

Le réseau cérébral par défaut : un repos qui n'en est pas un

The default mode network: a resting-state that does not rest

Christine Bastin^{1,2}

¹ Liège université, GIGA – Centre de recherches du Cyclotron « *in vivo imaging* », quartier Agora, allée du 6-Août, 8, B30, 4000 Liège, Belgique

² Fonds national de la recherche scientifique (FRS), 1000 Bruxelles, Belgique
<Christine.Bastin@uliege.be>

Pour citer cet article : Bastin C. Le réseau cérébral par défaut : un repos qui n'en est pas un. *Rev Neuropsychol* 2018 ; 10 (3) : 232-8
doi:10.1684/nrp.2018.0469

Résumé

Le réseau cérébral par défaut comprend un groupe de régions plus actives lorsqu'un individu est au repos que lorsqu'il est engagé dans une tâche cognitive. Le réseau comprend le cortex cingulaire postérieur, le cortex préfrontal médial, le cortex pariétal inférieur et le lobe temporal interne. En imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) au repos, ces régions ont une activité qui covarie au cours du temps. Les études qui ont examiné les corrélats cognitifs du réseau cérébral par défaut ont montré son implication dans diverses tâches, incluant la récupération en mémoire épisodique et en mémoire autobiographique, la projection dans le futur, les traitements autoréférentiels et la théorie de l'esprit. Selon l'hypothèse de la cognition interne, l'implication du réseau par défaut dans toutes ces tâches reflèterait son rôle général dans la modélisation mentale de scénarios potentiels et l'intégration personnelle des événements perçus et mémorisés afin de préparer les individus à réagir aux événements à venir. Une autre hypothèse considère que la fonction du réseau par défaut transcenderait la conscience et reflèterait l'architecture intrinsèque du cerveau où plusieurs systèmes seraient continuellement actifs et où le réseau par défaut, de par sa connectivité intense, jouerait le rôle de coordinateur facilitant la réactivité des autres systèmes à tout changement dans l'environnement.

Mots clés : imagerie cérébrale • réseau par défaut • connectivité fonctionnelle • cognition • maladie d'Alzheimer

Abstract

Neuroimaging studies contrasting brain activity during tasks versus rest revealed that a set of brain regions is systematically more active during rest than during tasks. Considering that this reflects the basic and continuously active state of the brain when one is not engaged in attention-demanding tasks, this brain network has been termed as the default mode network. Currently, the default mode network is mostly studied by functional connectivity analyses during resting-state functional MRI, whereby regions showing correlated activity over time are identified. It includes the posterior cingulate cortex, the precuneus, the medial prefrontal cortex, the inferior parietal cortex and the medial temporal lobe. Different approaches have explored the cognitive correlates of the default mode network. First, neuroimaging studies indicated that regions from the default mode network are activated by specific cognitive tasks, including successful retrieval in episodic memory, autobiographical memory, future thinking, self-referential processing and theory of mind. Second, investigations of the mental content of individuals while they are resting revealed that most of the mental experience during rest consists in internally-oriented self-generated thoughts, such as autobiographical reminiscence, planning future events and reflecting about oneself and others. Third, correlational studies showed that individuals with more active or better-connected default mode network have better memory or more frequent mind wandering. Integrating these

Correspondance :
C. Bastin

observations, the internal cognition hypothesis proposes that the default mode network has an adaptive role by which the brain uses past experiences to simulate possible future scenarios in order to prepare individuals to react to upcoming events. Alternatively, it has been suggested that the default mode network's function goes beyond consciousness and would rather coordinate intrinsic activity of cerebral systems to facilitate processing of any incoming information. The central role of the default mode network is exemplified by the fact that it is vulnerable to several psychopathological and health-related conditions.

Key words: neuroimaging • default mode network • functional connectivity • cognition • Alzheimer's disease

Que se passe-t-il dans notre tête lorsque nous n'avons rien de particulier à faire ; par exemple, lorsque nous sommes dans une salle d'attente ou dans un train, sans lecture ni ordinateur ? Que fait notre cerveau lorsque nous sommes dans cet état de repos ? Les travaux d'imagerie cérébrale ont révélé un groupe de régions systématiquement associé au repos et baptisé réseau par défaut. Dès sa découverte, ce réseau cérébral est rapidement devenu un objet d'intense intérêt scientifique, comme en témoigne le nombre exponentiel de publications le mentionnant (figure 1). Dans cet article de synthèse, nous évoquerons successivement comment le réseau par défaut a été mis en évidence, son anatomie et les méthodes qui sont utilisées pour l'observer, les fonctions cognitives qui lui sont associées, les hypothèses relatives à son rôle et, enfin, l'intérêt de son étude dans les pathologies, avec une attention plus particulière à la maladie d'Alzheimer.

