



**HAL**  
open science

## Contribution des études lésionnelles aux neurosciences de la créativité

Theophile Bieth, Marcela Ovando-Tellez, Matthieu Bernard, Emmanuelle  
Volle

► **To cite this version:**

Theophile Bieth, Marcela Ovando-Tellez, Matthieu Bernard, Emmanuelle Volle. Contribution des études lésionnelles aux neurosciences de la créativité. *Annales Médico-Psychologiques, Revue Psychiatrique*, 2019, 177 (2), pp.164-168. 10.1016/j.amp.2018.12.010 . hal-02171220

**HAL Id: hal-02171220**

**<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02171220>**

Submitted on 2 Jul 2019

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

1                   **Contribution des études lésionnelles aux neurosciences de la Créativité**  
2  
3  
4

5                   Theophile Bieth\*, Marcela Ovando-Tellez\*, Matthieu Bernard, Emmanuelle Volle  
6

7   Affiliation :

8   FRONTLAB, Institut du cerveau et la moelle (ICM) – Sorbonne Université, Inserm, CNRS  
9   Hôpital Pitié Salpêtrière, 47, bd de l'hôpital, F-75013, Paris, France

- 10           •   Contribution équivalente à cet article

11  
12   Corresponding author

13   [emmavolle@gmail.com](mailto:emmavolle@gmail.com)

14

15

16 Résumé.

17 La créativité d'un individu, définie comme la capacité à réaliser une production à la fois  
18 originale et appropriée, résulte en partie d'opérations mentales pouvant être reliées au  
19 fonctionnement du cerveau. L'enjeu dans ce champ de recherche est de comprendre quelles  
20 sont ces opérations, et quels réseaux cérébraux les sous-tendent. Bien que ces questions ne  
21 soient pas entièrement élucidées, des avancées des neurosciences de la créativité ont  
22 permis d'identifier différents réseaux cérébraux supportant des mécanismes distincts de  
23 créativité. Les données récentes des études cognitives et de neuroimagerie fonctionnelle  
24 indiquent que la créativité repose sur l'interaction entre la pensée associative probablement  
25 sous tendue par le réseau de mode par défaut et les processus de contrôle cognitif  
26 supportés par des réseaux de contrôle, incluant un réseau fronto-parietal. L'étude de  
27 patients cérébro-lésés a permis de tester ce modèle et d'établir un lien plus causal entre les  
28 processus créatifs et ces réseaux cérébraux. L'approche lésionnelle a en effet montré le rôle  
29 critique du réseau de mode par défaut et du réseau de contrôle frontoparietal gauche dans  
30 les processus associatifs et de contrôle, respectivement, et d'identifier les nœuds essentiels  
31 de ces réseaux. Les quelques études lésionnelles réalisées suggèrent également une  
32 spécialisation fonctionnelle du cortex préfrontal pour des processus créatifs distincts. Dans la  
33 présente revue, nous intégrons les résultats des études lésionnelles et de stimulation  
34 cérébrale non invasive aux conclusions d'études récente d'imagerie fonctionnelle afin de  
35 clarifier nos connaissances sur les bases cérébrales de la créativité.

36

37 Abstract

38 Individual creativity, defined as the ability to achieve a production that is both original and  
39 appropriate, results in part from mental operations that may be related to the functioning of  
40 the brain. The challenge in this field of research is to understand what these operations are,  
41 and what cerebral networks underlie them. Although these questions are not fully elucidated,  
42 advances in the neuroscience of creativity have identified different brain networks that  
43 support distinct mechanisms of creativity. Recent data from cognitive and functional  
44 neuroimaging studies indicate that creativity is based on the interaction between associative  
45 thinking likely underpinned by the default mode network and cognitive control processes  
46 supported by control-related networks, including fronto-parietal networks. The study of brain-  
47 damaged patients made it possible to test this model and to establish a more causal link  
48 between the creative processes and these brain networks. The lesion approach has indeed  
49 shown the critical role of the default mode network and the left frontoparietal control network  
50 in the associative and control processes, respectively, and has identified crucial nodes in  
51 these networks. The few lesion studies carried out also suggest functional specialization of  
52 the prefrontal cortex for distinct creative processes. In this review, we integrate the results of  
53 lesion studies and noninvasive brain stimulation studies with the findings of recent functional  
54 imaging studies in healthy subjects to clarify our understanding of the brain mechanisms of  
55 creativity.

