
Liman, T.G., Zangemeister, W.H., 2012. Scanpath eye movements during visual mental imagery in a simulated hemianopia paradigm. J Eye Mov Res 5 (1), 2.
Laeng, B., Bloem, I.M., D'Ascenzo, S., Tommasi, L., 2014. Scrutinizing visual images: the role of gaze in mental imagery and memory. Cognition 131 (2), 263–283.
Laeng, B., Teodorescu, D.S., 2002. Eye scanpaths during visual imagery reenact those of perception of the same visual scene. Cogn. Sci. 26 (2), 207–231.
Luo, C.R., Anderson, J.M., Caramazza, A., 1998. Impaired stimulus-driven orienting of attention and preserved goal-directed orienting of attention in unilateral visual neglect. Am. J. Psychol. 111 (4), 487.
Mast, F.W., Kosslyn, S.M., 2002. Eye movements during visual mental imagery. Trends Cognit. Sci. 6 (7), 271–272.
Meienberg, O., Zangemeister, W.H., Rosenberg, M., Hoyt, W.F., Stark, L., 1981. Saccadic eye movement strategies in patients with homonymous hemianopia. Ann. Neurol. 9 (6), 537–544.
Mellet, E., Tzourio, N., Denis, M., Mazoyer, B., 1995. A positron emission tomography study of visual and mental spatial exploration. J. Cognit. Neurosci. 7, 433–445.
Milner, A.D., Harvey, M., Roberts, R.C., Forster, S.V., 1993. Line bisection errors in visual neglect: misguided action or size distortion? Neuropsychologia 31 (1), 39–49.
Naselaris, T., Olman, C.A., Stansbury, D.E., Ugurbil, K., Gallant, J.L., 2015. A voxel-wise encoding model for early visual areas decodes mental images of remembered scenes. Neuroimage 105, 215–228.
Niemeier, M., Karnath, H.O., 2000. Exploratory saccades show no direction-specific deficit in neglect. Neurology 54 (2), 515–518.
Niemeier, M., Karnath, H.O., 2003. Stimulus-driven and voluntary saccades are coded in different coordinate systems. Curr. Biol. 13 (7), 585–589.
O'Regan, J.K., Noë, A., 2001. A sensorimotor account of vision and visual consciousness. Behav. Brain Sci. 24 (05), 939–973.
Pearson, J., Kosslyn, S.M., 2015. The heterogeneity of mental representation: ending the imagery debate. Proc. Natl. Acad. Sci. 112 (33), 10089–10092.
Pearson, J., Clifford, C.W.G., Tong, F., 2008. The functional impact of mental imagery on conscious perception. Curr. Biol. 18 (13), 982–986.
Pylyshyn, Z.W., 2002. Mental imagery: In search of a theory. Behav. Brain Sci. 25, 157–238.
Pylyshyn, Z., 2003. Return of the mental image: are there pictures in the brain? Trends Cognit. Sci. 7, 113–118.
Richardson, D.C., Dale, R., 2005. Looking to understand: the coupling between speakers' and listeners' eye movements and its relationship to discourse comprehension. Cognit. Sci. 29 (6), 1045–1060.
Rode, G., Rossetti, Y., Perenin, M.T., Boisson, D., 2004. Geographic information has to be spatialized to be neglected: a representational neglect case. Cortex 40 (2), 391–397.
Rode, G., Revol, P., Rossetti, Y., Boisson, D., Bartolomeo, P.A.O.L.O., 2007. Looking while imagining The influence of visual input on representational neglect. Neurology 68 (6), 432–437.
Rode, G., Cotton, F., Revol, P., Jacquin-Courtois, S., Rossetti, Y., Bartolomeo, P., 2010. Representation and disconnection in imaginal neglect. Neuropsychologia 48 (10), 2903–2911.
Roland, P.E., Gulyas, B., 1994. Visual imagery and visual representation. Trends Neurosci. 17, 281–296 (with commentaries).
Sabbah, P., Simond, G., Levrier, O., Habib, M., Trabaud, V., Murayama, N., Mazoyer, B. M., Briant, J.F., Raybaud, C., Salamon, G., 1995. Functional magnetic resonance imaging at 1.5T during sensorimotor and cognitive task. Eur. Neurol. 35, 131–136.
Spivey, M.J., Geng, J.J., 2001. Oculomotor mechanisms activated by imagery and memory: eye movements to absent objects. Psychol. Res. 65, 235–241.
Tobler, W., 1965. Computation of the corresponding geographical patterns. Pap. Reg. Sci. Assoc. 15, 131–139.
Vidal, J.R., Gauchou, H.L., Tallon-Baudry, C., O'Regan, J.K., 2005. Relational information in visual short-term memory: the structural gist. J. Vis. 5 (3), 244–256.
Vuilleumier, P., Valenza, N., Mayer, E., Perrig, S., Landis, T., 1999. To see better to the left when looking more to the right: effects of gaze direction and frames of spatial coordinates in unilateral neglect. J. Int. Neuropsychol. Soc. 5 (01), 75–82.
Warren, D.E., Duff, M.C., Tranel, D., Cohen, N.J., 2010. Medial temporal lobe damage impairs representation of simple stimuli. Front. Hum. Neurosci., 4.
Zangemeister, W.H., Oechsner, U., Freksa, C., 1995. Short-term adaptation of eye movements in patients with visual hemifield defects indicates high level control of human scanpath. Optom. Vis. Sci.: Off. Publ. Am. Acad. Optom. 72 (7), 467–477.
Zorzi, M., Priftis, K., Umiltà, C., 2002. Brain damage: neglect disrupts the mental number line. Nature 417 (6885) 138–9.

Article (3)

« En préparation pour»



Title:

Eye positions, during maintained fixation, still reveal the content of visual mental imagery

Authors:

Maryam Fourtassi[a,b,*]; Gilles Rode[a,c,d]; Laure Pisella[a,c]

a) INSERM, U1028, CNRS, UMR5292, Lyon Neuroscience Research Center, ImpAct, 16 Avenue du Doyen Lépine, 69676 Bron cedex, France
b) Université Mohamed Premier, Oujda, Morocco
c) Université Lyon1, Villeurbanne, France
d) Hospices Civils de Lyon, Hôpital Henry Gabrielle, Mouvement et Handicap, F-69000 Lyon, France

*Corresponding Author

Abstract

It is still debated whether or not eye movements play a functional role in visual mental imagery during memory retrieval. In previous studies, eye movements were assumed to have a functional role in visual imagery, based on poorer memory retrieval performance in central fixation condition with respect to free viewing. However, contradictory results have been reported with similar performance in free and fixed gaze conditions. We propose that this may be due to the fact that when a subject intentionally attempts to maintain gaze fixation, the eyes are not completely still but rather perform subtle displacements or microsaccades, which were found to share common spatiotemporal characteristics with exploratory saccades. We argue that these fixational eye-movements (microsaccades) might play a similar role as saccades in visual mental imagery. We asked 9 healthy subjects to recall, French towns from long-term memory using visual imagery of the map of France while maintaining central fixation. In 6 subjects, we demonstrated a significant correlation between eye positions at times of towns' names evocation and the GPS locations of these towns, suggesting a similar role of saccades and microsaccades in imagery-based memory recall. These results are further discussed, with regard to imagery vividness, attention displacement mechanisms, double-task effects and individual differences in imagery capacities and strategies.

Key words:

Visual imagery, gaze fixation, microsaccades

Introduction:

Visual imagery can be defined as mental representations of objects or events without the presence of an external stimulus, which is generally associated to the experience of "seeing with the mind's eye" (Fink 1989). Many studies have established that eye movements during visual imagery are not random, but do reflect the spatial content of the visual image (Brandt & Stark 1997; Spivey & Geng 2001; Laeng & Teodorescu 2002; Johansson et al. 2006). Imagery is hypothesized to be a potential mental support for memory-retrieval and the content of visual images is assessed through memory recall. In a recent study (Fourtassi et al. 2013), we asked our subjects to recall French towns, either by a phonological fluency task (retrieval without imagery) or by visualizing mentally the map of France (retrieval with visual imagery). During these two conditions of recall, we recorded eye positions and performed a bi-dimensional regression (BDR) analysis between the spontaneous eye positions when subjects recalled the French towns' names and the real positions of these same French towns on the Geographical Positioning System (GPS). In every single individual, we found a significant spatial correlation between ocular positioning and geographical positioning only in the condition of recall involving visual imagery. We concluded that this BDR correlation is an ocular signature, at an individual level, of the use of visual imagery for memory-retrieval (Fourtassi et al. 2013).

It is still debated however, whether or not eye movements have a functional role in generating and/or exploring the visual mental image during memory-retrieval. In their attempt to confirm the functionality of eye movements during imagery several researchers have used, in their experimental designs, a condition of "eye fixation" as an effective way to suppress eye movements. Thus, eye movements were assumed to have a functional role, based on poorer memory retrieval performance in central fixation condition with respect to free viewing (Laeng & Teodoscu 2002; Johansson et al. 2012 Lang et al. 2014). However, other studies failed to demonstrate any memory facilitation effect of permitting free viewing during recall (Richardson & Spivey 2000; Spivey & Geng 2001; Richardson & Kirkham 2004; Martarelli & Mast 2013). These controversial results might be explained by individual differences in the ability of performing visual imagery (Kozehnikov et al. 2005, 2010), or in the ability of inhibiting eye movements. Indeed, top-down inhibitory control of eye movements can act as a second cognitive task, which can more or less interfere with memory recall and visual imagery. Here, we ask whether the instruction to keep the eyes on fixation

changes the nature of memory recall, i.e. does it prevent from recalling information via visual imagery? To address this issue of the functionality of eye movements, we propose to use the ocular signature as in the previous study (Fourtassi et al. 2013). Because gaze fixation never fully suppresses eye movements, we aim to apply to the fixation condition the BDR analysis between the spontaneous eye positions when subjects recalled the French towns' names and the real positions of these same French towns on the GPS.

When a subject intentionally attempts to maintain gaze fixation, the eyes are not completely still but rather perform subtle displacements including drifts, tremor and microsaccades (Martinez-Conde et al. 2009). Among these "fixational" eye movements, microsaccades are the most studied and their significance or functional status is still largely debated, but the recent body of research is leading towards a unified theory of saccadic and microsaccadic function (Martinez-conde et al. 2013). Microsaccades are conventionally defined as saccades smaller than 1 degree occurring during gaze fixation, but which can also occur during non-fixation conditions (Otero-Millan et al. 2008). Their role consists of improving visual perception in different ways, as correcting fixation errors (Engbert & Kliegl 2004), restoring faded vision during fixation for both foveal and peripheral targets (McCamy et al. 2012), and improving spatial resolution in high acuity-tasks (Donner & Hemila 2007). However, like saccades, microsaccades are produced even when there is nothing external to explore, so they should be produced during visual imagery. There is mounting evidence for a common generator for microsaccades and saccades as these two phenomena share most physical properties (Martinez-Conde et al. 2013). Indeed, microsaccades and saccades share the same spatiotemporal characteristics, and have been both related to the orienting of attention (Martinez-Conde et al. 2009, 2013); covertly shifting attention away from central fixation resulting in a bias of microsaccade direction towards the peripheral target location (Yuval-Greenberg et al. 2014). Moreover, even if microsaccades are often referred to as "involuntary", they can be subjects to volitional control in a comparable way as saccades (Martinez-Conde et al. 2013). Indeed, the rate of microsaccades can be reduced with marked efforts to maintain eye fixation (Steinman et al. 1967), and if subjects are not aware of their microsaccades, they are not usually aware of exploratory saccades either (Yarbus 1967), which can be of the same size as microsaccades (Steinman et al. 1973).

Consequently, in studies, which have shown that visual imagery performance was not impaired by gaze fixation, micro-saccades might have endorsed the role of the regular saccades, which accompany the task in free viewing. In order to test for this assumption, the method developed by Fourtassi et al (2013) appears suitable since 1) the eyes continue to displace during attempted fixation, and the gaze locations coordinates can still be determined with high precision during these eye movements of small amplitude; and 2) BDR correlation can be performed at an individual level.

The current investigation was therefore designed as a follow-up to the study of Fourtassi et al. (2013), in which we asked the subjects to perform an additional condition of recall of French towns through visual imagery while maintaining ocular fixation. Results and data from that study will therefore be considered in several comparisons. In particular, we will explore whether eye movements during gaze attempted-fixation (microsaccades) still reflect the content of mental imagery at an individual level, as it was already shown during free viewing (Fourtassi et al. 2013). We will also investigate the relationships between the strength of BDR correlation, and the vividness and size of the mental image evoked by the participants both in the gaze fixation and free-viewing conditions.

Methods

1. Participants

All of the subjects who had participated in our previous study (Fourtassi et al. 2013) were asked to take part of the present follow-up experimental condition. 9 of them (4 men and 5 women) were available to be tested. They were healthy French-natives, living in France. All reported normal or corrected-to-normal vision. Informed consent was obtained from each subject before the experiment, which was conformed to the Code of Ethics of the World Medical Association (Declaration of Helsinki).

2. Apparatus

Eye movements were recorded using a SensoMotoric Instruments (SMI) iView pupil and corneal reflex imaging system with a sampling frequency of 200 Hz and spatial accuracy of 0.5°. This head-mounted eye-tracker consisted of a scene camera and an eye camera, providing for each subject, two temporally synchronized files: an MPEG video file and a gaze coordinates data file.

3. Procedure

As in Fourtassi et al. (2013), participants were comfortably seated in front of a white wall and were asked to keep their eyes open throughout the experiment. Head movements were restricted by an adjustable rest for the neck and nape. Participants were still naive about the real aim of the study and the recording of eye movements was not explicitly mentioned. Instead, they were told that the head-mounted camera measured their pupil dilatation reflecting their mental workload during effortful memory retrieval. A paper sheet with five dots defining a gaze calibration zone of 60 cm X 60 cm corresponding to 30°x 30° was attached on the wall (at 114 cm from the subject), and immediately removed after calibration. Then, the subjects were asked to fixate their gaze on a dot of 1 cm (0.5°) diameter placed on the opposite wall at the exact position of the central calibration point, while performing the visual imagery task. They were given the following instruction *"Imagine a map of France. When you hear the starting signal, give the maximal number of French towns you can visualize on your imagined map, while keeping your gaze continuously on the fixation dot"*. The imagery task lasted for 2 minutes. At the end, the subjects were asked to assess on a five-point scale the vividness of their visual mental image of the map of France during this fixation condition. This same subjective evaluation was also asked previously after the free-viewing condition. We also asked to the participants whether the visual image evoked in the fixation condition was of similar size as the one previously evoked during free gaze.

Besides, to assess individual differences in general visual imagery ability, the subjects were asked to complete the "Visual Vividness Imagery Questionnaire" (VVIQ) (Marks 1973), which provided a vividness score based on ratings in a five-point scale for 16 imagery items. We used the French version of the VVIQ (Santarpia et al. 2008) with two scores (eyes open, and eyes closed) ranging from 16 to 80.

4. Analysis

a. Fixations' analysis

The sound file of the sequence of towns uttered by each subject was extracted from the MPEG video file and used to determine the precise time of each verbal response. The gaze position corresponding to a town name was determined as the eye position coordinates exactly found at this precise time when the town name was pronounced.

For each subject, bi-dimensional regression (BDR) (Tobler 1965) was used to compare the gaze coordinates at the time of uttering town names (dependent variables) and the real Global Positioning System (GPS) coordinates of these towns, converted to planar (X, Y) coordinates (independent variables). (For more details, see Fourtassi et al., 2013).

Because the experiment aim was rather descriptive, and the data analysis was done individually, no subject was excluded from the study even if they couldn't maintain their gaze within a fixation zone threshold of 3° (Johansson et al. 2012) throughout the whole task duration. However, the distances between gaze positions at the time of town names verbal evocation and the central fixation dot were calculated in degrees and classified as within the fixation zone threshold of 3° or not.

b. Eye movements' analysis

Horizontal eye movements were analyzed off-line using a home-developed program under Matlab version 7.8 (Mathworks, MA., U.S.A.). Saccadic eye movements were automatically detected on the basis of 15°/s velocity threshold. Each marker was then checked by the experimenter and could be manually displaced. The home-developed software also allowed the experimenter to cancel the blinks manually, and provided, at the end, the number of saccadic eye movement executed throughout the whole task duration and their spatio-temporal characteristics. The gaze data from the free-viewing condition (Fourtassi et al. 2013) were also analyzed using the same software.

c. Visual imagery performance

Participants' imagery performance in the fixation condition (current study) and in the free viewing condition (previous study Fourtassi et al. 2013) were compared with regard to the imagery vividness scores and the BDR coefficient values (R), using paired-sample Wilcoxon signed rank tests with threshold for statistical significance set at 0.05.