■ La découverte du réseau cérébral par défaut

Au cours du xx^e siècle, le cerveau a été considéré principalement comme un organe dirigé par les demandes de l'environnement [1]. Cette vision, selon laquelle le cerveau

nous permet de répondre aux stimulations, a imprégné la majorité des travaux ayant utilisé les méthodes d'imagerie cérébrale apparues au cours du siècle : la tomographie à émission de positons (TEP) à la fin des années 1970, puis l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) au début des années 1990. Ces travaux visaient, en effet, à identifier les aires cérébrales impliquées dans un processus cognitif donné, en comparant les activités cérébrales évoquées par la réalisation d'une tâche supposée faire intervenir le processus à l'activité cérébrale liée à une condition de contrôle ne le faisant pas intervenir. Beaucoup d'études ont utilisé, comme condition de contrôle, une situation de repos où le sujet ne devait rien faire de particulier ou simplement regarder des stimuli neutres (par exemple, une croix de fixation, une série de caractères sans signification...). Le postulat implicite était que l'activité cérébrale au repos est un état de base, une sorte de bruit de fond, duquel le cerveau émergeait dès qu'une tâche devait être réalisée.

Cette vision du cerveau au repos a été bouleversée par une découverte fortuite faite initialement au cours d'études en TEP, puis confirmée par des études en IRMf (voir [2, 3] pour des méta-analyses de données en TEP et [4] pour une revue des données en IRMf). Cette découverte était la diminution de l'activité d'un ensemble de régions cérébrales (dont l'anatomie sera précisée plus bas) pendant la réalisation d'une tâche par comparaison à une condition de repos. Cette diminution d'activité cérébrale s'observait pour une grande variété de tâches cognitives, telles que des tâches langagières, d'imagerie mentale, de calcul, de raisonnement ou de mémoire de travail spatiale [3]. Autrement dit, ce groupe de régions était plus actif dans la condition de repos que lors de la tâche cognitive [5]. Suite à l'hypothèse émise par Raichle *et al.* [6], selon laquelle ces régions correspondraient à l'état par défaut de l'activité cérébrale lorsque le sujet n'est pas engagé dans des tâches exigeantes en ressources attentionnelles, cette constellation d'aires cérébrales a été baptisée « réseau par défaut » (*i.e.*, *default mode network* ou *default network*, en anglais).

Cette observation a soutenu une autre vision du cerveau, considérant qu'il s'agit d'un organe possédant une activité intrinsèque permettant d'encoder des informations pour interpréter, réagir et prédire les demandes de l'environnement [1]. Selon ce point de vue, le cerveau serait continuellement en activité, même si l'individu n'est pas activement engagé dans une tâche. De manière

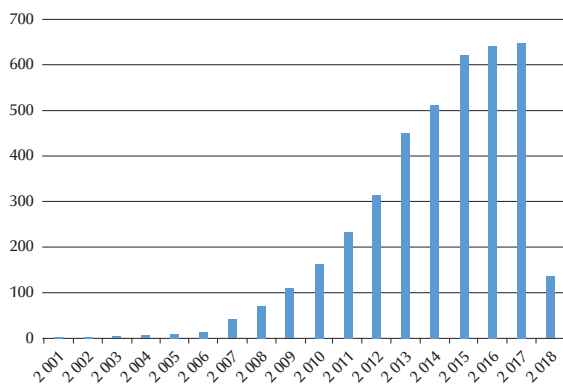


Figure 1. Nombre de publications référencées dans PubMed, par année, mentionnant « *default mode network* » ou « *default network* » et « *brain* » (en date du 14 mars 2018).

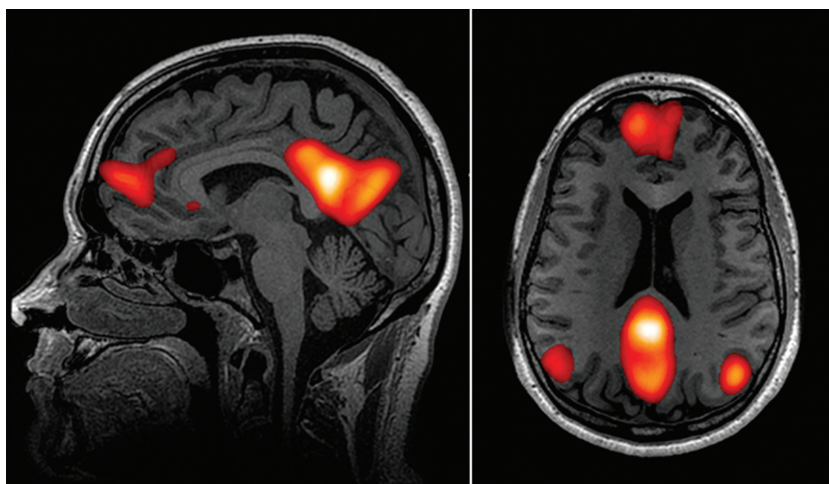


Figure 2. Anatomie du réseau par défaut.
Source : Wikimedia Commons.