56

57

58 Introduction

59 Le concept de créativité évoque deux notions contradictoires. La première considère que la  
60 créativité est un comportement volontaire dirigé vers un but, qui fait appel à des fonctions de  
61 contrôle, pour, par exemple, inhiber les idées convenues et manipuler les concepts. La  
62 seconde notion considère au contraire que la créativité résulte d'un relâchement des  
63 contraintes et des inhibitions, permettant aux idées d'émerger et de s'associer spontanément  
64 sans contrôle. Selon cette notion les fonctions de contrôle ne seraient pas bénéfiques à la  
65 créativité. L'enjeu en neurosciences est que les fonctions de contrôle dépendent des lobes  
66 frontaux, et donc ces deux points de vue amènent à se questionner sur le rôle du cortex  
67 préfrontal (CPF) dans la créativité. Les données de science cognitives tendent pourtant à  
68 concilier ces points de vue en considérant les mécanismes associatifs spontanés et les  
69 processus contrôlés comme complémentaires pour la créativité plutôt que paradoxaux (1–5).  
70 De nouvelles approches d'étude de la connectivité fonctionnelle en IRM chez les sujets sains  
71 ont permis de clarifier et d'identifier les réseaux cérébraux impliqués dans les processus  
72 créatifs associatifs et contrôlés, et de préciser la place du CPF au sein de ces réseaux.  
73 L'approche lésionnelle est particulièrement importante pour compléter les données de  
74 l'imagerie fonctionnelle car elle permet d'identifier les réseaux critiques pour différents  
75 processus de créativité (6) et de clarifier le rôle du CPF dans ces processus.  
76 Paradoxalement, très peu d'études se sont intéressées aux capacités créatives de patients  
77 cérébro-lésés (7–18). Cette revue cherche à présenter la contribution des études  
78 lésionnelles aux neurosciences de la créativité et à clarifier l'implication de systèmes  
79 préfrontaux dans les processus créatifs associatifs ou contrôlés.

80 Données récentes de sciences cognitives et neuro-imagerie de la créativité.

81 Les études cognitives de la créativité ont montré que les fonctions cognitives de contrôle  
82 sont impliquées dans la production créative. Ces fonctions incluent entre autres l'inhibition

83 des réponses prépotentes lorsqu'elles sont inadaptées (19–21), le rappel contrôlé en  
84 mémoire (capacité de récupérer volontairement des informations spécifiques en mémoire)  
85 (22–24) et la mémoire de travail (capacité de former et manipuler des représentations  
86 mentales) (25,26). Les données de neuro-imagerie fonctionnelle chez les sujets sains sont  
87 également en faveur de l'implication de fonctions de contrôle dans la créativité. En effet,  
88 plusieurs méta-analyses d'études fonctionnelles ayant utilisées des tâches de créativité ont  
89 montré de manière reproductible la participation du CPF latéral dans la créativité (27–29),  
90 une région connue pour son rôle essentiel dans ces fonctions de contrôle cognitif. Les  
91 analyses de connectivité fonctionnelle ont révélé l'importance pour la capacité créative de  
92 réseaux cérébraux connectés au CPF latéral, impliqués dans les fonctions de contrôle,  
93 notamment le réseau fronto-pariétal (30,31).

94 En parallèle de ces processus délibérés de contrôle, la pensée créative implique également  
95 des processus associatifs plus spontanés. Ces processus reposent en partie sur la structure  
96 de la mémoire sémantique, i.e. la façon dont les éléments de connaissance sont associés  
97 dans notre mémoire (32). En effet, des études psycho-expérimentales ont montré que plus  
98 un individu est créatif plus ses associations sémantiques sont flexibles, permettant ainsi de  
99 relier des concepts ou des mots plus éloignés (33–39). Bien que les substrats cérébraux du  
100 traitement associatif ne soient pas élucidés, des données récentes suggèrent le rôle du  
101 réseau « de mode par défaut » (RMD) dans la pensée associative spontanée (39) et plus  
102 largement dans la cognition spontanée (40), comme par exemple le vagabondage mental  
103 (41,42) et les associations contextuelles (43). Les régions clés du RMD sont le CPF médial,  
104 le cortex cingulaire et pariétal médial postérieur, la jonction temporo-pariétale, et plusieurs  
105 régions temporales latérales et médiales. Plusieurs études de morphométrie et de  
106 connectivité fonctionnelle ont en effet montré l'implication du RMD ou de certaines régions  
107 du RMD dans la capacité créative (44–50). Le RMD est étroitement connecté aux systèmes  
108 de mémoire, dont les régions notamment temporales et pariétales sont également  
109 impliquées dans la capacité créative (27,28,51,52).