Results

1. Location of gaze fixations at the time of town naming

During the gaze fixation condition, all the gaze fixations at the time of naming towns, were located inside the limited zone of 3° around the fixation point for 8 participants. For one participant (N°2), the gaze fixation was located outside the 3° limitation zone when he named 4 of the 13 towns he could locate on the mental map of France. Figure 1 illustrates the distribution of gaze fixations at the time of town naming in each one of the two conditions in one typical participant (Subject N°1).

……..Insert Figure 1…….

2. Correlations between GPS locations of French towns and gaze positions at the time of town naming :

As shown in table 1, while BDR analysis revealed significant correlations between gaze locations at the time of town naming and the real GPS locations of these towns in all 9 participants during the "free viewing" condition, it was the case in 6 participants during the "gaze fixation" condition. As for the vividness, 7 participants reported a lesser vivid mental image of the map of France in the gaze fixation condition when compared to the free viewing condition, whereas this mental image vividness was reported the same in 1 participant and higher in 1 participant during the gaze fixation condition. The mean value of the reported mental image vividness among the 9 participants was higher in the free viewing condition (Mean: 3.7; SD: 0.66), than in the gaze fixation condition (Mean: 3; SD: 1), but there was no significant difference between the two means. Note that the three participants with no significant BDR correlation between gaze positions and towns' GPS locations in the fixation condition, reported the least vivid mental images of the map of France with a vividness score of 2/5. The mean value of BDR correlation coefficient (R, Table 1) in the 6 participants with significant correlation was higher in the free viewing condition (Mean: 0.57; SD:0.09) than in the gaze fixation condition (Mean: 0.38; SD:0.18), but a paired t-test did reveal no significant difference between the two means ($t(5)=-2.05$; $p=0.09$). Regarding the size of the visual image, all participants but one responded yes (with no high confidence) to the question: "Was your visual image similar in size to the one evoked during free viewing?". Only subject n°5 clearly reported a smaller mental image and commented: he had evoked the map of France within the 1 cm diameter (0.5°) dot materializing the fixation dot! As can be seen on Table 1,

this subject still reported a lower vividness (3/5) during fixation than during free viewing (4/5).

3. **Comparison of saccades' parameters in each participant between the gaze fixation condition and the free viewing condition:**

Saccades analysis revealed that during the gaze fixation condition, all participants performed saccades of lesser magnitude, velocity and duration, when compared to the saccades performed during the free viewing condition (Cf. Table 2 & Figure 2).

……Insert Table 2 And Figure 2……..

Discussion

The present study yielded four main results: 1) Performing mental imagery is accompanied with eye movements even when the participants are asked to maintain gaze fixation on a central point. 2) These fixational eye micro-movements are also, as in the free viewing condition, not random but reflect the spatial content of the visual mental imagery. 3) However, gaze fixation altered the quality, as reflected by the reported vividness, of the mental image in a majority of participants. 4) The three participants exhibiting no significant correlation between Gaze positions and towns GPS locations in the fixation condition were also the ones reporting the least vivid mental image of the map of France during the gaze fixation task, with a vividness score of 2/5. On the whole, these results argue in favour of a functional relationship between eye movements (whether fixational or not) and visual imagery. We discuss below more specifically what step, i.e. eye movement planning or execution, may be necessary for visual imagery.

There is a recent and consistent body of research, associating saccades and microsaccades in different aspects, arguing that these two allegedly different types of eye movements actually share common spatiotemporal characteristics, roles, and neural substrates (common generator) (Martinez Conde et al. 2009, 2013). Indeed, microsaccades are not exclusively observed during eye fixation, as very small magnitude saccades (less than 1°) also appear during free viewing, in both perception (Otero-Millan et al. 2008) and imagery as shown in the present study (Figure 2). This supports the possibility that fixational microsaccades might play a functional role in exploring mental images in the same way that saccades do when the gaze is not restricted. Accordingly, BDR analysis revealed significant correlations between gaze positions at the time of town naming and GPS locations of these towns in 6 out of the 9

participants during the gaze fixation condition. In these 6 subjects, the fixational eye movements may have indeed endorsed the functional role of regular saccades in accompanying visual imagery. However, let's further speculate about the two alternative ways saccades and microsaccades can play a functional role in imagery. More specifically, these spatially consistent eye movements during gaze fixation could be explained in two different ways depending on the size of the visualized map of France.

On one hand, if what matters to mentally organize and explore a mental image is where eye movement ends (eye positions per se), then maintaining gaze in a fixation zone would lead to perform visual imagery on a smaller scale. In perfect accordance with this hypothesis, one participant (Subject n°5) spontaneously mentioned imagining a very small map of France during the gaze fixation condition, so that it could grossly fit into the 1 cm diameter fixation point. However, when they were explicitly asked for it, all other participants reported that "yes", they did evoke a visual image of approximately the same size as in free gaze. The fact that participants may have been unable to efficiently manipulate the size of their mental image, and shrink it enough to be explored with small magnitude saccades, could be seen as a reason why at the level of the group the quality of the visual image was reported to be lower during gaze fixation. Unlike subject n°5, they may have evoked a mental image of large size that could only be explored by displacing attention covertly. However, subject n°5 does not report the highest vividness of the group. So other manipulations of the visual image might have been performed by other subjects like displacing successively the part of the visual image that is currently reported toward gaze fixation, instead of displacing the gaze on the visual image. As shown in Fourtassi et al. (2013), subjects use multiple and various dynamic visual representations of the map of France rather than a unique and static visual image. Manipulating a novel (just encoded) visual scene might be more difficult than manipulating the map of France, seen from different points of view and at different scales, stored in long-term memory and manipulated mentally many times. This could explain why maintaining fixation during an imagery task has been reported to have a deleterious effect on imagery performance in three previous studies (Johansson et al. 2012; Laeng & Teodorescu 2002, Laeng et al. 2014), in which participants had to visualize a stimulus, seen and encoded a few seconds before the imagery task was performed.

Alternatively, what matters may not be where eye movements actually ends (where they are executed) but instead their underlying shifts of attention which allow the subject to mentally organize and explore his mental image; in such case, micro-saccades could represent a mere expression of covert attention shifts while exploring even a mental image of large size. In the Kosslyn model (Kosslyn 1994, 2006), saccadic eye movements during imagery are functionally associated to shifts of the "attentional window" on the mental image (Kosslyn & Mast 2002). In a gaze fixation task, we could assume that subjects explore their mental image using covert attention, which are overtly reflected either by saccades in free gaze, or by microsaccades during gaze fixation. It can be noticed that the two subjects who have a mean of saccade magnitude superior to 1° (Table 2) also have no significant BDR correlation and low vividness score. One can assume that in these subjects the overt manifestation of covert attention reflects an inability to efficiently control fixation. If inhibiting saccades requires too much effort in these subjects, it might act as a complex double-task, which does not leave enough resources for the main task of recall via visual imagery. We could thus postulate that these participants were not able to use visual imagery to perform the task, but instead non-imaging strategy (e.g. access to French towns through semantic or episodic knowledge). This may also have been the case for the subject n°6 whose eye positions also did not correlate significantly with GPS coordinates of towns. In these three subjects, we hypothesize that the task was not performed through imagery as revealed by the low vividness score they reported (2/5), and we maintain that our BDR analysis represents an "ocular signature" for the use of visual imagery, even during fixation condition. For the 6 subjects who presented with a significant ocular signature, the lower vividness suggests either that attentional shifts might need to be expressed overtly at a large scale to produce vivid and fine-grained visual imagery support for memory-retrieval in most individual subjects, while others might be able to either build or explore mental images covertly with a performance not suffering from the effort to control eye movements, or manipulate or reduce the size of their mental image.

To conclude, these findings might be explained by the use of different individual strategies. Even if the instruction was to visualize the map of France, subjects may have used semantic or episodic knowledge to recall French towns, Others may have evoked either a very small mental image (like subject n°5 clearly reported to do) or a large size mental image of the map that they have explored by displacing attention covertly, with micro-saccades reflecting these shifts of attention. All these individual strategies might explain the controversial results in previous studies performed either on patients or on healthy individuals

attempting to perform visual imagery in fixation condition. These individual differences should be taken into consideration when interpreting grouped analyses. We are confident that the BDR analysis is a useful tool to assess these strategies at individual level, and thus to better assess patients' mental space (Fourtassi et al. 2016) or better test for theoretical models about the role of eye movements in imagery.

Figure 1: Gaze fixations' distribution, in the gaze fixation condition (A) and in the free viewing condition (B), in participant N°1. Legend: black circle: fixation point; purple triangles: gaze locations at the time of naming towns in the fixation condition; black triangle: gaze location at the time of naming "Paris"; red diamonds: gaze fixations at the time of naming towns in the free viewing condition.

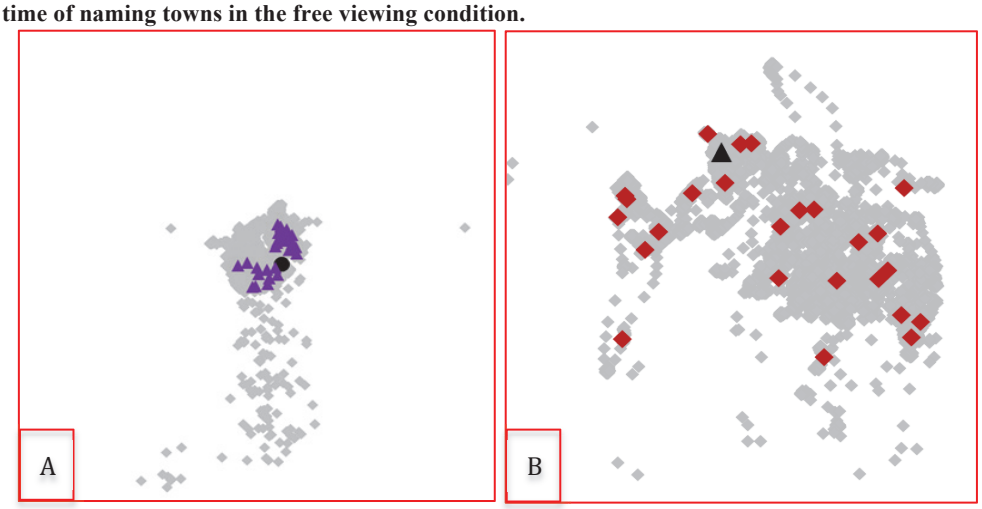


Figure 2: Total number of saccades, according to their magnitude in visual degrees, in the central fixation and in the free viewing conditions, in participant N°1.

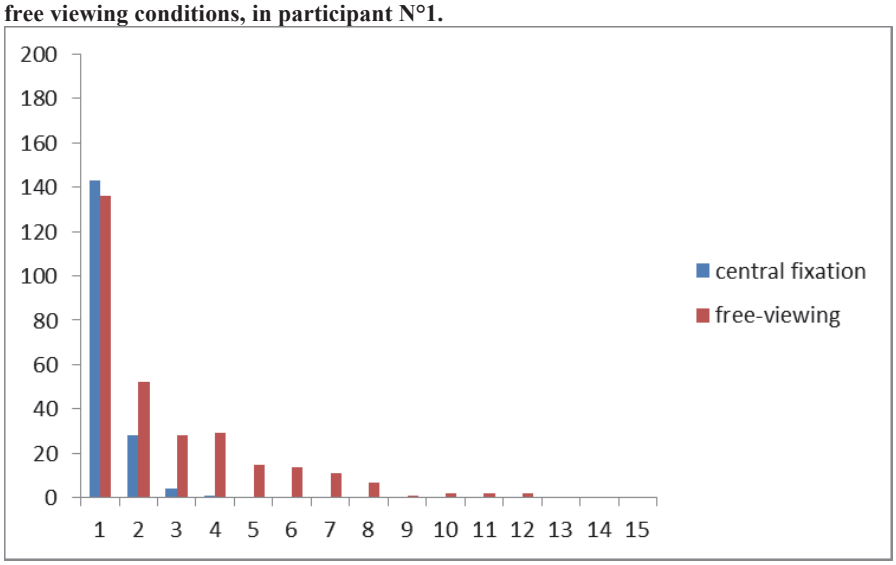


Table 1 : VVIQ scores, BDR correlation coefficient (R) and p-value in each of the two conditions

Subject	VVIQ Open eyes	VVIQ Closed eyes	Free viewing (FV)				Gaze fixation (GF)			
			Nb Towns	Vividness	BDR (R)	p-value	Nb Towns	Vividness	BDR (R)	p-value
1	55	51	25	4	0.61	0.0001*	30	3	0.47	0.001*
2	57	51	10	3	0.87	0.0001*	13	2	-	0.77
3	64	55	66	4	0.39	0.05*	74	3	0.37	0.0001*
4	46	29	27	3	0.67	0.0001*	34	2	-	0.36
5	73	77	40	4	0.55	0.0001*	48	3	0.50	0.0001*
6	64	54	36	5	0.51	0.0001*	35	2	-	0.26
8	62	80	35	3	0.85	0.0001*	40	5	0.28	0.04*
9	61	59	44	4	0.68	0.0001*	49	4	0.30	0.01*
10	63	62	31	4	0.36	0.01*	41	3	0.36	0.004*

Nb : Number of. *p<0.05

Table 2: Comparison of saccades' parameters between the gaze fixation condition and the free viewing condition

ISI: Inter-saccadic interval; GF: Gaze fixation; FV: Free viewing

Subjects	Rate		Magnitude (°) : mean (SD)		Peak Velocity (°/s): mean (SD)		Duration (ms): mean (SD)		ISI (ms): mean (SD)	
	GF	FV	GF	FV	GF	FV	GF	FV	GF	FV
1	1,38	2,4	0,62(0,42)	2,33(1,96)	41,72(26,59)	105,29(74,61)	16,67(7,22)	32,11(14,46)	708,84(469,25)	384,25(171,77)
2	2,37	2,87	1,61(1,92)	4,36(3,56)	63,84(59,83)	167,29(133,13)	36,11(39,98)	47,25(36,81)	386,6(302,37)	301,81(199,31)
3	2,34	2,59	0,91 (0,64)	3,36(3,28)	60,22 (42,62)	136,54(139,49)	18 (9,50)	43,98(42,35)	405,69 (269,73)	344,51(282,57)
4	0,98	1,65	1,45(0,95)	3,42(3,30)	74,76(43,94)	105,71(91,51)	27,93(10,68)	62,71(61,11)	996,92(743,18)	544,03(400,29)
5	1,76	2,46	1,01(0,79)	1,19(1,02)	73,01(38,92)	52,48(35,05)	25,66(11,06)	28,21(22,11)	544,87(270,15)	378,26(271,35)
6	1,44	1,05	0,59(0,28)	1,57(1,05)	46,54(25,22)	87,83(54,42)	17,99(8,09)	31,93(17,51)	677,15(503,49)	925,62(661,19)
8	1,52	1,92	0,64(0,38)	2,2(1,52)	65,10(37,12)	143,80(90,80)	20,89(8,94)	33,08(13,75)	637,95(442,69)	489,92(272,50)
9	1,1	1,17	0,36(0,16)	1,68(1,47)	28,40(11,11)	111,99(82,25)	12,66(4,46)	28,08(14,64)	898,79(709,28)	827,414(575)
10	1,53	1,06	0,62(0,38)	1,12(0,56)	62,91(34,74)	95,02(38,33)	22,86(10,64)	27,10(9,99)	632,40(424,23)	918,53(649,94)