consistante, il apparaît qu'au repos le cerveau consomme environ 20 % de l'énergie totale requise par le corps humain et que l'engagement dans une tâche induirait une augmentation de la consommation énergétique de moins de 5 % [7]. Comme nous le verrons dans la section suivante, la découverte du réseau par défaut et l'étude de profils de co-activation spatiale dans les fluctuations du signal hémodynamique en IRMf ont amené à une nouvelle conception de l'organisation de l'activité intrinsèque du cerveau à une plus large échelle [8].

■ Anatomie du réseau par défaut et architecture fonctionnelle intrinsèque du cerveau

Les régions constituant systématiquement le réseau cérébral par défaut sont le cortex cingulaire postérieur, le précuneus, le cortex préfrontal médial ventral et dorsal, et le cortex pariétal inférieur incluant la jonction temporopariétale (*figure 2*). De manière moins consistante, il a été suggéré que le lobe temporal interne, dont l'hippocampe, et le cortex temporal latéral en feraient partie également [9]. Les légères variations dans les régions incluses dans le réseau par défaut tiennent à l'utilisation de différentes méthodes pour le mettre en évidence.

Comme initialement découverte, une méthode classique révélant le réseau par défaut consiste à identifier les régions désactivées lors d'une tâche cognitive par comparaison à une condition de repos (méthode soustractive). Cependant, actuellement, la méthode privilégiée d'analyse repose sur des acquisitions en IRMf lorsque le participant est étendu dans le scanner, le plus souvent les yeux fermés, éveillé mais ne réalisant aucune tâche particulière (*i.e.*, IRMf au repos ou *resting-state fMRI*). Cette méthode découle de

l'observation critique selon laquelle l'activité des différentes régions du réseau par défaut est synchronisée et fluctue de manière similaire au cours du temps lorsqu'un individu est au repos. Ainsi, sur des séries d'images fonctionnelles acquises au repos, Greicius *et al.* [10] ont déterminé une région d'intérêt dans le cortex cingulaire postérieur, puis ont observé que les fluctuations au cours du temps de l'activité de cette région d'intérêt corrélaient avec les fluctuations des autres régions identifiées comme faisant partie du réseau par défaut (le précuneus, le cortex pariétal inférieur, le cortex préfrontal médial et le lobe temporal interne). Le même réseau apparaissait en recherchant le pattern d'activité corrélé aux variations du signal hémodynamique du cortex préfrontal ventromédial. Depuis lors, des centaines d'études ont pu reproduire systématiquement le pattern de cohérence spatiale typique du réseau par défaut, en utilisant souvent le cortex cingulaire postérieur comme région d'origine (*seed region*). Les analyses de connectivité fonctionnelle en IRMf ont par ailleurs révélé que l'hippocampe avait une activité intrinsèque étroitement liée à celle des autres régions du réseau par défaut [11], alors qu'il n'apparaissait pas toujours dans les méthodes soustractives.

Toujours basée sur des séries d'images acquises en IRMf au repos, la méthode d'analyse en composantes indépendantes est également fréquemment utilisée, car elle présente l'avantage de ne pas dépendre du choix *a priori* d'une région d'intérêt et repose sur les données elles-mêmes. Brièvement, l'analyse en composantes indépendantes décompose les variations temporelles des réponses hémodynamiques à travers tous les voxels du cerveau en composantes statistiquement indépendantes. Chaque composante est associée à une carte spatiale. Une des composantes inclut typiquement les régions pariétales et frontales de la ligne médiane, ainsi que le cortex pariétal inférieur, correspondant au réseau par défaut.