110 En résumé, les neurosciences cognitives de la créativité considèrent que les capacités  
111 créatives résultent d'une interaction ou d'un équilibre entre les processus associatifs et les  
112 processus contrôlés (1–5). Des études récentes de connectivité fonctionnelle corroborent  
113 cette idée en démontrant que deux principaux réseaux cérébraux interagissent lors de  
114 tâches créatives : un réseau de contrôle fronto-pariétal latéral (RCFP), connu pour ses  
115 fonctions de contrôle, et le RMD, qui contribuerait à la pensée associative et à la cognition  
116 spontanée (31,53–55). L'interaction entre ces deux systèmes pourrait être médiée par le  
117 réseau dit de « Saliency » (30) ou par des régions correspondant à des nœuds connecteurs  
118 entre ces deux réseaux. L'identification de ces grands réseaux mettant en jeu différentes  
119 parties du CPF est une étape importante dans la compréhension des bases neurales de la  
120 créativité et permet de tester de nouvelles prédictions sur l'impact de lésions cérébrales sur  
121 la créativité.

122

### 123 Rôle critique du RMD et du RCFP pour la créativité (Figure 1).

124 Afin de déterminer si le RMD et le RCFP sont essentiels à la capacité créative, Bendetowicz  
125 et col. (17) ont mené une étude sur des patients présentant des lésions focales uniques  
126 localisées dans le lobe frontal. Dans cette étude, les auteurs ont utilisé la tâche de  
127 combinaison associative (TAC), adaptée de la classique Remote Associative Task (Tache  
128 d'association éloignée) créée par Mednick. Dans cette tâche, il est demandé au sujet de  
129 trouver, à partir de trois mots « indices », un quatrième mot qui est lié d'une manière ou  
130 d'une autre aux trois mots indices. Pour évaluer les processus associatifs, une tâche  
131 d'association verbale simple a également été utilisée. Dans cette tâche, les patients devaient  
132 fournir le premier mot qui leur venait à l'esprit à partir d'un mot donné. Puis dans un  
133 deuxième temps, ils devaient donner un mot qui soit inhabituellement associé au mot  
134 proposé, dont l'association soit originale. Les résultats ont montré que les lésions situées sur  
135 le RCFP gauche altéraient la performance de la tâche de combinaison associative, alors que

136 les lésions touchant le RMD altéraient la capacité à générer des associations de mots  
137 inhabituelles dans la tâche d'association. Ces résultats concordent donc avec les données  
138 de connectivité fonctionnelle cérébrale des sujets sains (30,31), en pointant le rôle crucial du  
139 RMD et du RCFP dans la créativité.

140 De plus, Bendetowicz et col. (17) ont pu identifier des nœuds critiques au sein de ces  
141 réseaux, notamment dans la partie la plus antérieure du CPF, le CPF rostral ou pôle frontal,  
142 grâce à une approche de corrélation lésion-déficit voxel à voxel combinée à l'étude des  
143 disconnexions de réseaux chez les patients. En effet, lorsque le CPF médial droit (une région  
144 du RMD) était lésé, les patients produisaient des réponses stéréotypées à la tâche  
145 d'association, que l'instruction soit de trouver une association originale ou non, suggérant  
146 une certaine « rigidité » des associations sémantiques. La performance de ces patients à la  
147 tâche de combinaison étaient également déficitaires, renforçant la théorie associative selon  
148 laquelle la flexibilité des associations impacte la performance créative à la tâche de  
149 combinaison de Mednick. Ainsi, selon les résultats de Bendetowicz et col. (17), le RMD, et  
150 particulièrement les régions préfrontales médianes, semblent essentiels pour un mode de  
151 pensée spontané et associatif qui est nécessaire dans la réalisation de tâches de créativité  
152 verbale.