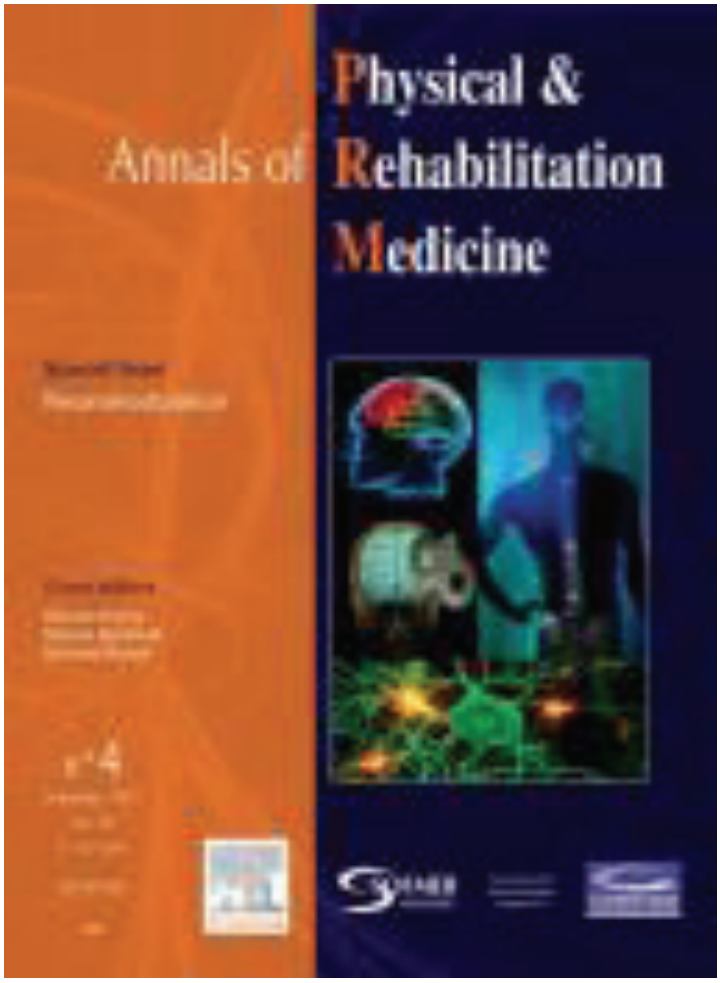
References

1. Brandt, S. A., & Stark, L. W. (1997). Spontaneous eye movements during visual imagery reflect the content of the visual scene. *Journal of cognitive neuroscience*, *9*(1), 27-38.
2. Donner, K. & Hemila, S. Modelling the effect of microsaccades on retinal responses to stationary contrast patterns. *Vision Res.* 47, 1166–1177 (2007). Engbert, R. and Kliegl, R. (2004) Microsaccades keep the eyes' balance during fixation. *Psychol. Sci*. 15, 431–436
3. Finke, R. A. (1986). Mental imagery and the visual system. *Scientific American*, *254*(3), 88-95.
4. Fourtassi, M., Hajjioui, A., Urquizar, C., Rossetti, Y., Rode, G., & Pisella, L. (2013). Iterative fragmentation of cognitive maps in a visual imagery task. *PloS one*, *8*(7), e68560.
5. Johansson R, Holsanova J, Holmqvist K. (2006). Pictures and spoken descriptions elicit similar eye movements during mental imagery, in light and complete darkness. Cogn Sci; 30:1053-79
6. Kosslyn, S. M., Thompson, W. L., & Ganis, G. (2006). *The case for mental imagery*. Oxford University Press.
7. Kosslyn, S. M. (1996). *Image and brain: The resolution of the imagery debate*. MIT press.
8. Kozhevnikov, M., Blazhenkova, O., & Becker, M. (2010). Trade-off in object versus spatial visualization abilities: Restriction in the development of visual-processing resources. *Psychonomic Bulletin & Review*, *17*(1), 29-35.
9. Kozhevnikov, M., Kosslyn, S., & Shephard, J. (2005). Spatial versus object visualizers: A new characterization of visual cognitive style. *Memory & cognition*, *33*(4), 710-726.
10. Johansson, R., Holsanova, J., Dewhurst, R., & Holmqvist, K. (2012). Eye movements during scene recollection have a functional role, but they are not reinstatements of those produced during encoding. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *38*(5), 1289.
11. Laeng, B., & Teodorescu, D. S. (2002). Eye scanpaths during visual imagery reenact those of perception of the same visual scene. *Cognitive Science*, *26*(2), 207-231.
12. Laeng, B., & Sulutvedt, U. (2014). The eye pupil adjusts to imaginary light. *Psychological science*, *25*(1), 188-197.
13. Marks, D. F. (1973). Visual imagery differences in the recall of pictures. *British journal of Psychology*, *64*(1), 17-24.
14. Martarelli, C. S., & Mast, F. W. (2013). Eye movements during long-term pictorial recall. *Psychological research*, *77*(3), 303-309.
15. Martinez-Conde, S., Macknik, S. L., Troncoso, X. G., & Hubel, D. H. (2009). Microsaccades: a neurophysiological analysis. *Trends in neurosciences*, *32*(9), 463-475.

16. Martinez-Conde, S., Otero-Millan, J., & Macknik, S. L. (2013). The impact of microsaccades on vision: towards a unified theory of saccadic function. *Nature Reviews Neuroscience*, *14*(2), 83-96.
17. Mast, F. W., & Kosslyn, S. M. (2002). Eye movements during visual mental imagery. *Trends in Cognitive Sciences*, *6*(7), 271-272.
18. McCamy, M. B. et al. Microsaccadic efficacy and contribution to foveal and peripheral vision. *J. Neurosci*. 32, 9194–9204 (2012).
19. Otero-Millan, J., Troncoso, X. G., Macknik, S. L., Serrano-Pedraza, I., & Martinez-Conde, S. (2008). Saccades and microsaccades during visual fixation, exploration, and search: foundations for a common saccadic generator. *Journal of Vision*, *8*(14), 21-21.
20. Richardson, D. C., & Kirkham, N. Z. (2004). Multimodal events and moving locations: eye movements of adults and 6-month-olds reveal dynamic spatial indexing. *Journal of Experimental Psychology: General*, *133*(1), 46.
21. Richardson, D. C., & Spivey, M. J. (2000). Representation, space and Hollywood Squares: Looking at things that aren't there anymore. *Cognition*, *76*(3), 269-295.
22. Santarpia, A., Blanchet, A., Poinsot, R., Lambert, J. F., Mininni, G., & Thizon-Vidal, S. (2008). Évaluer la vivacité des images mentales dans différentes populations françaises. *Pratiques psychologiques*, *14*(3), 421-441.
23. Spivey, M. J., & Geng, J. J. (2001). Oculomotor mechanisms activated by imagery and memory: Eye movements to absent objects. *Psychological research*, *65*(4), 235-241.
24. Steinman, R. M., Cunitz, R. J., Timberlake, G. T. & Herman, M. Voluntary control of microsaccades during maintained monocular fixation. Science 155, 1577–1579 (1967).
25. Steinman, R. M., Haddad, G. M., Skavenski, A. A. & Wyman, D. Miniature eye movement. Science 181, 810–819 (1973).
26. Tobler W (1965) Computation of the corresponding geographical patterns. Papers of the regional science association 15: 131–139. doi: 10.1007/bf01947869
27. Yarbus, A. L. Eye Movements and Vision. Plenum Press, 1967
28. Yuval-Greenberg, S., Merriam, E. P., & Heeger, D. J. (2014). Spontaneous microsaccades reflect shifts in covert attention. *The Journal of Neuroscience*, *34*(41), 13693-13700.

Article (4)

Publié dans..



Annals of Physical and Rehabilitation Medicine xxx (2016) xxx–xxx

Available online at
ScienceDirect
www.sciencedirect.com

Elsevier Masson France
EM|consulte
www.em-consulte.com

Update article

Using eye movements to explore mental representations of space

Maryam Fourtassi [a,b,*], Gilles Rode [a,c,d], Laure Pisella [a,c]

[a] Inserm, U1028, CNRS, UMR5292, Lyon Neuroscience Research Center, ImpAct, 16, avenue du Doyen-Lépine, 69676 Bron cedex, France
[b] Université Mohamed Premier, Faculté de médecine et de Pharmacie d'Oujda, BP 724 Hay Al Quods, 60000 Oujda, Morocco
[c] Université Claude-Bernard Lyon 1, 69100 Villeurbanne, France
[d] Hospices Civils de Lyon, Hôpital Henry-Gabrielle, Mouvement et Handicap, 69000 Lyon, France

ARTICLE INFO

Article history:
Received 31 May 2015
Accepted 8 March 2016

Keywords:
Visual imagery
Ocular-tracking
Bi-dimensional regression
Mental representation of space

ABSTRACT

Visual mental imagery is a cognitive experience characterised by the activation of the mental representation of an object or scene in the absence of the corresponding stimulus. According to the analogical theory, mental representations have a pictorial nature that preserves the spatial characteristics of the environment that is mentally represented. This cognitive experience shares many similarities with the experience of visual perception, including eye movements. The mental visualisation of a scene is accompanied by eye movements that reflect the spatial content of the mental image, and which can mirror the deformations of this mental image with respect to the real image, such as asymmetries or size reduction. The present article offers a concise overview of the main theories explaining the interactions between eye movements and mental representations, with some examples of the studies supporting them. It also aims to explain how ocular-tracking could be a useful tool in exploring the dynamics of spatial mental representations, especially in pathological situations where these representations can be altered, for instance in unilateral spatial neglect.

© 2016 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

1. Introduction

Physical space is accessed by the cognitive system by way of the sensory organs, mainly sight, which collect information on the environment, enabling the construction of one or several representations or mental images of the space in question [1]. Mental imagery can be defined as the mental creation of an experience that resembles the perceptual experience of objects or events, at least for certain aspects, but in the absence of direct sensory stimulation [2]. Different modes can be distinguished according to the nature of the virtual stimulus involved, for instance mental imagery arising from visual, auditory or olfactory stimuli.

Visual mental imagery is a cognitive experience that shares several similarities with visual perception, among which are ocular movements. Even in the absence of any real visual stimulus, the description of a scene or object from memory is accompanied by eye movements that are not arbitrary, but reflect the spatial content of the mental image [3–6]. For instance, in the course of mental exploration of the map of France, the spontaneous positioning of the eyes when mention is made of cities in the east, on the west coast, or in the south is correlated to the geographical location of these elements [7].

While the functional significance of the eye movements accompanying visual mental imagery is still the subject of debate [5,8–11], their concordance with the spatial content of mental imagery has been evidenced among groups of individuals [3–7,10] and on individual scale [7]. Thus the exploration of ocular orientation in mental imagery tasks could be a valuable, objective means of gaining better understanding of the spatial structure of visual mental representations, in particular in certain pathological conditions where the mental representation of space is altered, for instance in the case of hemispatial neglect.

2. Visual mental imagery and representations of space

Visual mental imagery, often reported as being the experience of seeing an image inside one's head (''seeing with the mind's eye''), often occurs in different situations of daily life. For instance, to recall the number of windows in a house, it is sufficient to call up a mental image of the house frontage and count the windows [4]. Likewise, to decide which of the cities of Rennes or Le Mans is the further west in France, it is enough to visualise a map of France and position the cities on it. Visual mental imagery comprises both

* Corresponding author. Université Mohamed Premier, Faculté de médecine et de Pharmacie d'Oujda, BP 724 Hay Al Quods, 60000 Oujda, Morocco.
E-mail address: fourtmary@yahoo.fr (M. Fourtassi).

http://dx.doi.org/10.1016/j.rehab.2016.03.001
1877-0657/© 2016 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

a non-spatial dimension (representation of colours, shapes, textures, etc.) and a spatial dimension, enabling individuals to construct a mental representation of the localisation of objects one in relation to the other, or in relation to themselves, and identify their orientation in space. This spatialised representation appears as very useful in certain day-to-day tasks, such as reproducing a drawing, drawing a plan, or showing someone an itinerary. In addition, different studies have shown that the ability to construct visual mental images plays a fundamental role in different cognitive processes, such as recalling events [12], the construction of mental models [13], problem-solving [14], or mental training among athletes [15].

The nature of mental representations is the subject of considerable debate between two main trends in neuropsychology [16–19]. While the "propositionalists" support the notion that all mental representations are of amodal nature and solely propositional, like language [18,19], the proponents of the "analogical" theory support the idea that visual mental representations are pictorial in nature, gathering different components of the image that is represented, among which its spatial characteristics [17]. The analogical theory draws support from several recent experimental studies that claim that mental imagery involves the same neurone networks and underpinnings as visual perception [20]. Indeed, functional MRI studies have shown that a task involving visual perception of a stimulus and mental imagery of the same stimulus involved activation of neighbouring or even superimposed cortical areas of the brain, with maintenance of the retinal-cortical topographical organisation [20–22]. Thus visual mental imagery could be explained by way of a reactivation or "replay" of the areas coming into play in visual perception of the bottom-up type, but with the visual information travelling in the opposite direction (top-down) from the substrates of memory towards the areas of visual perception [23].

Kosslyn et al. proposed a model for perception and mental visual imagery that remains coherent with the main results of experimental studies on mental imagery [16,17]. According to this model, the visual information transmitted by the retina in the course of seeing an object or a scene is projected onto a "visual buffer", corresponding to the primary visual cortex located in the occipital lobes, and possessing a retino-topic organisation. From this visual buffer, the attentional window shifts to select relevant information, which is then analysed in two distinct systems: the system relating to the properties of the object (or the "what" system) located in the temporal lobe via the ventral visual pathway, and the system relating to spatial properties (the "where" system) located in the parietal lobe, via the dorsal visual pathway [17]. In similar manner, in the course of mental imagery, the pictorial characteristics of the object visualised are projected onto this same visual buffer, across which the attentional window moves for better inspection and identification of the spatial properties and relationships of the mental image [17].

3. Perceived images and mental representations of space

Eye movements are one of the aspects in common between visual perception and mental imagery. However, while the role of ocular movements is at present well-established in visual perception, their occurrence in the course of other cognitive tasks such as mental imagery, disconnected from any perceptual activity, is one of the least well elucidated human behaviours.

3.1. Eye movements in visual perception

Eye movements have a fundamental role in visual perception. Indeed, it is the fovea, the central part of the retina, with its densely packed cones, that provides the best visual resolution. It however concerns no more than 2° of the visual field, about equivalent to the size of the thumb held at arm's length. By rapid movements of the eyeball known as "saccades", the fovea is displaced to different zones of interest in the visual environment. These zones are analysed separately in a brief moment of ocular fixation. It is only the integration of these different parts of the image in the cortex that gives us the illusion of seeing a scene clearly in its entirety [24].

3.2. Eye movements in mental imagery

In 1968, Hebb noted similarities between eye movements during visual perception and during mental representation, suggesting that while these movements are mechanically essential to scan objects in the course of perception, the same eye movement process could also have an organising function for the mental image. Hebb held that if the image is a reintegration of the perceptual process, it should include the eye movements [9]. It was only 30 years after Hebb's hypothesis that the first experimental data to confirm it was published. Brandt and Stark published the first study to compare the spatial distribution of eye movements during visual perception and during mental imagery. They showed statistically significant similarities in the scanpaths for each participant between the visual perception of black squares on a grid background and mental visual imagery of the same grid [3]. In the course of the perceptive phase and in the imagery phase alike, the eyes shifted to the positions in the grid with black squares. Since then several studies have confirmed that spontaneous eye movements accompanying a mental imagery activity are not arbitrary, but reflect the content of the imagery [4–7]. Johansson et al. [4] recorded eye movements in subjects looking at a blank screen while they were calling to mind a scene that had previously been presented, either visually (image of the scene) or verbally (oral description of the scene with spatial indications). By an analysis of eye fixations occurring at the time of the recall of each element in the scene they showed that their localisations in relation to the overall zone scanned were globally concordant with the actual localisation of the different elements in the scene, one in relation to another [4].