De manière critique, le réseau par défaut n'est pas le seul à montrer une activité fonctionnelle organisée dans l'état de repos [1]. En réalité, les analyses de connectivité fonctionnelle des données d'IRMf obtenues au repos ont révélé l'existence de plusieurs réseaux de régions synchronisées, tels que le réseau visuel, le réseau sensorimoteur, le réseau attentionnel dorsal, le réseau de saillance, le réseau auditif, le réseau de contrôle frontopariétal... De manière intéressante, et faisant écho aux circonstances de sa découverte, le réseau par défaut montre une activité opposée à celle de régions faisant partie du réseau attentionnel dorsal et du réseau de contrôle frontopariétal (impliquées dans les tâches cognitives exigeantes sur le plan attentionnel). Ainsi, lorsque les régions frontopariétales sont activées par une tâche, le réseau par défaut voit son activité diminuer, et réciproquement.

Le réseau par défaut est donc un ensemble de régions co-activées lors d'états de repos et possédant une corrélation fonctionnelle intrinsèque. Cependant, au sein du réseau, certaines régions sont plus fortement reliées entre elles et différents sous-systèmes ont été identifiés [12]. En particulier, on distingue un sous-système « dorsomédian » comprenant le cortex préfrontal médial dorsal, la jonction temporopariétale, le cortex temporal latéral et le pôle temporal, et un sous-système « temporal interne », incluant le cortex préfrontal médial ventral, le lobule pariétal inférieur postérieur, le cortex rétrosplénial, le cortex parahippocampique et la formation hippocampique. Ces deux-systèmes interagissent via un troisième sous-système (« sous-système de base », *core system*), constitué de deux régions très corrélées aux autres régions du réseau par défaut : le cortex cingulaire postérieur et le cortex préfrontal médian antérieur. Ces deux régions se distinguent par le très grand nombre de connexions structurelles et fonctionnelles qu'elles possèdent avec le reste du cerveau et par un grand nombre de connexions directes. Ces caractéristiques leur donnent un rôle central dans l'architecture cérébrale, faisant d'elles des « régions nœuds » (*hubs*) [13].

■ Corrélats cognitifs

Une étude en TEP explorant les corrélats cérébraux de la mémoire autobiographique a été la première à souligner la similitude entre les régions activées lors d'une tâche de rappel autobiographique explicite et lors de la condition de repos [14]. Dans la mesure où les participants au repos étaient libres de penser à leurs expériences, les auteurs ont considéré que ces pensées correspondaient au rappel d'expériences passées et à la planification d'expériences futures, recrutant les mêmes régions cérébrales que l'accès contrôlé aux souvenirs dans la mesure où ce circuit cérébral permettrait aux individus de faire l'expérience de l'identité et de la conscience. Cette étude prémonitoire a pavé le chemin de deux décennies de recherche sur les fonctions cognitives associées aux réseaux par défaut. Deux approches principales ont permis de mieux cerner

les corrélats cognitifs du réseau par défaut : l'étude du rôle des régions cérébrales appartenant au réseau par défaut et l'analyse du contenu mental lors du repos.

Une première source d'information relative au rôle du réseau par défaut provient de la constatation que les mêmes régions qui sont plus actives au repos que lors d'une tâche requérant les ressources attentionnelles sont également actives lors de certaines tâches cognitives. Ainsi, les études en IRMf de la mémoire épisodique identifient le cortex cingulaire postérieur et le cortex pariétal inférieur comme les corrélats cérébraux du succès de la récupération d'une information en mémoire et souligne que ces régions sont superposables avec les parties postérieures du réseau par défaut [15, 16]. Par ailleurs, lorsqu'un individu évoque un souvenir autobiographique de nature épisodique, le réseau cérébral qui s'active est pratiquement identique au réseau par défaut, incluant à la fois ses composantes postérieures (cortex cingulaire postérieur et cortex pariétal inférieur) et ses composantes antérieures (cortex préfrontal médial, hippocampe, cortex temporal latéral) [17]. L'activation du cortex préfrontal médial et du cortex cingulaire postérieur a, de plus, été associée à des traitements autoréférents, tel que le jugement de ses propres traits de personnalité [18]. Il apparaît, en outre, que les régions de la ligne médiane du réseau par défaut sont impliquées de manière relativement comparable lorsque nous évoquons des souvenirs personnels et lorsque nous imaginons des événements qui pourraient nous arriver dans le futur [19]. Enfin, la jonction temporopariétale et le précuneus interviennent lorsque les participants changent de perspective et conçoivent les situations à travers les yeux d'autrui (c'est-à-dire dans des tâches de théorie de l'esprit) [20]. Dans une méta-analyse, Spreng *et al.* [21] ont démontré que les mêmes régions (lobe temporal interne, cortex cingulaire postérieur, précuneus et jonction temporopariétale) étaient activées par des tâches de mémoire autobiographique, de navigation spatiale, de théorie de l'esprit et par une condition de repos.