153 Par ailleurs, Bendetowicz et col. ont identifié une autre région dans la portion latérale gauche  
154 du CPF rostral appartenant au RCFP gauche. Les patients avec une atteinte de cette région  
155 présentaient un déficit spécifique à la tâche de combinaison associative, mais se  
156 comportaient comme les sujets contrôles sains dans la tâche d'association verbale simple.  
157 En d'autres termes, ces patients ne présentent pas de difficulté à générer des associations  
158 verbales inhabituelles, suggérant des processus associatifs intacts. Ces résultats indiquent  
159 que ces patients sont déficitaires pour des raisons différentes des patients avec lésion  
160 préfrontale médiale, et que le CPF rostro-latéral gauche joue un rôle dans la combinaison  
161 associative en affectant les processus de contrôle plutôt que les processus associatifs s'il est  
162 lésé. L'implication de cette région rostro-latérale gauche dans la combinaison créative

163 montrée dans cette étude lésionnelle (17) a été confirmée par d'autres approches. En effet,  
164 une étude de morphométrie chez des sujets sains a révélé des corrélations entre les  
165 performances à cette même tâche et le volume de matière grise de la partie rostro-latérale  
166 du CPF (56). De plus, en IRM fonctionnelle, une méta-analyse a montré que les tâches  
167 requérant la combinaison d'éléments recrutaient cette région plus que les autres tâches de  
168 créativité (27). Etant donné le rôle connu du CPF rostral dans la capacité de traiter en  
169 parallèle et d'intégrer plusieurs opérations mentales (57–61), ces données suggèrent que le  
170 rôle du CPF rostro-latéral gauche lors de la combinaison créative est de coordonner et  
171 intégrer la recherche d'associés à partir de chacun des mots indices.

172 En somme, cette étude confirme le rôle du RMD dans les processus associatifs et du RCFP  
173 dans les processus contrôlés, et montre le rôle critique du CPF rostral dans la créativité,  
174 avec une spécialisation fonctionnelle selon un axe médial/latéral. Ces résultats permettent  
175 de compléter et de dresser un modèle cohérent du peu d'études de lésions réalisées par le  
176 passé et qui avaient montré le rôle critique dans la performance créative de régions pouvant  
177 appartenir au RMD (CPF médial (10) ; hippocampe (12,15)) et au RCFP (CPF latéral, région  
178 pariétale postérieure (8,9,11)).

179 Cependant, certaines études apportent des résultats contradictoires suggérant que des  
180 lésions pariéto-temporale postérieure gauche et frontale inférieure gauche faciliteraient la  
181 génération d'idées plus originales (10) (voir aussi (14)), et des lésions du CPF latéral  
182 pourraient faciliter la résolution de problème (7). Des cas rapportés de patients souffrant  
183 d'une maladie dégénérative fronto-temporale ont décrit l'émergence ou l'amélioration de  
184 capacités artistiques pendant l'évolution de la maladie (62,63). Ainsi, les études de patients  
185 laissent persister une ambiguïté sur le rôle critique des régions frontales latérales dans la  
186 créativité. Les études utilisant la stimulation cérébrale directe par courant continue trans-  
187 crânien n'ont pas permis de lever cette ambiguïté car en effet une facilitation de la capacité  
188 créative a été rapportée après la stimulation (64–66) ou l'inhibition (67–70) du CPF latéral  
189 gauche. Cette ambiguïté pourrait s'expliquer par plusieurs facteurs intriqués. Premièrement il