Several theories, variously supported by empirical data, have been put forward to explain the functional role of these eye movements "looking at nothing". Certain authors, in particular authors in the "propositional" current, consider that these eye movements are spatial pointers [11,18]. According to this theory, the shifting of gaze in the absence of visual stimulus might not be linked to an image-based internal representation of space, but could result from a mechanism of unconscious, automatic association linking each object mentioned to the place it occupies in the real environment, as if its position corresponded to an element in the "proposition" characterising the object [11]. In other words, when the individual recalls an object from memory, his eyes move systematically towards the place where the object was initially perceived or encoded in memory, as if this position was included in the mnesic trace of the object. In Kosslyn's analogist model, however, these eye movements have been interpreted as reflecting the shift in the attentional window to the visual buffer when the mental image is generated or explored [4]. Thus the debate continues as to what this association might reflect: according to the propositional theory, the positioning of the eyes is an epiphenomenon because recalling the object automatically reactivates its entire mnesic trace, while according to the pictorial representational theory [16] the positioning of the eyes reflects a necessary orientation of our attention towards the object (i.e. towards the position it occupies in our mental image) in order to recall its other characteristics. According to this second theory, the positioning of the eyes at the moment of the mental recall of

Please cite this article in press as: Fourtassi M, et al. Using eye movements to explore mental representations of space. Ann Phys Rehabil Med (2016), http://dx.doi.org/10.1016/j.rehab.2016.03.001

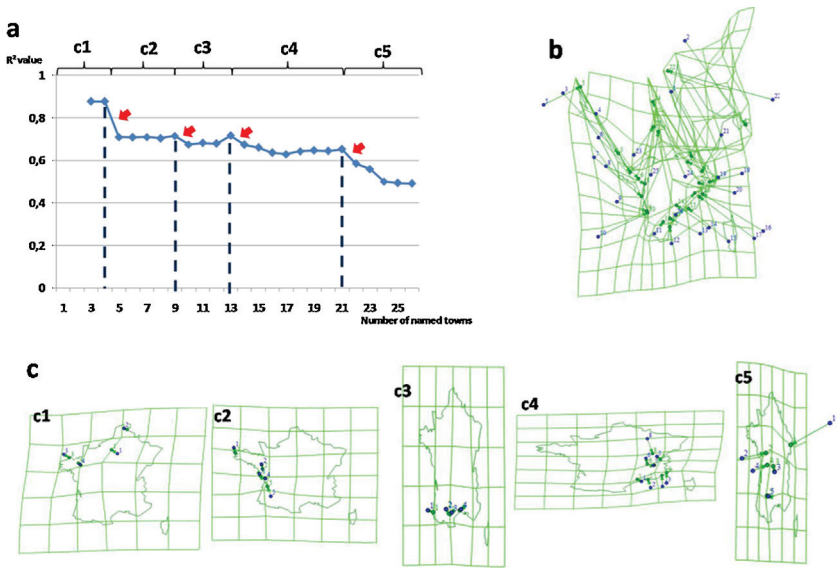


Fig. 1. Graphic representation of the cognitive map of France as reflected by gaze positions for one subject, after adjustment and interpolation, according to bi-dimensional regression. a: the coefficient of determination (R2) of BDR, in the imagery condition, according to the number of towns evoked in chronological order. The curve shows 4 drastic drops pointed by arrows; b: representation of all the towns evoked by the subject during the imagery task, where the green points correspond to the adjusted gaze positions and the blue points represent the real GPS positions of the same towns; c: graphic representations of gaze positions, limited to small sequences of towns in their chronological order. The cut-off between these sequences was defined by the abrupt decreases in the R2 curve.
This figure was published before as on-line supplementary material [7].

the object cannot be exactly the actual positioning at the time of its perceptual encoding. It is rather relative positions (allocentred) with respect to objects in the mental image that are reflected by these eye positions, and this fits better with experimental observations on the similarities of scanpaths between visual perception and mental imagery.

Laeng and Teodorescu showed that subjects forced to fix their gaze during the mental recall of a previously memorised figure were less efficient than those whose eyes were allowed to wander, thus underlining the functional role that these eye movements could play in the genesis and elaboration of mental images [5]. The debate however remains open following the publication of contradictory results on the effects of constraining eye movements during mental imagery [5,6,10,25], suggesting that it may not be, strictly speaking, the eye movements that are functional during mental imagery, but rather the shifts in attention.

While these movements are not necessarily essential, our study detailed below confirmed that they were performed spontaneously, and that not only do they reflect the content of mental imagery, but also that the spatial correlation between the material recalled from memory and the position of the eyes is specific to mnesic recall by way of mental imagery [7]. Consequently, recording spontaneous eye movements during mental imagery tasks is a way of testing a subject's ability to construct mental representations that are spatially coherent among healthy and pathological subjects.

4. Eye-tracking: a means for exploring mental spatial representations

Our recent study confirms that the positions of the eyes during mental imagery processes provides a "window" onto the mental images produced individually in the ecological setting of a mental evocation from memory, in this case of the map of France [7]. In this study, ten healthy subjects were asked to mentally visualise a map of France and to cite the cities they were able to locate on this mental map. During this task, the subjects were equipped with a camera that recorded spontaneous eye movements, thus providing the continuous coordinates (X;Y) for eye orientation throughout the mental imagery task. The identification of these coordinates as each French city was mentioned enabled a mental map of France to be defined for each individual, as reflected by eye orientation. The mental map was then compared with the real map positioning the cities mentioned with GPS coordinates, using bi-dimensional regression [26]. The results highlighted a significant correlation between the mental map (reflected by eye positions) and the actual map for each of the 10 participants [7]. In addition, the results of the segment analysis for each individual mental map showed that the mental creation of the map of France did not correspond to the visualisation of a single, fixed representation, but was rather a dynamic process enabling divisions, rotations and translations of the mental images to explore them more efficiently [7]. Fig. 1 provides an example of the subdivision of the mental maps of an individual according to changes in the spatial characteristics of the mental representation [7].

Another important result of this study was that when the same subjects were asked to cite French cities not on the basis of a mental map but simply on the basis of letters of the alphabet provided by the investigator (verbal fluency test – "give me cities starting with the letter M, A," etc.), they also exhibited eye movements, but the positioning was not at all correlated with the actual geographical positions of the cities named. We therefore have a tool that provides a reliable access to information via the creation of mental visual imagery, enabling us, on the scale of the individual, to assess the spatial coherence of these mental images [7].

5. Conclusion

Tracking eye movements could provide a valuable means for studying individual mental representations, in particular in specific pathologies. The exploration of eye movements has several advantages over other more classic methods of studying mental representations, such as drawing or description from memory of a familiar place [27] or of the map of France [28]. Eye movements enable a better approach to the dynamics of mental exploration, on account of their unconscious nature and the absence of any perceptible trace. In contrast, graphic representations provide the

Please cite this article in press as: Fourtassi M, et al. Using eye movements to explore mental representations of space. Ann Phys Rehabil Med (2016), http://dx.doi.org/10.1016/j.rehab.2016.03.001

subject with a sensory/visual feedback that can interact both positively or negatively with the performance of the drawing [29,30] obliging the subject to retain the same representational references and allowing for self-correction. In addition, recording eye movements enables an assessment of the spatial coherence of elements represented mentally when a patient with hemispatial neglect calls them to mind.

Disclosure of interest

The authors declare that they have no competing interest.

References

[1] Gibson JJ. The senses considered as perceptual systems. Boston: Houghton; 1966.
[2] Finke RA. Principles of mental imagery. Cambridge: MIT Press; 1989.
[3] Brandt SA, Stark LW. Spontaneous eye movements during visual imagery reflect the content of the visual scene. J Cogn Neurosci 1997;9:27–38.
[4] Johansson R, Holsanova J, Holmqvist K. Pictures and spoken descriptions elicit similar eye movements during mental imagery, in light and complete darkness. Cogn Sci 2006;30:1053–79.
[5] Laeng B, Teodorescu DS. Eye scanpaths during imagery reenact those of perception of the same visual scene. Cogn Sci 2002;26:207–31.
[6] Spivey MJ, Geng JJ. Oculomotor mechanisms activated by imagery and memory: eye movements to absent objects. Psycho Res 2001;65:235–41.
[7] Fourtassi M, Hajjioui A, Urquizar C, Rossetti Y, Rode G, Pisella L. Iterative fragmentation of cognitive maps in a visual imagery task. PLoS ONE 2013; 8:e68560.
[8] Barsalou LW. Perceptual symbol systems. Behav Brain Sci 1999;22:577–609.
[9] Hebb DO. Concerning imagery. Psychol Rev 1968;6:466–77.
[10] Johansson R, Holsanova J, Dewhurst R, Holmqvist K. Eye movements during scene recollection have a functional role, but they are not reinstatements of those produced during encoding. J Exp Psychol Hum Percept Perform 2012; 38:1289–314.
[11] O'Regan JK, Noë A. A sensorimotor account of vision and visual consciousness. Behav Brain Sci 2001;24:939–73.
[12] Slotnick SD, Thompson WL, Kosslyn SM. Visual memory and visual mental imagery recruit common control and sensory regions of the brain. Cogn Neurosci 2012;3:14–20.
[13] Bower GH, Morrow DG. Mental models in narrative comprehension. Science 1990;247:44–8.
[14] Hegarty M. Mechanical reasoning by mental stimulation. Trends Cogn Sci 2004;8:280–5.
[15] Olsson CJ, Nyberg L. Motor imagery: if you cannot do it, you will not think it. Scand J Med Sci Sports 2010;20:711–5.
[16] Kosslyn SM. Image and brain. Cambridge: MIT Press; 1994.
[17] Kosslyn SM, Thompson WL, Ganis G. The case for mental imagery. New York: Oxford University Press; 2006.
[18] Pylyshyn ZW. Mental imagery: in search of a theory. Behav Brain Sci 2002; 25:157–82.
[19] Pylyshyn ZW. Return of the mental image: are there really pictures in the brain? Trends Cogn Sci 2003;7:113–8.
[20] Ganis G, Thompson WL, Kosslyn SM. Brain areas underlying visual mental imagery and visual perception: an fMRI study. Cogn Brain Res 2004;20:226–41.
[21] Kosslyn SM, Thompson WL, Kim IJ, Alpert NM. Topographical representations of mental images in primary visual cortex. Nature 1995;378:496–8.
[22] Kosslyn SM, Ganis G, Thompson WL. Neural foundations of imagery. Nat Rev Neurosci 2001;2:635–42.
[23] Farah MJ. The neural basis of mental imagery. In: Gazzaniga MS, editor. The new cognitive neuroscience. Cambridge: MIT Press; 2000. p. 965–74.
[24] Yarbus AL. Eye movement and vision. New York: Plenum Press; 1967.
[25] Richardson DC, Spivey MJ. Representation, space and Hollywood squares: looking at things that are not there anymore. Cognition 2000;76:269–95.
[26] Tobler W. Bidimensional regression. Geogr Anal 1994;26:187–212.
[27] Bisiach E, Luzzatti C. Unilateral neglect of representational space. Cortex 1978;14:129–33.
[28] Rode G, Perenin MT, Boisson D. Négligence de l'espace représenté : mise en évidence par l'évocation mentale de la carte de France. Rev Neurol 1995;151:161–4.
[29] Cristinzio C, Bourlon C, Pradat-Diehl P, Trojano L, Grossi D, Chokron S, et al. Representational neglect in "invisible" drawing from memory. Cortex 2009; 45:313–7.
[30] Chokron S, Colliot P, Bartolomeo P. The role of vision in spatial representation. Cortex 2004;40:281–90.

Please cite this article in press as: Fourtassi M, et al. Using eye movements to explore mental representations of space. Ann Phys Rehabil Med (2016), http://dx.doi.org/10.1016/j.rehab.2016.03.001

PARTIE 3

DISCUSSION GÉNÉRALE

"Every act of perception, is to some degree an act of creation, and every act of memory is to some degree an act of imagination."

Oliver Sacks (2009)

A travers ce travail de thèse, nous avons essayé d'utiliser les mouvements des yeux comme outil d'exploration de l'imagerie mentale visuelle, dans l'objectif d'approfondir la compréhension de ses mécanismes physiologiques aussi bien chez les sujets sains qu'à travers de modèles pathologiques. L'ensemble de notre contribution expérimentale (articles joints à ce manuscrit), sera discutée de façon à identifier ses différents apports dans les domaines de recherche autour de l'imagerie mentale visuelle que nous avions pu approcher et que nous avons exposés en introduction.

Mais avant d'exposer les résultats de nos expériences et les interprétations théoriques que nous en faisons à la lumière des données de la littérature, il nous paraît important de justifier le choix du paradigme expérimental de la carte de France et de la méthode d'analyse par régression bidimensionnelle, utilisés dans toutes les expériences entreprises. En effet, ce développement méthodologique nous apparaît comme un premier apport important de cette thèse pour l'étude des représentations mentales.

1. Apport méthodologique : notre méthode expérimentale constitue une signature oculaire de l'utilisation de l'imagerie mentale à l'échelle individuelle

Dans le cadre de ce travail de thèse, nous avons développé un modèle expérimental qui devait à la fois contourner les critiques que nous avions faites des études antérieures et être adapté aux sujets sains comme aux patients.

Le choix du paradigme de la carte de France (Rode et al. 2004) avait pour principal avantage la possibilité de faire de l'imagerie mentale en rappelant directement à partir de la mémoire à long-terme des informations encodées de différentes façons lors de la vie du sujet (visuelle et non visuelle, purement sémantiques ou dans le cadre d'expériences personnelles stockées en mémoire épisodique), sans avoir recours à une phase perceptive préalable d'un matériel nouveau. Ceci devient particulièrement intéressant pour les modèles pathologiques étudiés, où les perturbations perceptives visuo-spatiales ne risquent pas d'influencer la qualité de l'encodage du stimulus qui sera par la suite mentalement visualisé.

Le second avantage de la carte de France comme stimulus, c'est qu'elle pouvait être comparée à une carte réelle en se basant sur les données du GPS (*Global Positionning System*). Ceci permettait de prendre en considération les différentes modifications d'échelle et/ou d'orientation que l'individu pouvait appliquer à son « image mentale », et qui représentent des distorsions assez communes de toute représentation mentale (Tversky 1993). Ainsi, nous avions une référence sans pour autant imposer un stimulus visuel précis, et les différents individus n'étaient pas influencés par une taille ou une orientation précise de l'image mentale, mais étaient libres de la construire et de l'explorer de façon spontanée et qui leur est propre.

Pour comparer les positions oculaires enregistrées aux coordonnées GPS de la carte de France, nous avons opté pour la méthode de régression bidimensionnelle (BDR) (Tobler 1965). Il s'agit d'une méthode statistique assez connue dans le domaine de la géographie, mais qui commence à être utilisée de plus en plus dans le domaine des neurosciences où elle sert à évaluer les relations spatiales et configuratives entre les cartes mentales et les cartes réelles, notamment pour l'étude des distorsions mentales (Friedman & Kohler 2003).

La BDR a l'avantage de permettre une analyse individuelle des données. Ceci requiert une importance capitale dans notre mission exploratrice des représentations mentales à travers les mouvements des yeux, car la BDR nous a permis de tenir compte des différences individuelles dans les stratégies d'imagerie mentale déjà entrevues chez les sujets sains (Galton 1880, Kozehnikov 2005). Pour les modèles pathologiques, il est extrêmement utile de pouvoir faire des analyses individuelles

mais comparables, car les patients qui souffrent d'un même syndrome n'ont jamais des lésions parfaitement identiques, ce qui rend le regroupement des données par blocs d'individus critiquable.

Au niveau de l'article (1), nous avons démontré l'existence d'une corrélation significative entre les coordonnées du regard enregistrées au moment de l'évocation des villes de France et les coordonnées GPS de ces villes, pour chacun des 10 participants sains dans la tâche d'imagerie mentale. Par contre aucune corrélation significative n'a été trouvée, chez aucun des 10 individus, dans la tâche de fluence verbale où les villes de France étaient évoquées selon les lettres initiales de leurs noms. Ainsi, l'existence de cette corrélation était considérée comme une signature de l'utilisation de l'imagerie mentale pour l'évocation des informations depuis la mémoire à long terme.

2. Apport concernant la dynamique des représentations mentales

Comme nous l'avions déjà signalé en introduction, une des principales causes d'engouement pour la recherche autour de l'imagerie mentale réside dans sa similitude avec la perception visuelle et dans le fait que les deux phénomènes semblent partager des mécanismes communs. Hebb (1968) avait postulé que lorsqu'on construisait une image mentale d'un objet familier, les différentes parties de cet objet n'apparaissaient pas clairement de façon instantanée, mais plutôt de manière successive. Il avait aussi supposé un rôle effectif des mouvements des yeux dans la genèse séquentielle des différentes parties de l'image, de façon assez similaire au processus perceptif qui « découvre » successivement l'image avec la fovea. Parallèlement, Neisser (1967) avait soutenu que l'imagerie mentale n'était pas une simple réactivation d'images stockées en mémoire, mais doit être considérée comme le résultat d'une activité coordonnée entre la mémoire visuelle et les mouvements des yeux permettant la construction des images mentales. Cette hypothèse a été ensuite reprise dans le modèle de Kosslyn, où l'on estime que la génération de l'image mentale sur le tampon visuel se ferait de façon séquentielle, pendant laquelle les mouvements des yeux, encodés avec différents souvenirs, permettraient de situer chaque partie de l'image rappelée par rapport aux autres parties (Mast & Kosslyn 2002).