De manière cohérente, les études s'intéressant au contenu mental accompagnant l'état de repos ont également indiqué que, lorsqu'un être humain est laissé libre du contenu de ses pensées, il va spontanément évoquer des souvenirs personnels, réfléchir sur lui-même et/ou planifier ses activités futures, s'engageant ainsi dans une activité mentale comparable à ces tâches recrutant le réseau par défaut. Interrogés après une période de repos dans un scanner sur les pensées qu'ils ont eu pendant cette période, les participants évoquent typiquement la génération d'images mentales liées à leur vie personnelle, le rappel de souvenirs autobiographiques et la planification d'événements futurs [3]. Cependant, ces rapports rétrospectifs pourraient manquer de précision à cause du délai entre la période de repos et la synthèse verbale, de sorte qu'une procédure visant à analyser l'état mental du participant en direct a été développée. Concrètement, alors qu'un individu est dans le scanner, soit réalisant une tâche facile, soit dans un état d'éveil calme sans tâche à accomplir, des indices apparaissent périodiquement afin de lui demander d'expliquer

quelle était la nature de ses expériences mentales juste avant que l'indice n'apparaisse. Récemment, Van Calster *et al.* [22] ont utilisé une méthode originale de sondage des contenus mentaux pendant un état de repos. Une première expérience, dans laquelle des participants jeunes, allongés au repos pendant 30 minutes, rapportaient verbalement leur expérience mentale au moment où un son les indiquait, a permis d'identifier quatre catégories d'expériences : les pensées non liées à l'environnement (environ 50 % des expériences rapportées), les pensées induites par des éléments de l'environnement, comme les objets de la pièce ou la température (30 %), les perceptions correspondant à une sensation sans pensée associée (17 %), et l'absence de toute expérience (2 %). Dans une deuxième expérience en IRMf, des participants laissaient leur esprit vagabonder et décrivait la nature de leur expérience mentale lorsqu'un indice aléatoire apparaissait en sélectionnant l'une des quatre catégories sus-mentionnées. Lorsque les participants avaient des pensées (liées ou non à l'environnement), ils activaient des régions du réseau par défaut (en particulier, le cortex préfrontal médial, le cortex cingulaire postérieur, le précuneus et le cortex temporal latéral) davantage que lorsqu'ils rapportaient des perceptions.

Enfin, une troisième approche repose sur la mise en relation de la variabilité de connectivité fonctionnelle au sein d'un réseau et la variabilité de certains comportements entre individus. Autrement dit, la variabilité individuelle dans une tâche cognitive donnée serait associée à la variabilité de l'organisation cérébrale intrinsèque, notamment en termes de corrélation entre les régions du réseau sous-tendant la fonction évaluée. Dans cette perspective, les individus qui ont une plus grande tendance générale à rêvasser dans leur vie quotidienne montrent une plus grande activité du réseau par défaut pendant une tâche requérant peu d'attention, par rapport aux individus qui ont une plus faible propension à la rêverie [23]. Un autre exemple provient de l'étude de Wang *et al.* [24], qui rapporte que les personnes âgées, dont la connectivité fonctionnelle au repos entre l'hippocampe et le cortex cingulaire postérieur est la plus élevée, sont celles qui ont les meilleures performances dans des tâches de mémoire épisodique.

■ Fonction du réseau par défaut

Qu'ont en commun la mémoire épisodique, la mémoire autobiographique, l'imagination d'événements futurs et la théorie de l'esprit ? Selon plusieurs auteurs [9, 12, 25], cette fonction commune serait vraisemblablement la clé du rôle du réseau par défaut. En fait, toutes les tâches qui activent le réseau par défaut nécessitent que les individus se projettent mentalement dans une situation autre que la réalité qui les entoure. Ils s'abstraient de l'environnement pour construire un modèle mental représentant des scénarios alternatifs. En effet, plutôt que de traiter les stimuli externes, la cognition est orientée sur soi, générant des souvenirs personnels, imaginant des événements futurs possibles et réfléchissant sur