190 est possible que les régions ciblées dans ces études contradictoires appartiennent  
191 effectivement au RCFP, mais que les fonctions de contrôle exercées par ce réseau ne soient  
192 pas bénéfiques à toutes les étapes du processus créatif et que leur implication dépende de  
193 la demande de la tâche (69). Les études de stimulation cérébrale tendent à corroborer ce  
194 point de vue, en montrant qu'une stimulation du CPF latéral gauche a des effets variables  
195 sur les tâches nécessitant plus ou moins de contrôle cognitif (64,66,67,71-74). L'inactivation  
196 du CPF inféro-latéral gauche pourrait même faciliter la créativité dans certaines tâche de  
197 génération d'idée (64,66,71,72), suggérant qu'un relâchement du contrôle supposé de cette  
198 région peut libérer les processus associatifs de certaines contraintes, facilitant le processus  
199 de génération d'idées dans certaines conditions (69,70). Le recours à des processus  
200 contrôlés pour résoudre les différentes tâches de créativité peut ainsi influencer sur les  
201 performances observées après une lésion préfrontale. Deuxièmement, il est possible que les  
202 études contradictoires ciblent une région du CPF latéral gauche qui n'appartient pas au  
203 RCFP. En effet le CPF latéral est une large région cérébrale impliquée dans plusieurs  
204 réseaux cérébraux, incluant les réseaux attentionnels. Il est donc envisageable que des  
205 lésions préfrontales affectent la créativité en perturbant des réseaux attentionnels ou de  
206 « salience » par exemple, et modifiant le focus ou le filtre attentionnel. Enfin, une  
207 spécialisation fonctionnelle de sous-régions préfrontales distinctes ou de sous régions du  
208 RCFP jouant différents rôles dans les processus de créativité (24) est probable. A notre  
209 connaissance, deux hypothèses principales ont été proposées concernant l'organisation  
210 fonctionnelle du CPF latéral pour la créativité. La première considère que le CPF caudal  
211 ventral et dorsal ont des rôles opposés dans les étapes de génération et d'évaluation  
212 créative. L'activité du CPF ventrolatéral peut être délétère à l'étape de génération qui  
213 nécessite moins de processus de contrôle (53,66), alors que d'autres régions préfrontales  
214 sont importantes pour l'étape d'évaluation contrôlée (69) ou pour l'inhibition des contraintes  
215 (20). La seconde consiste à considérer un équilibre entre l'activité des CPF ventro-latéraux  
216 gauche et droit plutôt qu'un rôle de chaque région séparément (71). Par exemple, ces  
217 régions peuvent avoir des rôles spécifiques consistant à limiter la recherche en fonction du

218 contexte et à inhiber les réponses inappropriées ou moins pertinentes, respectivement. Dans  
219 l'ensemble, la spécialisation du CPF caudal pour les processus de créativité selon un axe  
220 inférieur-supérieur ou gauche-droit reste à préciser.

221

## 222 Conclusion.

223 Les études de patients sont importantes dans le domaine des neurosciences cognitives de la  
224 créativité car elles permettent d' identifier les réseaux cérébraux critiques pour différentes  
225 tâches de créativité. Les quelques études lésionnelles réalisées à ce jour ont permis de  
226 montrer que l'intégrité du RMD et du RCFP gauche est essentielle à la capacité créative  
227 verbale, en accord avec les prédictions de l'imagerie fonctionnelle chez les sujets sains. Le  
228 RMD apparait essentiel pour le traitement associatif alors que le RCFP semble important  
229 dans les processus de contrôle. Les lésions cérébrales affectant certaines régions de ce  
230 réseau de contrôle peuvent déséquilibrer la balance entre les processus associatifs et  
231 contrôlés impliqués dans la pensée créative. Ce déséquilibre retentit différemment selon le  
232 processus le plus requis par la tâche expérimentale réalisée. L'approche lésionnelle aide  
233 également à clarifier l'organisation fonctionnelle au sein du CPF dans les processus créatifs,  
234 montrant une dissociation médio-latérale du CPF rostral pour les processus associatifs et de  
235 contrôle. Le rôle spécifique des régions préfrontales latérales plus postérieures dans les  
236 processus de créativité reste à clarifier et à intégrer aux résultats d'autres domaines de  
237 recherche des neurosciences cognitives. La contribution des études lésionnelles appliquée à  
238 la compréhension des mécanismes cognitifs de la créativité pourrait être améliorée en  
239 explorant un plus grand nombre de patients, et en combinant différentes mesures de  
240 créativité avec des méthodes d'exploration de la connectivité anatomique et fonctionnelle  
241 afin d'identifier les réseaux impactés par la lésion. L'émergence de nouvelles méthodes  
242 lésionnelles d'étude des déconnexions anatomiques et fonctionnelles chez les patients

243 constituent des pistes prometteuses pour les futures recherches en neuroscience de la  
244 créativité (75,76).

245

246

247

248

249

#### 250 Légende figure 1

251 Représentation schématique des principaux types de mécanismes impliqués dans la  
252 capacité créative, et des réseaux cérébraux qui les sous-tendent.