Les études antérieures, ayant analysé les mouvements des yeux pendant une activité d'imagerie s'étaient limitées soit à comparer des scanpaths en perception et en imagerie, soit à vérifier que pendant l'imagerie mentale, les positions relatives des fixations oculaires étaient spatialement cohérentes avec le contenu de l'imagerie dans différentes conditions (Brandt & Stark 1997, Spivey & Geng 2001, Laeng & Teodorescu 2002, Johansson et al. 2006, Laeng et al. 2014, Bourlon et al. 2011). En utilisant la BDR, et en suivant l'évolution chronologique de son coefficient de détermination (R^2), nous avons pu identifier pour chaque participant, différentes séquences de villes qui correspondent globalement à des zones géographiquement proches et qui répondent à chaque fois à des facteurs de distorsion spatiale qui leur sont propres. Ainsi, la représentation mentale de la carte de France comporte plusieurs fragments qui ne sont pas représentés exactement dans le même cadre de référence allocentrique (chaque zone géographique (fragment) se caractérise par une échelle de représentation, des degrés de translation et de rotations différents, comme l'illustrent les figures individuelles de notre article (1)). On peut supposer que si la génération de l'image mentale se faisait en un seul bloc, elle devrait répondre dans sa totalité à un même cadre de référence allocentrique où les proportions ne devraient pas changer d'une zone à une autre. Par conséquent, nos résultats attestent d'un processus de fragmentation des images mentales qui est commun aux différents individus, ce qui confirme l'hypothèse Hebbienne. Cependant, ceci semble surtout s'appliquer aux relations allocentrées entre les villes. Dans notre article (2), la représentation des positions oculaires absolues de ces mêmes sujets a montré que globalement Paris était positionné droit-devant chez chacun d'entre eux (Figures individuelles de notre article 2), et la carte mentale construite de façon assez symétrique autour de ce point de référence centré sur le corps (tête/tronc).

3. Apport concernant les substrats anatomiques de l'imagerie mentale

Dans le modèle de Kosslyn, et par analogie à la perception visuelle, on associe certaines structures cérébrales à différents processus impliqués dans l'imagerie mentale visuelle. Parmi ces structures on distingue le cortex visuel primaire (V1) qui jouerait le rôle d' « écran » pour la projection de l'image mentale et le cortex pariétal

postérieur qui serait impliqué dans le système de traitement spatial de l'information visualisée, et/ou dans le déplacement de la fenêtre attentionelle d'exploration progressive de l'image mentale (Kosslyn 1994, 2006).

Les études neuropsychologiques ayant essayé de vérifier le degré d'implication de ces structures dans l'imagerie mentale ont rapporté des résultats controversés (Butter et al. 1997, Dulin et al. 2011, Farah 1992, Bridge et al. 2012). Afin d'apporter de nouveaux éléments au débat, nous avons utilisé notre paradigme de carte de France pour explorer l'imagerie mentale chez des modèles pathologiques humains avec soit une lésion unilatérale du cortex occipital (V1) droit ou gauche (sujets souffrant d'HLH), soit une lésion du cortex pariétal droit (sujets souffrant de négligence spatiale), soit l'association des deux.

3.1. Implication de V1 dans l'imagerie mentale :

Les 5 patients avec HLH sans négligence étaient capables de produire une image mentale spatialement cohérente avec la réalité, avec une BDR significative entre les coordonnées des fixations oculaires et les coordonnées GPS des villes évoquées pour chaque individu. Ainsi, on en conclut que l'intégrité de V1 n'est pas indispensable au processus d'imagerie mentale comme l'ont souligné d'autres études plus antérieures (Chatterjee & Southwood 1995 ; Goldenberg & Nowak 1995 ; Dulin et al 2011 ; Bridge et al. 2012). Nos résultats sont cependant toujours cohérents avec le modèle de Kosslyn, car notre tâche de carte de France est essentiellement basée sur les relations spatiales entre les villes, faisant moins appel aux détails graphiques de la carte. Dans ce cas, les cartes spatiales développées au niveau du système des propriétés spatiales (cortex pariétal postérieur non lésé chez les patients HLH) pourraient suffire, d'après Kosslyn (2006), à l'élaboration d'une image mentale spatialement cohérente, sans nécessité de la préciser finement par une projection sur V1.

Puisqu'il s'agit d'une lésion unilatérale, on pourrait également imaginer qu'un seul V1 (cortex occipital sain) pourrait suffire à la réalisation de la tâche, comme l'avait soutenu Farah (1992), qui a rapporté une réduction horizontale de la taille des représentations mentales chez un patient après ablation chirurgicale unilatérale du cortex occipital. En phase avec cette hypothèse, notre article (2) a mis en évidence chez les patients HLH une déviation du regard en direction de l'hemi-espace contro-

lésionnel (notamment au moment de positionner Paris), qui reste maintenue pendant toute la durée de la tâche d'imagerie mentale. Nos résultats ont montré que nos patients HLH semblent éviter spontanément de traverser avec leur regard la ligne médiane du corps (le droit-devant tête/tronc), qui est un référentiel spatiotopique égocentré différent de celui (rétinotopique) affecté chez ces patients. Il pourrait s'agir d'un comportement compensatoire permettant aux HLH de projeter et d'explorer leur image mentale sur la moitié seulement de l'espace mental de façon à recruter un seul système pariéto-occipital, codant l'espace en coordonnées spatiotopiques (Galletti and Battaglini, 1989; Galletti et al., 1993, 1995; Andersen, 1995). Cependant, cette stratégie compensatoire n'est pas spécifique à la tâche d'imagerie puisqu'elle se manifeste aussi dans la tâche de fluence verbale n'impliquant aucune représentation spatiale, suggérant plutôt une généralisation d'un comportement compensatoire perceptif à toute tâche cognitive, même non dépictive et en l'absence de tout stimulus visuel.

3.2. Implication des réseaux fronto-pariétaux dans l'imagerie mentale :

Chez les patients négligents, la corrélation n'était significative qu'au niveau de la moitié droite de la carte mentale ce qui souligne que les réseaux fronto-pariétaux (sièges de lésions chez ces patients) sont impliqués dans l'élaboration des relations spatiales allocentrées de l'image mentale. L'absence de corrélation spatiale sur la moitié gauche de la carte, même avec une bonne série évoquée de villes de l'Ouest, peut s'expliquer soit par une absence de visualisation mentale de cette moitié (et un accès sémantique, non imagé, aux villes de l'Ouest), soit par un trouble de représentation spatiale de cette moitié gauche. En effet, notre article (2) a montré qu'il n'y a pas chez ces patients d'impossibilité à orienter le regard vers la gauche puisque leur positionnements oculaires lors de la tâche de fluence verbale couvraient tout l'espace. Or, lors de la tâche d'imagerie visuelle, les villes de gauche étaient citées alors que le regard était localisé à droite. Ceci rappelle le phénomène de transposition à droite ou d'allochirie, souvent rapporté chez les sujets atteints de négligence spatiale et qui consiste à percevoir les éléments contro-lésionels au niveau de l'espace ipsilésionnel (Halligan et al. 1992). Par exemple, lors d'une épreuve de dessin de mémoire, le patient va placer tous les constituants gauches de l'objet à droite

(marguerite avec toutes les pétales condensées à droite, ou l'horloge avec tous les chiffres placés à droite).

Une des applications importantes en clinique de ce résultat de distorsion spatiale de la moitié gauche de la carte imaginée, c'est qu'il ne suffit pas que le sujet rapporte verbalement plusieurs éléments de l'hémi-espace gauche imaginé pour dire qu'il n'accuse aucun trouble de représentation spatiale de cet espace. En effet, les éléments de l'espace gauche évoqués peuvent être très mal situés témoignant d'un trouble représentationnel ou être évoqués sur la base d'un accès sémantique du fait de l'impossibilité de les représenter mentalement. Cette sous-estimation de l'occurrence des troubles de représentation spatiale gauche sur la base de l'évocation verbale de lieux et places, pourrait expliquer certains cas de dissociation, où la négligence perceptive a été rapportée non associée à une négligence représentationnelle.

4. Apport dans le débat « Imagistes Vs Propositionnels »

Même si les adeptes du courant imagiste, défendant une nature picturale des images mentales, clament que le débat sur la question est maintenant tranché notamment avec l'arrivée de nouvelles techniques d'imagerie cérébrale fonctionnelle pouvant utiliser des logarithmes pour reconnaître les patterns imaginés à travers l'analyse des signaux cérébraux (MVPC, Naselaris et al. 2015), la clôture du débat est loin d'être consensuelle.

A travers nos résultats, nous apportons une observation qui soutiendrait la thèse des imagistes. Chez les patients négligents, nous avons remarqué un comportement oculaire particulier avec un regard qui balaye l'ensemble de l'espace egocentrique dans la tâche de fluence verbale n'impliquant pas d'imagerie mentale, alors que ce regard était préférentiellement situé au niveau de l'hémi-espace droit aussi bien dans la tâche perceptive que dans la tâche d'imagerie mentale. Or, il a été montré que le biais ipsilésionnel d'orientation attentionnelle était plus marqué dans les taches bottom-up (perception) que dans les tâches top-down (recherche visuelle volontaire) (Bartolomeo & Chokron 2002). Ce biais ipsilesionnel dans la tâche d'imagerie mentale supposée être purement top-down devrait être moins marqué par rapport à la tâche perceptive sauf s'il existait un stimulus « virtuel » qui aurait un effet attractif sur

l'attention du patient, et ceci ne pourrait s'expliquer que par une forme dépictive de l'image mentale au niveau de l' « écran de projection » occipital. Cette hypothèse pourrait également expliquer les anomalies des mouvements des yeux vers la gauche chez les sujets négligents pendant le sommeil paradoxal où se produit une certaine forme d'images mentales vécues comme dépictives appelées « rêves » (Doricchi et al. 1993).

5. Apport concernant les référentiels spatiaux de l'imagerie visuelle

5.1. Au niveau des sujets sains

Comme souligné au niveau de l'article (2), la distribution des positions absolues des fixations oculaires de part et d'autre de l'axe sagittal médian du corps (référentiel tête/tronc), rend compte de la construction de l'image mentale dans le cadre de référence égocentrique. Mais comme la représentation mentale de la carte change souvent de caractéristiques spatiales (échelle, orientation…etc.) lorsque le sujet passe d'une région géographique à une autre, nous avons évalué la projection mentale de la carte imaginée dans le référentiel égocentrique en mesurant la distance entre les coordonnées du regard au moment de l'évocation de la première ville (Paris), qui dispose d'une situation centrale sur l'axe vertical médian de la carte de France.

Chez les sujets sains, il y a une quasi-projection des coordonnées du regard au moment de l'évocation de (Paris) au niveau de l'axe sagittal médian du corps, soulignant une génération d'une ***carte mentale centrée sur l'axe égocentrique***.

De plus la corrélation significative en BDR entre les coordonnées du regard et les coordonnées GPS des villes évoquées témoigne d'une cohérence spatiale de la carte mentale sur son ensemble. Par conséquent, la ***carte mentale est représentée correctement selon le référentiel allocentrique***.

5.2. En cas de Négligence spatiale

Chez les sujets atteints de Négligence spatiale, on observe une génération de carte mentale avec un décalage ipsilésionnel dans le référentiel égocentrique surtout en cas de HLH associée. Cette observation expliquerait les résultats de Doricchi & Angelelli (1999), où seuls les patients négligents avec HLH présentaient un trouble de

représentation des distances horizontales avec une sous-estimation des distances contro-lesionnelles et une surestimation des distances ipsi-lesionnelles, alors que les patients négligents sans HLH avaient une estimation des distances horizontales comparable aux sujets ne souffrant pas de négligence. Ainsi, l'influence de l'HLH sur l'exagération du comportement de négligence au niveau des tâches perceptives, se reproduit également au niveau des tâches purement top-down.

D'autre part, au niveau du référentiel allocentrique, il existerait une incapacité à se représenter spatialement l'hémi-espace gauche (puisque la BDR ne corrèle pas sur la moitié gauche de la carte). Il ne peut pas s'agir seulement d'une transposition sur la droite de cet espace puisque la BDR accepterait cette distorsion « cohérente » de l'espace réel. Cette « perte de repère » suite à l'orientation vers la gauche de la carte de France est à rapprocher de l'impossibilité totale de remise à jour des cartes de représentation spatiotopique (remapping) observée suite à une saccade dirigée vers la gauche chez les patients héminégligents (Duhamel et al. 1992, Heide et al. 1995, revue dans Pisella & Mattingley 2004).

5.3. En cas de HLH

Chez les HLH pures, la projection de la carte mentale se fait avec une translation contro-lésionnelle par rapport au référentiel egocentrique. Nous soutenons qu'il s'agit là d'un mécanisme compensatoire développé avec le temps grâce à des processus de plasticité cérébrale. En effet, cette translation n'est observable que chez les patients chroniques ayant une lésion ancienne, et pas chez le patient aigu dont la lésion remonte à moins de 3 mois. Ce comportement est également retrouvé dans les conditions perceptives où les sujets avec HLH compensent leur déficit en orientant le regard vers l'hémiespace controlésionnel afin de minimiser l'étendue du champ aveugle, et de resituer la cible visuelle au centre du champ perçu (Doricchi et al. 2002, Vuillemier et al. 1999).

Le transfert de ce comportement compensatoire au niveau des tâches d'imagerie mentale (en dehors de tout stimulus visuel) pourrait avoir un rôle fonctionnel d'optimisation de la tâche. En effet, la génération d'une carte mentale décalée aurait pour effet de maintenir la représentation mentale à explorer au niveau d'un seul hémiespace afin de réduire les transferts inter-hémisphériques avec une utilisation

unilatérale de l'hémisphère sain, aussi bien dans le codage rétinotopique (V1 sain), que spatiotopique (réseau fronto-pariétal homolatéral). Cette hypothèse est supportée par le fait que le patient qui n'adopte pas encore cette stratégie et génère une carte mentale centrée dans le référentiel égocentrique sans déplacer le regard vers le côté ipsilésionel, dispose de la moins bonne cohérence spatiale de l'image mentale parmi les HLH (le plus bas coefficient de détermination de BDR). Cependant, la survenue de ce comportement également dans la tâche de fluence verbale ne faisant appel à aucune imagerie mentale, met le doute sur son éventuelle utilité fonctionnelle dans l'optimisation des processus de représentations mentales.

Par ailleurs, la corrélation significative entre les coordonnées du regard et les coordonnées GPS des villes évoquées au niveau de chacun des patients avec HLH témoigne d'une bonne cohérence spatiale de la carte mentale au niveau du référentiel allocentrique.

6. Positionnement par rapport aux théories explicatives des mouvements oculaires en imagerie mentale :

6.1. La théorie du Scanpath

La théorie du Scanpath prédit que les mouvements des yeux durant le rappel de mémoire d'une scène, se feront vers les mêmes endroits et suivant le même ordre séquentiel que durant l'encodage de cette même scène (Brandt & Stark 1997).

La principale critique antérieure à cette théorie, consiste en la survenue de saccades spatialement cohérentes pendant l'imagerie mentale, même lorsque l'encodage s'est fait en condition de fixation, soulignant le fait que les mouvements des yeux lors du rappel imagé ne sont pas une simple réactivation à l'identique (re-enactment) de ceux produits lors de l'encodage (Johansson et al. 2012). Cependant, dans notre article 3, nous montrons que même en condition de fixation, il se produit des micro-saccades qui partagent les caractéristiques spatiotemporelles des saccades exploratrices et qui sont également spatialement cohérentes avec le contenu de l'imagerie. Ainsi, les saccades survenant en imagerie mentales pourraient être une

réactivation (mais dans un mode plus ample) de la trace oculomotrice survenue pendant la fixation en encodage dans l'expérience de Johansson et al. (2012).

Cependant, dans notre paradigme expérimental le rappel de mémoire par imagerie mentale visuelle n'est pas précédé d'une phase d'encodage qui nous permettrait de comparer les mouvements des yeux entre encodage et rappel. De plus, l'encodage des localisations géographiques des villes de France, chez chacun de nos participants s'est fait à plusieurs reprises dans des conditions variables et avec des stimuli différents et même des modalités sensorielles différentes (visuelles, auditives…etc.). Ainsi, cette théorie du scanpath nous semble insuffisante pour rendre part de cette diversité, d'autant plus qu'elle ne peut pas expliquer également la survenue des mouvements des yeux spatialement cohérents lorsque le sujet écoute une description verbale d'une scène (Spivey and Geng 2001, Johansson et al. 2006).

6.2. Le modèle de Kosslyn

Dans le modèle de Kosslyn, les images mentales auraient une forme dépictive au niveau du tampon visuel, et les mouvements des yeux joueraient un rôle fonctionnel dans la genèse et l'exploration de ces images (Kosslyn 1994, 2006), en permettant le déplacement de la fenêtre attentionnelle et en permettant l'agencement des différentes parties de l'image qui se construit de façon séquentielle sur ce tampon.