ses propres émotions et motivations, ainsi que celles des autres. Il s'agit donc de générer soi-même des contenus mentaux. Selon cette « hypothèse de la cognition interne » [9], le réseau par défaut permet ainsi la construction de modèles mentaux ou de simulations ayant une fonction adaptative et facilitatrice de comportements futurs. Ces simulations seraient donc un moyen d'anticiper et d'évaluer les événements à venir de manière à y réagir le mieux possible, de se construire une identité stable au cours du temps et de s'adapter au monde social. Cette fonction générale serait facilitée et coordonnée par les sous-systèmes du réseau par défaut, dont le traitement s'orienterait plus spécifiquement vers certains types de stimuli et certaines tâches [12]. Ainsi, le sous-système temporel interne sous-tendrait la récupération de souvenirs épisodiques, la navigation spatiale, la construction de scènes et les processus associatifs et constructifs indispensables pour générer des simulations mentales, notamment lors de la projection dans le futur. Le sous-système dorsomédian interviendrait dans l'inférence des états mentaux des autres personnes et de soi-même, la réflexion sur ces états mentaux, et la récupération de connaissances sémantiques, notamment sociales. Enfin, le sous-système de base, par les caractéristiques hautement intégratives de ses composantes (le cortex cingulaire postérieur et le cortex préfrontal médial antérieur), permettrait de construire la signification personnelle des informations perçues et/ou mémorisées afin de mettre à jour les représentations de soi et des autres existantes.

À côté de la description du réseau par défaut comme permettant de construire des simulations mentales, une autre manière de l'appréhender provient des travaux sur la connectivité cérébrale intrinsèque. Ces travaux montrent que le pattern cohérent de régions formant le réseau par défaut en IRMf ne s'observe pas uniquement pendant l'état de repos, mais aussi lors d'états modifiés de conscience, comme l'anesthésie et le sommeil léger, ainsi que chez le singe, le chat et le rat. Selon Raichle [1, 8], cela suggère qu'il n'est pas le reflet principal d'une activité cognitive interne, mais aurait une fonction qui transcende la conscience. Dans la perspective d'une organisation cérébrale en systèmes de régions synchronisées, le réseau par défaut résulterait principalement de l'activité électrique neuronale, comme les autres réseaux. Il aurait toutefois un rôle particulier. En effet, les différents réseaux sont coordonnés selon une certaine hiérarchie et le réseau par défaut serait au sommet de cette hiérarchie, car il possède des nœuds très largement connectés permettant de relier tous les systèmes cérébraux [13]. Le réseau par défaut aurait ainsi un rôle de chef d'orchestre, coordonnant l'activité des systèmes cérébraux et favorisant la réactivité du cerveau dans son ensemble aux contingences changeantes de l'environnement. Selon ce point de vue, le cerveau au repos ne serait nullement passif, mais continuellement en train de générer des prédictions sur des événements à venir de manière à faciliter leur perception et traitement lorsqu'ils surviennent. Comme sentinelle et coordinateur des systèmes cérébraux, le réseau par défaut permettrait d'organiser et d'exprimer des

comportements planifiés pour réagir au monde complexe qui entoure l'individu [8].

Ainsi, deux conceptions différentes du rôle du réseau par défaut existent. L'une, notamment défendue par Buckner [5], envisage le réseau par défaut en tant que régions recrutées par la cognition interne lorsque le sujet est au repos et contribuant à modéliser les événements personnellement significatifs. L'autre point de vue, principalement soutenu par Raichle [8], estime que le réseau par défaut, en tant que réseau de connectivité fonctionnelle intrinsèque, n'est pas spécifique à l'état de repos et devrait être vu comme un phénomène physiologique fondamental. Bien que la première conception soit principalement centrée sur l'humain et son univers mental et que la seconde transcende l'espèce humaine et met en avant la réactivité à l'environnement, on peut noter une thématique commune, à savoir l'idée d'un rôle prédictif et adaptatif du réseau par défaut.

■ Réseau par défaut et maladie d'Alzheimer

Des modifications du réseau par défaut ont été décrites dans un grand nombre de situations, telles que l'autisme, la schizophrénie, la sclérose en plaques, la dépression, le stress post-traumatique, la douleur chronique, le trouble obsessionnel compulsif, le diabète, l'obésité, le vieillissement normal, les troubles anxieux, la personnalité limite, les états de conscience minimale... Dans le cas des troubles psychopathologiques, une hyperactivation du réseau par défaut serait associée à des difficultés à réguler les contenus mentaux autogénérés et le moment de leur apparition (troubles de régulation), conduisant à des pensées dysfonctionnelles, comme, par exemple, la polarisation vers des souvenirs négatifs dans la dépression [12]. Dans le cas de pathologies neurodégénératives, en revanche, on assisterait plutôt à une diminution d'activité et une perte de connectivité cérébrale (troubles d'intégrité).