253

#### 254 Bibliographie

- 255 1. Beaty RE, Silvia PJ, Nusbaum EC, Jauk E, Benedek M. The roles of associative and  
256 executive processes in creative cognition. *Mem Cognit.* 2014 Oct;42(7):1186–97.
- 257 2. Chrysikou EG, Weber MJ, Thompson-Schill SL. A matched filter hypothesis for  
258 cognitive control. *Neuropsychologia.* 2014 Sep;62:341–55.
- 259 3. Jung RE. Evolution, creativity, intelligence, and madness: “Here Be Dragons”. *Front*  
260 *Psychol [Internet].* 2014; 5:784.
- 261 4. Volle E. Associative and controlled cognition in divergent thinking: Theoretical,  
262 experimental, neuroimaging evidence, and new directions. In: *The Cambridge*  
263 *Handbook of the Neuroscience of Creativity.* Cambridge University Press. New York:  
264 Editors: R.E. Jung and O. Vartanian; 2017. (Cambridge Handbooks in Psychology).
- 265 5. Benedek M, Jauk E. Spontaneous and Controlled Processes in Creative Cognition. *Oxf*  
266 *Handb Spontaneous Thought [Internet].* 2018 May 29 [cited 2018 Aug 29]; Available  
267 from:  
268 [http://www.oxfordhandbooks.com/view/10.1093/oxfordhb/9780190464745.001.0001/oxf](http://www.oxfordhandbooks.com/view/10.1093/oxfordhb/9780190464745.001.0001/oxfordhb-9780190464745-e-22)  
269 [ordhb-9780190464745-e-22](http://www.oxfordhandbooks.com/view/10.1093/oxfordhb/9780190464745.001.0001/oxfordhb-9780190464745-e-22)
- 270 6. Volle E, Levy R, Burgess PW. A new era for lesion-behavior mapping of prefrontal  
271 functions. In: Stuss DT, Knight RT, editors. *Principles of Frontal Lobe Function.* 2nd ed.  
272 Oxford University Press, USA; 2013. p. 500–23.

- 273 7. Reverberi C, Toraldo A, D'Agostini S, Skrap M. Better without (lateral) frontal cortex?  
274 Insight problems solved by frontal patients. *Brain*. 2005 Dec 1;128(12):2882–90.
- 275 8. Rankin KP, Liu AA, Howard S, Slama H, Hou CE, Shuster K, et al. A Case-controlled  
276 Study of Altered Visual Art Production in Alzheimer's and FTLD: *Cogn Behav Neurol*.  
277 2007 Mar;20(1):48–61.
- 278 9. de Souza LC, Volle E, Bertoux M, Czernecki V, Funkiewiez A, Allali G, et al. Poor  
279 creativity in frontotemporal dementia: A window into the neural bases of the creative  
280 mind. *Neuropsychologia*. 2010 Nov;48(13):3733–42.
- 281 10. Shamay-Tsoory SG, Adler N, Aharon-Peretz J, Perry D, Mayseless N. The origins of  
282 originality: The neural bases of creative thinking and originality. *Neuropsychologia*. 2011  
283 Jan;49(2):178–85.
- 284 11. Abraham A, Beudt S, Ott DVM, Yves von Cramon D. Creative cognition and the brain:  
285 Dissociations between frontal, parietal–temporal and basal ganglia groups. *Brain Res*.  
286 2012 Oct;1482:55–70.
- 287 12. Duff MC, Kurczek J, Rubin R, Cohen NJ, Tranel D. Hippocampal amnesia disrupts  
288 creative thinking: *Creative Thinking and the Hippocampus*. *Hippocampus*. 2013  
289 Dec;23(12):1143–9.
- 290 13. Ghacibeh GA, Heilman KM. Creative innovation with temporal lobe epilepsy and  
291 lobectomy. *J Neurol Sci*. 2013 Jan;324(1–2):45–8.
- 292 14. Mayseless N, Aharon-Peretz J, Shamay-Tsoory S. Unleashing creativity: The role of left  
293 temporoparietal regions in evaluating and inhibiting the generation of creative ideas.  
294 *Neuropsychologia*. 2014 Nov;64:157–68.
- 295 15. Warren DE, Kurczek J, Duff MC. What relates newspaper, definite, and clothing? An  
296 article describing deficits in convergent problem solving and creativity following  
297 hippocampal damage: *Hippocampal Damage Impairs Convergent Problem Solving*.  
298 *Hippocampus*. 2016 Jul;26(7):835–40.
- 299 16. Canesi M, Rusconi ML, Cereda E, Ranghetti A, Cereda V, Moroni F, et al. Divergent  
300 Thinking in Parkinsonism: A Case–Control Study. *Front Neurol* 2017; 8:534.
- 301 17. Bendetowicz D, Urbanski M, Garcin B, Foulon C, Levy R, Bréchemier M-L, Rosso C,  
302 Thiebaut de Schotten M, Volle E. Two critical brain networks for generation and  
303 combination of remote associations. *Brain*. 2018;141(1):217–33.
- 304 18. Rigon A, Reber J, Patel NN, Duff MC. Convergent thinking and traumatic brain injury:  
305 an investigation of performance on the remote associate test. *Brain Inj*. 2018 Jul  
306 29;32(9):1110–4.
- 307 19. Edl S, Benedek M, Papousek I, Weiss EM, Fink A. Creativity and the Stroop  
308 interference effect. *Personal Individ Differ*. 2014 Oct;69:38–42.
- 309 20. Beaty RE, Christensen AP, Benedek M, Silvia PJ, Schacter DL. Creative constraints:  
310 Brain activity and network dynamics underlying semantic interference during idea  
311 production. *NeuroImage*. 2017 Mar;148:189–96.
- 312 21. Camarda A, Borst G, Agogué M, Habib M, Weil B, Houdé O, et al. Do we need  
313 inhibitory control to be creative? Evidence from a dual-task paradigm. *Psychol Aesthet  
314 Creat Arts*. 2018 Aug;12(3):351–8.