Nous avons pu démontrer dans l'article 1, que les mouvements des yeux en imagerie mentale ont révélé une dynamique séquentielle fragmentée dans la génération et l'exploration de l'image mentale de la carte de France ce qui confirme la théorie de Hebb, intégrée au modèle de Kosslyn (Mast & Kosslyn 2002). D'autre part, les résultats de l'expérience d'imagerie mentale en condition de fixation, exposés dans notre article 3, soutiendraient un rôle fonctionnel ou du moins, facilitateur des mouvements des yeux dans le processus d'imagerie mentale. En effet, à l'échelle du groupe la vivacité de l'imagerie était plus faible en condition de fixation qu'en regard libre. Néanmoins, l'explication alternative de ces résultats serait que seuls les déplacements attentionnels seraient indispensables à la réalisation de la tâche d'imagerie mentale. Ces shifts attentionnels peuvent être soit explicites (« Overt ») et

auquel cas, accompagnés de saccades, ou bien implicites (« Covert ») permettant une exploration mentale de la carte en condition de fixation oculaire.

6.3. Les théories de simulation mentale

Dans les théories de simulation mentale, l'imagerie mentale est considérée comme une simulation du processus perceptif (Hesslow 2012, Barsalou 2008). Ainsi le comportement pendant l'imagerie va être très similaire à celui pendant la perception y compris les mouvements des yeux qui vont s'activer comme si la personne était en train de réellement voir ce qu'elle est en train d'imaginer.

Nos expériences chez les sujets sains (article 1) ont révélé un comportement oculomoteur pendant la tâche d'imagerie qui reproduit de façon assez similaire ce qui se passerait en cas de perception visuelle, avec une correspondance spatiale au contenu de l'imagerie et une exploration séquentielle fragmentée. Même en condition de fixation (article 3), les microsaccades joueraient un rôle facilitateur dans l'augmentation de la vivacité de l'image mentale ce qui rappelle un peu leur rôle d'augmentation de la résolution spatiale en perception visuelle. De plus, même dans les conditions pathologiques (article 2), nous avons mis en évidence pendant l'imagerie mentale des comportements oculomoteurs très similaires à ceux développés dans le cadre de stratégies de compensation en perception visuelle, notamment en cas d'HLH. Chez les négligents, l'exploration de l'hémiespace gauche imaginé, avec absence de corrélation spatiale, rappelle les troubles exploratoires de l'espace gauche en perception visuelle.

Ainsi, tous ces résultats sont facilement explicables en se basant sur les théories de simulation mentale qui restent des théories assez larges avec un grand pouvoir explicatif mais peu de pouvoir prédictif (Johansson 2013).

6.4. La théorie des indices spatiaux

La théorie des indices spatiaux permet de relier chaque objet mémorisé à des éléments de l'environnement extérieur de façon à faciliter sa récupération de mémoire en activant ces traces mnésiques grâce aux mouvements des yeux qui vont aller revisiter ces éléments extérieurs (Pylyshyn 2002). Ainsi ces indices spatiaux serviraient de support à une « mémoire externe » qui soulagerait la charge de la

mémoire de travail, notamment dans les tâches visuo-spatiales complexes (O'Regan & Noë 2001, Richardson et al. 2009).

Selon la théorie des indices spatiaux, les mouvements des yeux en imagerie ne seraient pas indispensables mais pourrait avoir un rôle facilitateur. En effet, même dans l'obscurité absolue (et donc en l'absence de tout indice extérieur), Johansson et al. (2006) avaient retrouvé une correspondance spatiale des mouvements des yeux avec le contenu de l'imagerie mentale, mais la force de cette correspondance était plus faible que lorsque l'expérience se réalisait les yeux ouverts à la lumière du jour.

Dans notre paradigme, nous avons veillé à conduire l'expérience dans un environnement très pauvre en éléments qui accrocheraient le regard, face à un mur blanc, et avons quand même trouvé des corrélations spatiales très significatives à l'échelle individuelle. Ces résultats peuvent toujours s'expliquer dans le cadre de cette théorie dans la mesure où ces indices environnementaux auraient un rôle non pas indispensable mais simplement potentiellement facilitateur.

7. Applications et Perspectives:

Les résultats et conclusions issues de ce travail de thèse peuvent être exploités dans différentes applications cliniques, comme elles peuvent être utilisées pour alimenter de nouvelles pistes de recherches fondamentales autour de l'imagerie mentale et sa relation avec les mouvements des yeux.

Nous avons montré (article 2), que les mouvements des yeux représentent un reflet fidèle de l'imagerie mentale visuelle dans son aspect spatial, aussi bien chez les sujets sains que dans les situations pathologiques. Leur enregistrement constitue dès lors, un moyen intéressant pour l'évaluation clinique des patients atteints de négligence spatiale dès le début des symptômes. L'adaptation prismatique représente une des méthodes rééducatives les plus prometteuses visant à moduler le biais attentionnel ipsilesionnel chez les négligents afin d'améliorer leurs capacités visuo-percetives et représentationnelles (Jacquin-Courtois et al. 2013). L'évaluation de l'efficacité d'une telle méthode repose encore aujourd'hui largement sur les épreuves papier-crayon avec toutes leurs limites dans l'évaluation des représentations mentales chez les négligents. Ainsi, un enregistrement des mouvements des yeux lors d'une

tâche standardisée d'imagerie mentale pourrait être d'une grande valeur dans les bilans d'évaluation.

L'enregistrement des mouvements des yeux pourrait également être appliqué dans le domaine de l'entrainement mental par le biais de l'imagerie motrice. L'intérêt de l'entrainement mental des capacités motrices et visuo-spatiales est actuellement admis pour l'amélioration de la performance en sport (Olsson & Nyberg 2010) ou en rééducation fonctionnelle avec un réapprentissage moteur (Malouin & Richards, 2010 ; Mateo et al. 2015). Des études récentes ont mis en évidence que des mouvements oculaires spontanés non orientés vers une cible perceptive (« dans le vide ») surviennent pendant des tâches d'imagerie motrice. Par conséquent, l'enregistrement des mouvements des yeux dans ces conditions, pourrait également renseigner sur les stratégies d'entrainement mental par imagerie motrice, d'autant plus, que l'évaluation de ces stratégies repose essentiellement aujourd'hui sur le récit subjectif qu'en fait le sujet (sportif ou patient), en l'absence d'une méthode d'évaluation objective et valide (Johansson 2013). Il convient de noter que certains auteurs commencent à s'intéresser au sujet avec déjà la mise en évidence d'une similarité entre le comportement oculomoteur lors d'un mouvement orienté vers une cible du bras ou de la main, et pendant la réalisation effective de cette action (Gueugneau et al. 2008, Heremans et al. 2012).

Enfin, dans leur rapport à la perception d'une part (vision), à la cognition (imagerie) et à la motricité, les mouvements des yeux représentent un des exemples les plus illustratifs de l'approche incorporée (embodied) du fonctionnement cérébral, où la perception, la cognition et l'action constitueraient un seul continuum dynamique interagissant l'un avec l'autre (Wilson 2002). Il s'agit d'une approche plus écologique de la cognition humaine rendant compte de notre façon d'interagir intérieurement (avec notre corps) et extérieurement (avec l'environnement) et tenant compte des limites neurobiologiques de l'organisme humain (Wilson 2002). Cette approche incorporée est en train de gagner du terrain dans la compréhension du phénomène « d'imagerie mentale » en faisant face à l'approche computationnelle plus classique, avec l'émergence d'un nouveau débat de l'imagerie autour de ces questions (Foglia & O'Regan 2016).

Ces nouvelles tendances dans le domaine des sciences cognitives visant à réconcilier différentes approches, profiteraient pleinement de la recherche déjà établie et à venir sur les processus et mécanismes de l'imagerie mentale à travers l'enregistrement des mouvements des yeux.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

A

Albers, A. M., Kok, P., Toni, I., Dijkerman, H. C., & de Lange, F. P. (2013). Shared representations for working memory and mental imagery in early visual cortex. *Current Biology*, *23*(15), 1427-1431.

Altmann, G. T. (2004). Language-mediated eye movements in the absence of a visual world: The 'blank screen paradigm'. *Cognition*, *93*(2), B79-B87.

Amiel, H. F. (1854). *Grains de mil: poésies et pensées*. Joel Cherbuliez.

Andersen, R.A., 1995. Encoding of intention and spatial location in the posterior parietal cortex. *Cereb. Cortex* 5 (5), 457–469

Aserinsky E. Kleitman N. (1955).Two types of ocular motility occurring in sleep.*J Appl Physiol*,8:1-10

Azouvi, P., Samuel, C., Louis-Dreyfus, A., Bernati, T., Bartolomeo, P., Beis, J. M., ... & De Montety, G. (2002). Sensitivity of clinical and behavioural tests of spatial neglect after right hemisphere stroke. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, *73*(2), 160-166.

B

Barrett, K. E., Barman, S. M., & Boitano, S. (2010). *Ganong's review of medical physiology*. New Delhi: McGraw Hill, 2010.

Barsalou, L. W. (1999). Perceptions of perceptual symbols. *Behavioral and brain sciences*, *22*(04), 637-660.

Barsalou, L. W. (2008). Grounded cognition. *Annu. Rev. Psychol.*, *59*, 617-645.

Bartolomeo, P., D'Erme, P., & Gainotti, G. (1994). The relationship between visuospatial and representational neglect. *Neurology*, *44*(9), 1710-1710.

Bartolomeo, P. (1997). The novelty effect in recovered hemineglect. *Cortex*, *33*(2), 323-333.

Bartolomeo, P., & Chokron, S. (1999). Egocentric frame of reference: its role in spatial biasafter right hemisphere lesions. *Neuropsychologia*, *37*(8), 881-894.

Bartolomeo, P., Bachoud-Lévi, A. C., De Gelder, B., Denes, G., Dalla Barba, G., Brugières, P., & Degos, J. D. (1998). Multiple-domain dissociation between

impaired visual perception and preserved mental imagery in a patient with bilateral extrastriate lesions. *Neuropsychologia*, *36*(3), 239-249.

Bartolomeo, P. (2002). The relationship between visual perception and visual mental imagery: a reappraisal of the neuropsychological evidence. *Cortex*, *38*(3), 357-378.

Bartolomeo, P. (2006). A parietofrontal network for spatial awareness in the right hemisphere of the human brain. *Archives of Neurology*, *63*(9), 1238-1241.

Bartolomeo, P., Chokron, S., 2002. Orienting of attention in left unilateral neglect. *Neurosci. Biobehav. Rev*. 26, 217–234.

Bartolomeo, P., De Schotten, M. T., & Chica, A. B. (2012). Brain networks of visuospatial attention and their disruption in visual neglect.

Barton, J.J., Black, S.E., 1998. Line bisection in hemianopia. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiatry* 64 (5), 660–662

Benson, V., Ietswaart, M., Milner, D., 2012. Eye movements and verbal report in a single case of visual neglect. *PLoS One* 7, e43743.

Beschin, N., Cocchini, G., Della Sala, S., & Logie, R. H. (1997). What the eyes perceive, the brain ignores: A case of pure unilateral representational neglect. *Cortex*, *33*(1), 3-26.

Betts, G. H. (1909). *The distribution and functions of mental imagery* (No. 26). Teachers College, Columbia University.

Bisiach E (1997) The spatial features of unilateral neglect. In: Thier P, Karnath H-O (eds) Parietal lobe contributions to orientation in 3D space. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 465–495

Bisiach, E., & Luzzatti, C. (1978). Unilateral neglect of representational space. *Cortex; a journal devoted to the study of the nervous system and behavior*, *14*(1), 129.

Bisiach, E., Capitani, E., Luzzatti, C., & Perani, D. (1981). Brain and conscious representation of outside reality. *Neuropsychologia*, *19*(4), 543-551.

Bisiach E, Vallar G (2000) Unilateral neglect in humans. In: Boller F, Grafman J (eds) Handbook of neuropsychology. Elsevier, Amsterdam, in press.

Blackwell, S. E., Browning, M., Mathews, A., Pictet, A., Welch, J., Davies, J., ... & Holmes, E. A. (2015). Positive imagery-based cognitive bias modification as a web-based treatment tool for depressed adults a randomized controlled trial. *Clinical Psychological Science*, *3*(1), 91-111.

Bourgeois, A., Chica, A. B., Migliaccio, R., Bayle, D. J., Duret, C., Pradat-Diehl, P., ... & Bartolomeo, P. (2015). Inappropriate rightward saccades after right hemisphere damage: Oculomotor analysis and anatomical correlates. *Neuropsychologia*, *73*, 1-11.

Bourlon, C., Oliviero, B., Wattiez, N., Pouget, P., & Bartolomeo, P. (2011). Visual mental imagery: What the head's eye tells the mind's eye. *Brain research*, *1367*, 287-297.

Bower GH, Morrow DG. Mental models in narrative comprehension. Science 1990; 247: 44-48

Brandt, S. A., & Stark, L. W. (1997). Spontaneous eye movements during visual imagery reflect the content of the visual scene. *Journal of cognitive neuroscience*, *9*(1), 27-38.

Bridge, H., Harrold, S., Holmes, E. A., Stokes, M., & Kennard, C. (2012). Vivid visual mental imagery in the absence of the primary visual cortex. *Journal of neurology*, *259*(6), 1062-1070.

Butter, C. M., Kosslyn, S., Mijovic-Prelec, D., & Riffle, A. (1997). Field-specific deficits in visual imagery following hemianopia due to unilateral occipital infarcts. *Brain*, *120*(2), 217-228.

C

Cave, K. R., & Kosslyn, S. M. (1989). Varieties of size-specific visual selection. *Journal of experimental psychology: General*, *118*(2), 148.

Cazzoli, D., Nyffeler, T., Hess, C.W., Muri, R.M., 2011. Vertical bias in neglect: a question of time? *Neuropsychologia* 49, 2369–2374

Chatterjee, A., & Southwood, M. H. (1995). Cortical blindness and visual imagery. *Neurology*, *45*(12), 2189-2195.

Chokron, S., & Imbert, M. (1995). Variations of the egocentric reference among normal subjects and a patient with unilateral neglect. *Neuropsychologia*, *33*(6), 703-711.

Ciardi, J., & Williams, M. (1959). *How does a poem mean?* (pp. 994-1007). Boston: Houghton Mifflin.

Cichy, R. M., Heinzle, J., & Haynes, J. D. (2011). Imagery and perception share cortical representations of content and location. *Cerebral Cortex*, bhr106.

Cooper, L. A., & Shepard, R. N. (1973). Chronometric studies of the rotation of mental images.

Corbetta, M., Miezin, F. M., Shulman, G. L., & Petersen, S. E. (1993). A PET study of visuospatial attention. *The Journal of Neuroscience*, *13*(3), 1202-1226.

Coslett, H. B. (1997). Neglect in vision and visual imagery: a double dissociation. *Brain*, *120*(7), 1163-1171.

Craver-Lemley, C., & Reeves, A. (1992). How visual imagery interferes with vision. *Psychological review*, *99*(4), 633.

Cui, X., Jeter, C. B., Yang, D., Montague, P. R., & Eagleman, D. M. (2007). Vividness of mental imagery: individual variability can be measured objectively. *Vision research*, *47*(4), 474-478.

D

Darling WG, Miller GF. Perception of arm orientation in three-dimensional space. *Experimental Brain Research*, 1995 ;102(3) :495-502.

Daselaar, S. M., Porat, Y., Huijbers, W., & Pennartz, C. M. (2010). Modality-specific and modality-independent components of the human imagery system. *Neuroimage*, *52*(2), 677-685.

Demarais, A. M., & Cohen, B. H. (1998). Evidence for image-scanning eye movements during transitive inference. *Biological psychology*, *49*(3), 229-247.

Dement, W. C. (1964). Eye movements during sleep. *The oculomotor system*, 366-416.

Dement, W., & Kleitman, N. (1957). Cyclic variations in EEG during sleep and their relation to eye movements, body motility, and dreaming. *Electroencephalography and clinical neurophysiology*, *9*(4), 673-690.

Descartes, R. (1985). L'Homme (Treatise of Man). *The Philosophical Writings of Descartes*, *1*.

D'Esposito, M., Detre, J. A., Aguirre, G. K., Stallcup, M., Alsop, D. C., Tippet, L. J., & Farah, M. J. (1997). A functional MRI study of mental image generation. Neuropsychologia, 35(5), 725-730.