La pathologie qui a probablement été la plus associée à une perturbation du réseau par défaut est la maladie d'Alzheimer. En effet, si l'on observe la topographie des lésions cérébrales associées à la maladie d'Alzheimer, il apparaît que les régions les plus touchées par le dépôt de protéines amyloïdes bêta et qui montrent la plus sévère diminution de métabolisme en TEP au fluorodéoxyglucose (TEP-FDG) sont précisément les régions du réseau par défaut, et cela dès les stades précoces de trouble cognitif léger [15]. Plus directement, la désactivation des régions du réseau par défaut lors d'une tâche cognitive est absente chez les patients souffrant d'une maladie d'Alzheimer [26]. De plus, les études en IRMf au repos montrent que la connectivité au sein du réseau par défaut est très diminuée dans la maladie d'Alzheimer et le trouble cognitif léger [27]. Par ailleurs, les symptômes cliniques de la forme typique de la maladie d'Alzheimer concernent des fonctions cognitives reliées aux régions du réseau par défaut : mémoire épisodique, mémoire

autobiographique et projection dans le futur [28]. Les troubles mnésiques des patients Alzheimer et avec trouble cognitif léger ont d'ailleurs été corrélés à la diminution de connectivité fonctionnelle entre les régions du réseau par défaut, notamment entre le cortex cingulaire postérieur et l'hippocampe [29].

Pour expliquer pourquoi la pathologie liée à la maladie d'Alzheimer touche préférentiellement les régions du réseau par défaut, Buckner *et al.* [15] avancent l'« hypothèse métabolique ». D'après cette hypothèse, l'accumulation de protéines amyloïdes bêta et la perte synaptique et neuronale qui en découle apparaîtraient dans des zones cérébrales fragilisées par une activité métabolique continuellement élevée tout au long de la vie. Le réseau par défaut est particulièrement actif en termes de glycolyse [7] et, plus spécifiquement, le cortex cingulaire postérieur de par son statut de nœud de connexion intense. Bien qu'encore spéculative, l'hypothèse d'une vulnérabilité des régions nœuds pourrait s'étendre pour expliquer la topographie des modifications cérébrales d'autres pathologies. D'une manière générale, les régions nœuds peuvent être vues comme coûteuses d'un point de vue biologique du fait de leur activité métabolique élevée et leurs connexions à long distance. Suivant cette logique, Crossley *et al.* [30] ont montré que neuf pathologies (parmi lesquelles la maladie d'Alzheimer, la schizophrénie, l'épilepsie, la démence frontotemporale et le trouble de stress post-traumatique) se caractérisaient par des lésions situées dans des régions nœuds de manière statistiquement plus fréquente que dans d'autres régions. Ainsi, l'architecture cérébrale elle-même serait la source de la vulnérabilité du cerveau, et le réseau par défaut serait plus fragile que les autres systèmes du fait du rôle central de ses régions nœuds.

■ Conclusion

Notre cerveau est continuellement actif, que nous soyons au repos, occupés à rêvasser, ou engagés dans une tâche. Certaines régions cérébrales sont systématiquement associées à l'état de repos, ainsi qu'à des fonctions cognitives spécifiques, incluant la mémoire autobiographique, la projection dans le futur et la théorie de l'esprit. Les hypothèses actuelles concernant le rôle du réseau par défaut mettent en avant sa fonction adaptative, dans la mesure où il nous permettrait d'intégrer nos expériences passées et nos connaissances générales afin de réagir au mieux aux situations nouvelles. Il aurait ainsi un rôle fondamental dans la vie des individus. Il est pourtant vulnérable et de très nombreuses études indiquent des dysfonctions du réseau par défaut dans plusieurs états psychopathologiques et conditions de santé. ■

Liens d'intérêts

L'auteure déclare ne pas avoir de lien d'intérêt en rapport avec cet article.