- 315 22. Benedek M, Jauk E, Fink A, Koschutnig K, Reishofer G, Ebner F, et al. To create or to  
316 recall? Neural mechanisms underlying the generation of creative new ideas.  
317 *NeuroImage*. 2014 Mar;88:125–33.
- 318 23. Madore KP, Thakral PP, Beaty RE, Addis DR, Schacter DL. Neural Mechanisms of  
319 Episodic Retrieval Support Divergent Creative Thinking. *Cereb Cortex*. 2017 Nov 17;1–  
320 17.
- 321 24. Benedek M. The Neuroscience of Creative Idea Generation. In: Kapoula Z, Volle E,  
322 Renoult J, Andreatta M, editors. *Exploring Transdisciplinarity in Art and Sciences*  
323 Springer International Publishing; 2018. p. 31–48.
- 324 25. Vartanian O, Jobidon M-E, Bouak F, Nakashima A, Smith I, Lam Q, et al. Working  
325 memory training is associated with lower prefrontal cortex activation in a divergent  
326 thinking task. *Neuroscience*. 2013 Apr;236:186–94.
- 327 26. Lee CS, Therriault DJ. The cognitive underpinnings of creative thought: A latent variable  
328 analysis exploring the roles of intelligence and working memory in three creative  
329 thinking processes. *Intelligence*. 2013 Sep;41(5):306–20.
- 330 27. Gonen-Yaacovi G, de Souza LC, Levy R, Urbanski M, Josse G, Volle E. Rostral and  
331 caudal prefrontal contribution to creativity: a meta-analysis of functional imaging data.  
332 *Front Hum Neurosci*. 2013;7:465.
- 333 28. Boccia M, Piccardi L, Palermo L, Nori R, Palmiero M. Where do bright ideas occur in  
334 our brain? Meta-analytic evidence from neuroimaging studies of domain-specific  
335 creativity. *Front Psychol [Internet]*. 2015; 6:1195.
- 336 29. Wu X, Yang W, Tong D, Sun J, Chen Q, Wei D, et al. A meta-analysis of neuroimaging  
337 studies on divergent thinking using activation likelihood estimation. *Hum Brain Mapp*.  
338 2015 Jul;36(7):2703–18.
- 339 30. Beaty RE, Benedek M, Silvia PJ, Schacter DL. Creative Cognition and Brain Network  
340 Dynamics. *Trends Cogn Sci*. 2016 Feb;20(2):87–95.
- 341 31. Beaty RE, Kenett YN, Christensen AP, Rosenberg MD, Benedek M, Chen Q, et al.  
342 Robust prediction of individual creative ability from brain functional connectivity. *Proc*  
343 *Natl Acad Sci*. 2018 Jan 30;115(5):1087–92.
- 344 32. Mednick SA. The associative basis of the creative process. *Psychol Rev*. 1962  
345 May;69:220–32.
- 346 33. Groborz M, Necka E. Creativity and Cognitive Control: Explorations of Generation and  
347 Evaluation Skills. *Creat Res J*. 2003 Jul;15(2–3):183–97.
- 348 34. Kenett YN, Anaki D, Faust M. Investigating the structure of semantic networks in low  
349 and high creative persons. *Front Hum Neurosci* 2014 ; 8:407.
- 350 35. Rossmann E, Fink A. Do creative people use shorter associative pathways? *Personal*  
351 *Individ Differ*. 2010 Dec;49(8):891–5.
- 352 36. Benedek M, Kenett YN, Umdasch C. How semantic memory structure and intelligence  
353 contribute to creative thought: a network science approach. *Think Reason*.  
354 2017;23(2):158–83.