Deubel, H., & Schneider, W. X. (1996). Saccade target selection and object recognition: Evidence for a common attentional mechanism. *Vision research*, 36(12), 1827-1837.

Donner, K. & Hemila, S. Modelling the effect of microsaccades on retinal responses to stationary contrast patterns. *Vision Res*. 47, 1166–1177 (2007).

Doricchi, F., Guariglia, C., Paolucci, S., & Pizzamiglio, L. (1993). Disturbances of the rapid eye movements (REMs) of REM sleep in patients with unilateral attentional neglect: clue for the understanding of the functional meaning of REMs. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *87*(3), 105-116.

Doricchi, F., & Angelelli, P. (1999). Misrepresentation of horizontal space in left unilateral neglect Role of hemianopia. *Neurology*, *52*(9), 1845-1845.

Doricchi, F., Onida, A., & Guariglia, P. (2002). Horizontal space misrepresentation in unilateral brain damage: II. Eye-head centered modulation of visual misrepresentation in hemianopia without neglect. *Neuropsychologia*, *40*(8), 1118-1128.

Doricchi, F., Iaria, G., Silvetti, M., Figliozzi, F., & Siegler, I. (2007). The "ways" we look at dreams: evidence from unilateral spatial neglect (with an evolutionary account of dream bizarreness). *Experimental brain research*, *178*(4), 450-461.

Duhamel, J. R., Goldberg, M. E., Fitzgibbon, E. J., Sirigu, A., & Grafman, J. (1992). Saccadic dysmetria in a patient with a right frontoparietal lesion. The importance of corollary discharge for accurate spatial behaviour. *Brain: a journal of neurology*, *115*, 1387-1402.

Dulin, D., Cavezian, C., Serrière, C., Bachoud-Lévi, A. C., Bartolomeo, P., & Chokron, S. (2011). Colour, face, and visuospatial imagery abilities in low-vision individuals with visual field deficits. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *64*(10), 1955-1970.

E

Engbert, R. and Kliegl, R. (2004) Microsaccades keep the eyes' balance during fixation. *Psychol. Sci*. 15, 431–436

F

Farah, M. J. (1988). Is visual imagery really visual? Overlooked evidence from neuropsychology. *Psychological review*, *95*(3), 307.

Farah, M. J., Soso, M. J., & Dasheiff, R. M. (1992). Visual angle of the mind's eye before and after unilateral occipital lobectomy. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *18*(1), 241.

Farah, M. J. (2000). *The cognitive neuroscience of vision*. Blackwell Publishing.

Farge D, & Deranlot J. (2012). Le livre de sémiologie médicale. Livre électronique, Faculté de médecine, Université Paris 7. http://www.e-semio.org

Farnè, A., Ponti, F., & LÀdavas, E. (1998). In search of biased egocentric reference frames in neglect. *Neuropsychologia*, *36*(7), 611-623.

Finke, R. A. (1986). Mental imagery and the visual system. *Scientific American*, *254*(3), 88-95.

Finke, R. A. Principles of mental imagery. Cambridge: MIT Press; 1989

Foglia, L., & O'Regan, J. K. (2016). A New Imagery Debate: Enactive and Sensorimotor Accounts. *Review of Philosophy and Psychology*, *7*(1), 181-196.

Fox, P. T., Mintun, M. A., Raichle, M. E., Miezin, F. M., Allman, J. M., & van Essen, D. C. (1986). Mapping human visual cortex with positron emission tomography. *Nature*, *323*, 806-809.

Friedman A, Kohler B (2003) Bidimensional regression: assessing the configural similarity and accuracy of cognitive maps and other two-dimensional data sets. *Psychol Methods* 8: 468–491.

G

Gainotti G, Messerli P, Tissot R (1972) Qualitative analysis of uni- lateral spatial neglect in relation to laterality of cerebral le- sions. J Neurol Neurosurg Psychiatry 35:545–550

Gainotti, G., D'Erme, P., & Bartolomeo, P. (1991). Early orientation of attention toward the half space ipsilateral to the lesion in patients with unilateral brain damage. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, *54*(12), 1082-1089.

Gainotti, G., De Luca, L., Figliozzi, F., Doricchi, F., 2009. The influence of distracters, stimulus duration and hemianopia on first saccade in patients with unilateral neglect. *Cortex* 45, 506–516.

Galati, G., Lobel, E., Vallar, G., Berthoz, A., Pizzamiglio, L., & Le Bihan, D. (2000). The neural basis of egocentric and allocentric coding of space in humans: a functional magnetic resonance study. *Experimental Brain Research*, *133*(2), 156-164.

Galletti, C., Battaglini, P.P., 1989. Gaze-dependent visual neurons in area V3A of monkey prestriate cortex. *J. Neurosci*. 9 (4), 1112–1125.

Galletti, C., Battaglini, P.P., Fattori, P., 1993. Parietal neurons encoding spatial locations in craniotopic coordinates. *Exp. Brain Res*. 96 (2), 221–229.

Galletti, C., Battaglini, P.P., Fattori, P., 1995. Eye position influence on the parieto-occipital area PO (V6) of the macaque monkey. Eur. *J. Neurosci*. 7 (12), 2486–2501.

Gallina, J. M. (2011). Chapitre 01. Les représentations: un enjeu pour les sciences cognitives. In *Peut-on se passer de représentations en sciences cognitives?* (pp. 13-31). De Boeck Supérieur.

Galton, F. (1880). Statistics of mental imagery. *Mind*, (19), 301-318.

Ganis, G., Thompson, W. L., & Kosslyn, S. M. (2004). Brain areas underlying visual mental imagery and visual perception: an fMRI study. *Cognitive Brain Research*, *20*(2), 226-241.

Gbadamosi, J., & Zangemeister, W. H. (2001). Visual imagery in hemianopic patients. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *13*(7), 855-866.

Ghaem, O., Mellet, E., Crivello, F., Tzourio, N., Mazoyer, B., Berthoz, A., & Denis, M. (1997). Mental navigation along memorized routes activates the hippocampus, precuneus, and insula. *Neuroreport*, *8*(3), 739-744.

Gibson, J. J. The senses considered as perceptual systems. 1966, Boston: Houghton; 1966.

Goldenberg, G. (1992). Loss of visual imagery and loss of visual knowledge—a case study. *Neuropsychologia*, *30*(12), 1081-1099.

Goldenberg, G., Mu, W., & Nowak, A. (1995). Imagery without perception—a case study of anosognosia for cortical blindness. *Neuropsychologia*, *33*(11), 1373-1382.

Gomez, A., Cerles, M., Rousset, S., Rémy, C., & Baciu, M. (2014). Differential hippocampal and retrosplenial involvement in egocentric-updating, rotation, and allocentric processing during online spatial encoding: an fMRI study. *Frontiers in human neuroscience*, *8*, 150.

Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in neurosciences*, *15*(1), 20-25.

Gregory, R. L. (1970). The intelligent eye. London: Weidenfeld and Nicholson

Guariglia, C., Padovani, A., Pantano, P., & Pizzamiglio, L. (1993). Unilateral neglect restricted to visual imagery. *Nature*, *364*(6434), 235.

Gueugneau, N., Crognier, L., & Papaxanthis, C. (2008). The influence of eye movements on the temporal features of executed and imagined arm movements. *Brain research*, *1187*, 95-102.

H

Hackmann, A., & Holmes, E. (2004). Reflecting on imagery: A clinical perspective and overview of the special issue of memory on mental imagery and memory in psychopathology. *Memory*, *12*(4), 389-402.

Halligan, P. W., Marshall, J. C., & Wade, D. T. (1992). Left on the right: allochiria in a case of left visuo-spatial neglect. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, *55*(8), 717-719.

Hasselbach, M., & Butter, C. M. (1997). Ipsilesional displacement of egocentric midline in neglect patients with, but not in those without, extensive right parietal damage. *Experimental Barin Research Series*, *25*, 579-596.

Haxby, J. V., Grady, C. L., Horwitz, B., Ungerleider, L. G., Mishkin, M., Carson, R. E., ... & Rapoport, S. I. (1991). Dissociation of object and spatial visual processing pathways in human extrastriate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *88*(5), 1621-1625.

Hebb, D. O. (1968). Concerning imagery. *Psychological review*, *75*(6), 466.

Hegarty M. Mechanical reasoning by mental stimulation. Trends Cogn Sci 2004 ; 8 : 280-285

Heide, W., Blankenburg, M., Zimmermann, E., & Kömpf, D. (1995). Cortical control of double-step saccades: implications for spatial orientation. *Annals of neurology*, *38*(5), 739-748.

Heilman, K. M., Bowers, D., & Watson, R. T. (1983). Performance on hemispatial pointing task by patients with neglect syndrome. *Neurology*, *33*(5), 661-661.

Heremans, E., Nieuwboer, A., Feys, P., Vercruysse, S., Vandenberghe, W., Sharma, N., & Helsen, W. F. (2012). External cueing improves motor imagery quality in patients with Parkinson disease. *Neurorehabilitation and neural repair*, *26*(1), 27-35.

Herman, J. H., Erman, M., Boys, R., Peiser, L., Taylor, M. E., & Roffwarg, H. P. (1983). Evidence for a directional correspondence between eye movements and dream imagery in REM sleep. *Sleep*, *7*(1), 52-63.

Hesslow, G. (2002). Conscious thought as simulation of behaviour and perception. *Trends in cognitive sciences*, *6*(6), 242-247.

Hesslow, G. (2012). The current status of the simulation theory of cognition. *Brain research*, *1428*, 71-79.

Holmes, E. A., & Mathews, A. (2010). Mental imagery in emotion and emotional disorders. *Clinical psychology review*, *30*(3), 349-362.

Howard, I. P. (1991). Spatial vision within egocentric and exocentric frames of reference. *Pictorial communication in virtual and real environments*, 338-358.

Humphreys GW, Riddoch MJ (1994) Attention to within-object and between-object spatial representations: multiple sites for visual selection. *Cogn Neuropsychol* 11:207–241

Humphrey, K., & Underwood, G. (2008). Fixation sequences in imagery and in recognition during the processing of pictures of real-world scenes. *Journal of Eye Movement Research*, *2*(2).

Husain M, Kennard C (1996) Visual neglect associated with fron- tal lobe infarction. *J Neurol* 243:652–657

I

Ishai, A., & Sagi, D. (1995). Common mechanisms of visual imagery and perception. *Science*, *268*(5218), 1772.

Ishai, A., Ungerleider, L. G., & Haxby, J. V. (2000). Distributed neural systems for the generation of visual images. *Neuron*, *28*(3), 979-990.

Ishiai, S., Furukawa, T., & Tsukagoshi, H. (1987). Eye-fixation patterns in homonymous hemianopia and unilateral spatial neglect. *Neuropsychologia*, 25, 675–679.

J

Jacobs, L., Feldman, M., & Bender, M. B. (1972). Are the eye movements of dreaming sleep related to the visual images of the dreams?. *Psychophysiology*, *9*(4), 393-401.

Jacobson, E. (1932). Electrophysiology of mental activities. *The American Journal of Psychology*, *44*(4), 677-694.

Jacquin-Courtois, S., O'Shea, J., Luauté, J., Pisella, L., Revol, P., Mizuno, K., ... & Rossetti, Y. (2013). Rehabilitation of spatial neglect by prism adaptation: a

peculiar expansion of sensorimotor after-effects to spatial cognition. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *37*(4), 594-609.

James, W. (1890). The Principles of Psychology. New York: Holt. Harvard University Press edition of 1983.

Jankowiak, J., Kinsbourne, M., Shalev, R. S., & Bachman, D. L. (1992). Preserved visual imagery and categorization in a case of associative visual agnosia. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *4*(2), 119-131.

Jeannerod M, Biguer B. Référence égocentrique et espace représenté. *Revue Neurologique*. 1989 ;145 :635-639.

Johansson R, Holsanova J, Holmqvist K. (2006). Pictures and spoken descriptions elicit similar eye movements during mental imagery, in light and complete darkness. Cogn Sci; 30:1053-79

Johansson, R., Holsanova, J., Dewhurst, R., & Holmqvist, K. (2012). Eye movements during scene recollection have a functional role, but they are not reinstatements of those produced during encoding. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *38*(5), 1289.

Johansson, R. (2013). *Tracking the Mind's Eye: Eye movements during mental imagery and memory retrieval* (Vol. 155).

Johnson, M. R., & Johnson, M. K. (2014). Decoding individual natural scene representations during perception and imagery. *Frontiers in human neuroscience*, *8*, 59.

Jonassen, D. H., & Grabowski, B. L. (2012). *Handbook of individual differences, learning, and instruction*. Routledge.

K

Kamiya, J. (1961). Behavioral, subjective, and physiological aspects of sleep. In D. W. Fidke, & S.R. Maddi (Eds.), *Functions of varied experience*. Homewood, Illinois: Dorsey Press.

Karn KS, Moller P, Hayhoe MM. Reference frames in saccadic targeting. Experimental Brain Research, 1997 ;115(2) :267-282

Karnath HO, Schenkel P, Fisher B (1991) Trunk orientation as the determinig factor of the 'contralateral' deficit in the neglect syndrome and as the physical anchor of the internal representation of body orientation in space. *Brain*, 114, 1997-2014.

Khan, A. Z., Blangero, A., Rossetti, Y., Salemme, R., Luauté, J., Deubel, H., ... & Pisella, L. (2009). Parietal damage dissociates saccade planning from presaccadic perceptual facilitation. *Cerebral Cortex*, *19*(2), 383-387.

Knauff, M., Kassubek, J., Mulack, T., & Greenlee, M. W. (2000). Cortical activation evoked by visual mental imagery as measured by fMRI. *Neuroreport*, *11*(18), 3957-3962.

Knoeferle, P., & Crocker, M. W. (2007). The influence of recent scene events on spoken comprehension: Evidence from eye movements. *Journal of Memory and Language*, *57*(4), 519-543.

Kosslyn, S. M., Ball, T. M., & Reiser, B. J. (1978). Visual images preserve metric spatial information: evidence from studies of image scanning. *Journal of experimental psychology: Human perception and performance*, *4*(1), 47.

Kosslyn, S. M., Cave, C. B., Provost, D. A., & von Gierke, S. M. (1988). Sequential processes in image generation. *Cognitive Psychology*, *20*(3), 319-343.

Kosslyn, S. M. (1994). *Image and brain*.

Kosslyn, S. M., Thompson, W. L., Kim, I. J., & Alpert, N. M. (1995). Topographical representations of mental images in primary. *Nature*, *378*, 3O.

Kosslyn, S. M., Thompson, W. L., Gitelman, D. R., & Alpert, N. M. (1998). Neural systems that encode categorical versus coordinate spatial relations: PET investigations. *Psychobiology*, *26*(4), 333-347.

Kosslyn, S. M., Pascual-Leone, A., Felician, O., Camposano, S., Keenan, J. P., Ganis, G., ... & Alpert, N. M. (1999). The role of area 17 in visual imagery: convergent evidence from PET and rTMS. *Science*, *284*(5411), 167-170.

Kosslyn, S. M., & Thompson, W. L. (2003). When is early visual cortex activated during visual mental imagery?. *Psychological bulletin*, *129*(5), 723.

Kosslyn, S. M., Thompson, W. L., & Ganis, G. (2006). *The case for mental imagery*. Oxford University Press.

Kozhevnikov, M., Blazhenkova, O., & Becker, M. (2010). Trade-off in object versus spatial visualization abilities: Restriction in the development of visual-processing resources. *Psychonomic Bulletin & Review*, *17*(1), 29-35.

Kozhevnikov, M., Kosslyn, S., & Shephard, J. (2005). Spatial versus object visualizers: A new characterization of visual cognitive style. *Memory & cognition*, *33*(4), 710-726.

L

Ladd, G. T. (1892). Contribution to the psychology of visual dreams. *Mind*, *1*(2), 299-304.

Laeng, B., & Teodorescu, D. S. (2002). Eye scanpaths during visual imagery reenact those of perception of the same visual scene. *Cognitive Science*, *26*(2), 207-231.

Laeng, B., & Sulutvedt, U. (2014). The eye pupil adjusts to imaginary light. *Psychological science*, *25*(1), 188-197.

Le Bihan, D., Turner, R., Zeffiro, T. A., Cuenod, C. A., Jezzard, P., & Bonnerot, V. (1993). Activation of human primary visual cortex during visual recall: a magnetic resonance imaging study. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *90*(24), 11802-11805.