Références

1. Raichle ME. Two views of brain function. *Trends Cogn Sci* 2010; 14 : 180-90.
2. Shulman GL, Fiez JA, Corbetta M, et al. Common blood flow changes across visual tasks: II. Decreases in cerebral cortex. *J Cogn Neurosci* 1997; 9 : 648-63.
3. Mazoyer B, Zago L, Mellet E, et al. Cortical networks for working memory and executive functions sustain the conscious resting state in man. *Brain Res Bull* 2001; 54 : 287-98.
4. Binder JR, Frost JA, Hammeke TA, et al. Conceptual processing during the conscious resting state. A functional MRI study. *J Cogn Neurosci* 1999; 11 : 80-95.
5. Buckner RL. The serendipitous discovery of the brain's default network. *Neuroimage* 2012; 62 : 1137-45.
6. Raichle ME, MacLeod AM, Snyder AZ, et al. A default mode of brain function. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2001; 98 : 676-82.
7. Raichle ME, Mintun MA. Brain work and brain imaging. *Annu Rev Neurosci* 2006; 29 : 449-76.
8. Raichle ME. The brain's default mode network. *Annu Rev Neurosci* 2015; 38 : 433-47.
9. Buckner RL, Andrews-Hanna JR, Schacter DL. The brain's default network. *Ann N Y Acad Sci* 2008; 1124 : 1-38.
10. Greicius MD, Krasnow B, Reiss AL, et al. Functional connectivity in the resting brain: a network analysis of the default mode hypothesis. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2003; 100 : 253-8.
11. Vincent JL, Snyder AP, Fox MD, et al. Coherent spontaneous activity identifies a hippocampal-parietal memory network. *J Neurophysiol* 2006; 96 : 3517-31.
12. Andrews-Hanna JR, Smallwood J, Spreng RN. The default network and self-generated thought: component processes, dynamic control, and clinical relevance. *Ann N Y Acad Sci* 2014; 1316 : 29-52.
13. van den Heuvel MP, Sporns O. Network hubs in the human brain. *Trends Cogn Sci* 2013; 17 : 683-96.
14. Andreasen NC, O'Leary DS, Cizadlo T, et al. Remembering the past: two facets of episodic memory explored with positron emission tomography. *Am J Psychiatry* 1995; 152 : 1576-85.
15. Buckner RL, Snyder AZ, Shannon BJ, et al. Molecular, structural, and functional characterization of Alzheimer's disease: evidence for a relationship between default activity, amyloid, and memory. *J Neurosci* 2005; 25 : 7709-17.
16. Kim H, Daselaar SM, Cabeza R. Overlapping brain activity between episodic memory encoding and retrieval: roles of the task-positive and task-negative networks. *Neuroimage* 2010; 49 : 1045-54.
17. Svoboda E, McKinnon MC, Levine B. The functional neuroanatomy of autobiographical memory: a meta-analysis. *Neuropsychologia* 2006; 44 : 2189-208.
18. Northoff G, Heinzel A, de Greck M, et al. Self-referential processing in our brain: a meta-analysis of imaging studies on the self. *Neuroimage* 2006; 31 : 440-57.
19. Addis DR, Wong AT, Schacter DL. Remembering the past and imagining the future: common and distinct neural substrates during event construction and elaboration. *Neuropsychologia* 2007; 45 : 1363-77.
20. Saxe R, Kanwisher N. People thinking about thinking people: the role of the temporo-parietal junction in "theory of mind". *Neuroimage* 2003; 19 : 1835-42.
21. Spreng RN, Mar RA, Kim AS. The common neural basis of autobiographical memory, prospection, navigation, theory of mind, and the default mode: a quantitative meta-analysis. *J Cogn Neurosci* 2009; 21 : 489-510.
22. Van Calster L, D'Argembeau A, Salmon E, et al. Fluctuations of attentional networks and default mode network during the resting state reflect variations in cognitive states: evidence from a novel resting-state experience sampling method. *J Cogn Neurosci* 2017; 29 : 95-113.
23. Mason MF, Norton MI, Van Horn JD, et al. Wandering minds: the default network and stimulus-independent thought. *Science* 2007; 315 : 393-5.
24. Wang L, Laviolette P, O'Keefe K, et al. Intrinsic connectivity between the hippocampus and posteromedial cortex predicts memory performance in cognitively intact older individuals. *Neuroimage* 2010; 51 : 910-7.
25. Hassabis D, Maguire EA. Deconstructing episodic memory with construction. *Trends Cogn Sci* 2007; 11 : 299-306.
26. Lustig C, Snyder AZ, Bhakta M, et al. Functional deactivations: change with age and dementia of the Alzheimer type. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2003; 100 : 14504-9.
27. Badhwar A, Tam A, Dansereau C, et al. Resting-state network dysfunction in Alzheimer's disease: a systematic review and meta-analysis. *Alzheimers Dement (Amst)* 2017; 8 : 73-85.
28. Addis DR, Sacchetti DC, Ally BA, et al. Episodic simulation of future events is impaired in mild Alzheimer's disease. *Neuropsychologia* 2009; 47 : 2660-71.
29. Dunn CJ, Duffy SL, Hickie IB, et al. Deficits in episodic memory retrieval reveal impaired default mode network connectivity in amnesic mild cognitive impairment. *Neuroimage Clin* 2014; 4 : 473-80.
30. Crossley NA, Mechelli A, Scott J, et al. The hubs of the human connectome are generally implicated in the anatomy of brain disorders. *Brain* 2014; 137 : 2382-95.