Lee, S. H., Kravitz, D. J., & Baker, C. I. (2012). Disentangling visual imagery and perception of real-world objects. *Neuroimage*, *59*(4), 4064-4073.

Levine, D. N., Warach, J., & Farah, M. (1985). Two visual systems in mental imagery Dissociation of "what" and "where" in imagery disorders due to bilateral posterior cerebral lesions. *Neurology*, *35*(7), 1010-1010.

Liman, T. G., & Zangemeister, W. H. (2012). Scanpath eye movements during visual mental imagery in a simulated hemianopia paradigm. *Journal of Eye Movement Research*, *5*(1).

M

MacKisack, M., Aldworth, S., Macpherson, F., Onians, J., Winlove, C., & Zeman, A. (2016). On picturing a candle: the prehistory of imagery science. *Frontiers in psychology*, *7*.

Malouin, F., & Richards, C. L. (2010). Mental practice for relearning locomotor skills. *Physical therapy*, *90*(2), 240-251.

Manning, L. (2000). Loss of visual imagery and defective recognition of parts of wholes in optic aphasia. *Neurocase*, *6*(2), 111-128.

Marks, D. F. (1973). Visual imagery differences in the recall of pictures. *British journal of Psychology*, *64*(1), 17-24.

Martarelli, C. S., & Mast, F. W. (2011). Preschool children's eye-movements during pictorial recall. *British Journal of Developmental Psychology*, *29*(3), 425-436.

Martarelli, C. S., & Mast, F. W. (2013). Eye movements during long-term pictorial recall. *Psychological research*, *77*(3), 303-309.

Martinez-Conde, S., & Macknik, S. L. (2008). Fixational eye movements across vertebrates: comparative dynamics, physiology, and perception. *Journal of Vision*, 8(14), 28-28.

Martinez-Conde, S., Macknik, S. L., Troncoso, X. G., & Hubel, D. H. (2009). Microsaccades: a neurophysiological analysis. *Trends in neurosciences*, 32(9), 463-475.

Martinez-Conde, S., Otero-Millan, J., & Macknik, S. L. (2013). The impact of microsaccades on vision: towards a unified theory of saccadic function. *Nature Reviews Neuroscience*, 14(2), 83-96.

Mast, F. W., & Kosslyn, S. M. (2002). Eye movements during visual mental imagery. *Trends in Cognitive Sciences*, *6*(7), 271-272.

Mateo, S., Di Rienzo, F., Reilly, K. T., Revol, P., Delpuech, C., Daligault, S., ... & Collet, C. (2015). Improvement of grasping after motor imagery in C6-C7 tetraplegia: A kinematic and MEG pilot study. *Restorative neurology and neuroscience*, *33*(4), 543-555.

Mattingley, J. B., Bradshaw, J. L., Bradshaw, J. A., & Nettleton, N. C. (1994). Residual rightward attentional bias after apparent recovery from right hemisphere damage: implications for a multicomponent model of neglect. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, *57*(5), 597-604.

McCamy, M. B. et al. Microsaccadic efficacy and contribution to foveal and peripheral vision. *J. Neurosci*. 32, 9194–9204 (2012).

Meinberg, O., Zangemeister, W. H., Rosenberg, M., Hoyt, W. E., & Stark, L. (1981). Saccadic eye movement strategies in patients with homonymous hemianopsia. *Ann Neurol*, *9*, 537-544.

Mesulam, M. M. (Ed.). (1985). *Principles of behavioral neurology* (No. 26). Oxford University Press, USA

Miller, G. A. (2003). The cognitive revolution: a historical perspective. *Trends in cognitive sciences*, *7*(3), 141-144.

Moro, V., Berlucchi, G., Lerch, J., Tomaiuolo, F., & Aglioti, S. M. (2008). Selective deficit of mental visual imagery with intact primary visual cortex and visual perception. *cortex*, *44*(2), 109-118.

Moskowitz, E., & Berger, R. J. (1969). Rapid Eye Movements and Dream Imagery: Are they Related?. *Nature*, *224*, 613-614.

Moulton, S. T., & Kosslyn, S. M. (2009). Imagining predictions: mental imagery as mental emulation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *364*(1521), 1273-1280.

N

Naselaris, T., Olman, C. A., Stansbury, D. E., Ugurbil, K., & Gallant, J. L. (2015). A voxel-wise encoding model for early visual areas decodes mental images of remembered scenes. *Neuroimage*, *105*, 215-228.

Neisser, U. (1967). *Cognitive Psychology*. New York: Appleton-Century-Crofts.

Niemeier, M., Karnath, H.O., 2000. Exploratory saccades show no direction-specific deficit in neglect. Neurology 54, 515–518

Niemeier, M., & Karnath, H. O. (2003). Stimulus-driven and voluntary saccades are coded in different coordinate systems. *Current Biology*, *13*(7), 585-589.

Noton, D., & Stark, L. (1971). Scanpaths in saccadic eye movements while viewing and recognizing patterns. *Vision research*, *11*(9), 929-942.

O

O'Craven, K. M., & Kanwisher, N. (2000). Mental imagery of faces and places activates corresponding stimulus-specific brain regions. *Journal of cognitive neuroscience*, *12*(6), 1013-1023.

Olsson, C. J., & Nyberg, L. (2010). Motor imagery: if you can't do it, you won't think it. *Scandinavian journal of medicine & science in sports*, *20*(5), 711-715.

O'Regan, J. K., & Noë, A. (2001). A sensorimotor account of vision and visual consciousness. *Behavioral and brain sciences,* 24(05), 939-973.

Otero-Millan, J., Troncoso, X. G., Macknik, S. L., Serrano-Pedraza, I., & Martinez-Conde, S. (2008). Saccades and microsaccades during visual fixation, exploration, and search: foundations for a common saccadic generator. *Journal of Vision*, 8(14), 21-21.

P

Paivio, A. (2013). *Imagery and verbal processes*. Psychology Press.

Pearson, D. G., Deeprose, C., Wallace-Hadrill, S. M., Heyes, S. B., & Holmes, E. A. (2013). Assessing mental imagery in clinical psychology: A review of imagery measures and a guiding framework. *Clinical psychology review*, *33*(1), 1-23.

Pearson, J., Naselaris, T., Holmes, E. A., & Kosslyn, S. M. (2015). Mental imagery: functional mechanisms and clinical applications. *Trends in cognitive sciences*, *19*(10), 590-602.

Pearson, J., & Kosslyn, S. M. (2015). The heterogeneity of mental representation: ending the imagery debate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(33), 10089-10092.

Perenin, M. T. Référence égocentrique et cortex pariétal postérieur. *Revue oto-neuro-ophtalmique1992*, *16*, 14-6.

Perky, C. W. (1910). An experimental study of imagination. *The American Journal of Psychology*, *21*(3), 422-452.

Pisella, L., & Mattingley, J. B. (2004). The contribution of spatial remapping impairments to unilateral visual neglect. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *28*(2), 181-200.

Poletti, M., & Rucci, M. (2016). A compact field guide to the study of microsaccades: Challenges and functions. *Vision research*, *118*, 83-97.

Posner, M. I., Walker, J. A., Friedrich, F. J., & Rafal, R. D. (1984). Effects of parietal injury on covert orienting of attention. *The Journal of Neuroscience*, *4*(7), 1863-1874.

Posner, M. L., & Petersen, S. E. (1990). THE ATTENTION SYSTEM OF THE HUMAN BRAIN. *Annu. Rev. Neurosci*, *13*, 25-42.

Pylyshyn, Z. W. (1981). The imagery debate: Analogue media versus tacit knowledge. *Psychological review*, *88*(1), 16.

Pylyshyn, Z. W. (2002). Mental imagery: In search of a theory. *Behavioral and brain sciences*, *25*(02), 157-182.

Pylyshyn, Z. (2003). Return of the mental image: are there really pictures in the brain? *Trends in cognitive sciences*, *7*(3), 113-118.

R

Rastelli, F., Funes, M. J., Lupiáñez, J., Duret, C., & Bartolomeo, P. (2008). Left visual neglect: is the disengage deficit space-or object-based?. *Experimental Brain Research*, *187*(3), 439-446.

Reddy, L., Tsuchiya, N., & Serre, T. (2010). Reading the mind's eye: decoding category information during mental imagery. *NeuroImage*, 50(2), 818-825.

Richardson, D. C., Altmann, G. T., Spivey, M. J., & Hoover, M. A. (2009). Much ado about eye movements to nothing: a response to Ferreira et al.: Taking a new look at looking at nothing. *Trends in Cognitive Sciences*, *13*(6), 235-236.

Richardson, D. C., & Kirkham, N. Z. (2004). Multimodal events and moving locations: eye movements of adults and 6-month-olds reveal dynamic spatial indexing. *Journal of Experimental Psychology: General*, 133(1), 46.

Richardson, D. C., & Spivey, M. J. (2000). Representation, space and Hollywood Squares: Looking at things that aren't there anymore. *Cognition*, *76*(3), 269-295.

Riddoch, M. J. (1990). Loss of visual imagery: A generation deficit. *Cognitive Neuropsychology*, *7*(4), 249-273.

Ro, T., Rorden, C., Driver, J., Rafal, R., 2001. Ipsilesional biases in saccades but not perception after lesions of the human inferior parietal lobule. *J. Cognit. Neurosc*i. 13, 920–929.

Rode, G., Perenin, M. T., & Boisson, D. (1995). Neglect of the representational space: demonstration by mental evocation of the map of France. *Revue neurologique*, *151*(3), 161.

Rode, G., Pisella, L., Rossetti, Y., Farnè, A., & Boisson, D. (2003). Bottom-up transfer of sensory-motor plasticity to recovery of spatial cognition: visuomotor adaptation and spatial neglect. *Progress in brain research*, *142*, 273-287.

Rode, G., Rossetti, Y., Perenin, M. T., & Boisson, D. (2004). Geographic information has to be spatialised to be neglected: A representational neglect case. *Cortex*, *40*(2), 391-397.

S

Sabbah, P., Simond, G., Levrier, O., Habib, M., Trabaud, V., Murayama, N., ... & Salamon, G. (1995). Functional magnetic resonance imaging at 1.5 T during sensorimotor and cognitive task. *European neurology*, *35*(3), 131-136.

Sacks, O. (2009). *Musicophilia: la musique, le cerveau et nous*. Éditions du Seuil.

Segal, S. J. (1972). Assimilation of a stimulus in the construction of an image: The Perky effect revisited. In P. W. Sheehan (Ed.), *The function and nature of imagery*, 203-230. New York & London: Academic Press.

Sheehan, P. W. (1967). A shortened form of Betts' Questionnaire upon Mental Imagery. *Journal of clinical psychology*.

Shepard, R. N., & Chipman, S. (1970). Second-order isomorphism of internal representations: Shapes of states. *Cognitive psychology*, *1*(1), 1-17.

Shepard, R. N., & Metzler, J. (1971). Mental rotation of three-dimentional objects. *Science*, 171, 701-703

Silvanto, J., & Rees, G. (2011). What does neural plasticity tell us about role of primary visual cortex (V1) in visual awareness. *Front. Psychol*, *2*(6).

Sirigu, A., & Duhamel, J. R. (2001). Motor and visual imagery as two complementary but neurally dissociable mental processes. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *13*(7), 910-919.

Slotnick, S. D., Thompson, W. L., & Kosslyn, S. M. (2005). Visual mental imagery induces retinotopically organized activation of early visual areas. *Cerebral cortex*, *15*(10), 1570-1583.

Slotnick SD, Thompson WL, Kosslyn SM (2012). Visual memory and visual mental imagery recruit common control and sensory regions of the brain. Cogn Neurosci; 3 : 14-20.

Soechting JF, Terzuolo CA. Sensorimotor transformations and the kinematics of arm movements in three-dimensional space. In : Jeannerod M, Hillsdale NJ (Eds), *Attention and performance* 13 : *Motor representation and control* (pp. 479-494). England : Lawrence Erlbaum Associates, Inc, 1990.

Spivey, M. J., Tyler, M., Richardson, D., & Young, E. (2000, August). Eye movements during comprehension of spoken scene descriptions. In *Proceedings of the 22nd annual conference of the Cognitive Science Society* (pp. 487-492).

Spivey, M. J., & Geng, J. J. (2001). Oculomotor mechanisms activated by imagery and memory: Eye movements to absent objects. *Psychological research*, *65*(4), 235-241.

Steinman, R. M., Cunitz, R. J., Timberlake, G. T. & Herman, M. Voluntary control of microsaccades during maintained monocular fixation. *Science* 155, 1577–1579 (1967).

Steinman, R. M., Haddad, G. M., Skavenski, A. A. & Wyman, D. Miniature eye movement. *Science* 181, 810–819 (1973).

Stokes, M., Thompson, R., Cusack, R., & Duncan, J. (2009). Top-down activation of shape-specific population codes in visual cortex during mental imagery. *The Journal of Neuroscience*, *29*(5), 1565-1572.

Stoy, E. G. (1930). A preliminary study of ocular attitudes in thinking of spatial relations. *The Journal of General Psychology*, *4*(1-4), 379-385.

T

Tartaglia, E. M., Bamert, L., Mast, F. W., & Herzog, M. H. (2009). Human perceptual learning by mental imagery. *Current Biology*, *19*(24), 2081-2085.

Thomas N. J. T. (2010). Mental imagery. In E.N. Zalta (Ed.), The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Fall 2010 edition). Online publication: http://plato.stanford.edu/entries/mental-imagery/

Tobler W (1965) Computation of the corresponding geographical patterns. *Papers of the regional science association* 15: 131–139.

Tootell, R. B., Silverman, M. S., Switkes, E., & De Valois, R. L. (1982). Deoxyglucose analysis of retinotopic organization in primate striate cortex. *Science*, *218*(4575), 902-904.

Totten E. (1935). Eye movements during visual imagery. *Comparative Psychology Monographs*, 11, 1-46.

Tversky, B. (1993, September). Cognitive maps, cognitive collages, and spatial mental models. In *European Conference on Spatial Information Theory* (pp. 14-24). Springer Berlin Heidelberg.

U

Ungerleider, L. G. & Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. *Analysis of visual behavior*, 549-586. Cambridge, MA: MIT press.

V

Ventre J. Flandrin J.M. and Jeannerod M (1984). In search for the egocentric reference A neuophysiological hypothesis. *Neuropsychologia*, 22: 797-806

Vallar G (1993) The anatomical basis of spatial hemineglect in hu- mans. In: Robertson IH, Marshall JC (eds) Unilateral neglect: clinical and experimental studies. Lawrence Erlbaum, Hove, pp 27–59

Vallar G, Guariglia C, Nico D, Bisiach E (1995) Spatial hemineglect in back space. *Brain*, 118, 467-472.

Vuilleumier, P., Valenza, N., Mayer, E., PERRIG, S., & Landis, T. (1999). To see better to the left when looking more to the right: effects of gaze direction and frames of spatial coordinates in unilateral neglect. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *5*(01), 75-82.

W

Walker, R. (1995). Spatial and object-based neglect. *Neurocase*, *1*(4), 371-383.

Waller, D., Schweitzer, J. R., Brunton, J. R., & Knudson, R. M. (2012). A century of imagery research: Reflections on Cheves Perky's contribution to our understanding of mental imagery. *The American journal of psychology*, *125*(3), 291-305.

Watson, J. B. (1913). Image and affection in behavior. *The Journal of philosophy, psychology and scientific methods*, *10*(16), 421-428.

Wilson, M. (2002). Six views of embodied cognition. *Psychonomic bulletin & review*, *9*(4), 625-636.

Wraga, M., & Kosslyn, S. (2003). Encyclopedia Cognitive Science. *Imagery. Psychology Research Library, Harvard University*, *2*.

Wundt, W. (1912). An Introduction to Psychology, trans. *R. Pintner. London: George Allen*.

Y

Yarbus AL. Eye movement and vision. New York: Plenum Press; 1967

Z

Zangemeister, W. H., Meienberg, O., Stark, L., & Hoyt, W. F. (1982). Eye-head coordination in homonymous hemianopia. *Journal of neurology*, *226*(4), 243-254.

Zangemeister, W. H., Dannheim, F., & Kunze, K. (1986). Adaption of gaze to eccentric fixation in homonymous hemianopia. *Adaptive Processes in Visual and Oculomotor Systems, Pergamon Press, Oxford*.

Zangemeister, W. H., & Oechsner, U. (1996). Evidence for scanpaths in hemianopic patients shown through string editing methods. *Advances in Psychology*, *116*, 197-221.