- 355 37. Kenett YN, Levy O, Kenett DY, Stanley HE, Faust M, Havlin S. Flexibility of thought in  
356 high creative individuals represented by percolation analysis. *Proc Natl Acad Sci*. 2018  
357 Jan 30;115(5):867–72.
- 358 38. Kenett YN. Investigating Creativity from a Semantic Network Perspective. In: Kapoula Z,  
359 Volle E, Renoult J, Andreatta M, editors. *Exploring Transdisciplinarity in Art and*  
360 *Sciences* Springer International Publishing; 2018. p. 49–75.
- 361 39. Marron TR, Lerner Y, Berant E, Kinreich S, Shapira-Lichter I, Hendler T, et al. Chain  
362 free association, creativity, and the default mode network. *Neuropsychologia* . 2018;  
363 118(Pt A):40-58.
- 364 40. Andrews-Hanna JR, Reidler JS, Huang C, Buckner RL. Evidence for the Default  
365 Network's Role in Spontaneous Cognition. *J Neurophysiol*. 2010 Jul;104(1):322–35.
- 366 41. Fox KCR, Spreng RN, Ellamil M, Andrews-Hanna JR, Christoff K. The wandering brain:  
367 Meta-analysis of functional neuroimaging studies of mind-wandering and related  
368 spontaneous thought processes. *NeuroImage*. 2015 May;111:611–21.
- 369 42. Christoff K, Irving ZC, Fox KCR, Spreng RN, Andrews-Hanna JR. Mind-wandering as  
370 spontaneous thought: a dynamic framework. *Nat Rev Neurosci*. 2016 Sep 22;17:718.
- 371 43. Bar M, Aminoff E, Mason M, Fenske M. The units of thought. *Hippocampus*.  
372 2007;17(6):420–8.
- 373 44. Takeuchi H, Taki Y, Hashizume H, Sassa Y, Nagase T, Nouchi R, et al. The Association  
374 between Resting Functional Connectivity and Creativity. *Cereb Cortex*. 2012 Dec  
375 1;22(12):2921–9.
- 376 45. Jung RE. The structure of creative cognition in the human brain. *Front Hum Neurosci*  
377 2013; 7:333.
- 378 46. Fink A, Koschutnig K, Hutterer L, Steiner E, Benedek M, Weber B, et al. Gray matter  
379 density in relation to different facets of verbal creativity. *Brain Struct Funct*. 2014  
380 Jul;219(4):1263–9.
- 381 47. Kühn S, Ritter SM, Müller BCN, van Baaren RB, Brass M, Dijksterhuis A. The  
382 Importance of the Default Mode Network in Creativity-A Structural MRI Study. *J Creat*  
383 *Behav*. 2014 Jun;48(2):152–63.
- 384 48. Chen Q-L, Xu T, Yang W-J, Li Y-D, Sun J-Z, Wang K-C, et al. Individual differences in  
385 verbal creative thinking are reflected in the precuneus. *Neuropsychologia*. 2015  
386 Aug;75:441–9.
- 387 49. Jauk E, Neubauer AC, Dunst B, Fink A, Benedek M. Gray matter correlates of creative  
388 potential: A latent variable voxel-based morphometry study. *NeuroImage*. 2015  
389 May;111:312–20.
- 390 50. Jung RE, Wertz CJ, Meadows CA, Ryman SG, Vakhtin AA, Flores RA. Quantity yields  
391 quality when it comes to creativity: a brain and behavioral test of the equal-odds rule.  
392 *Front Psychol*. 2015; 6:864.
- 393 51. Wirth M, Jann K, Dierks T, Federspiel A, Wiest R, Horn H. Semantic memory  
394 involvement in the default mode network: A functional neuroimaging study using  
395 independent component analysis. *NeuroImage*. 2011 Feb;54(4):3057–66.

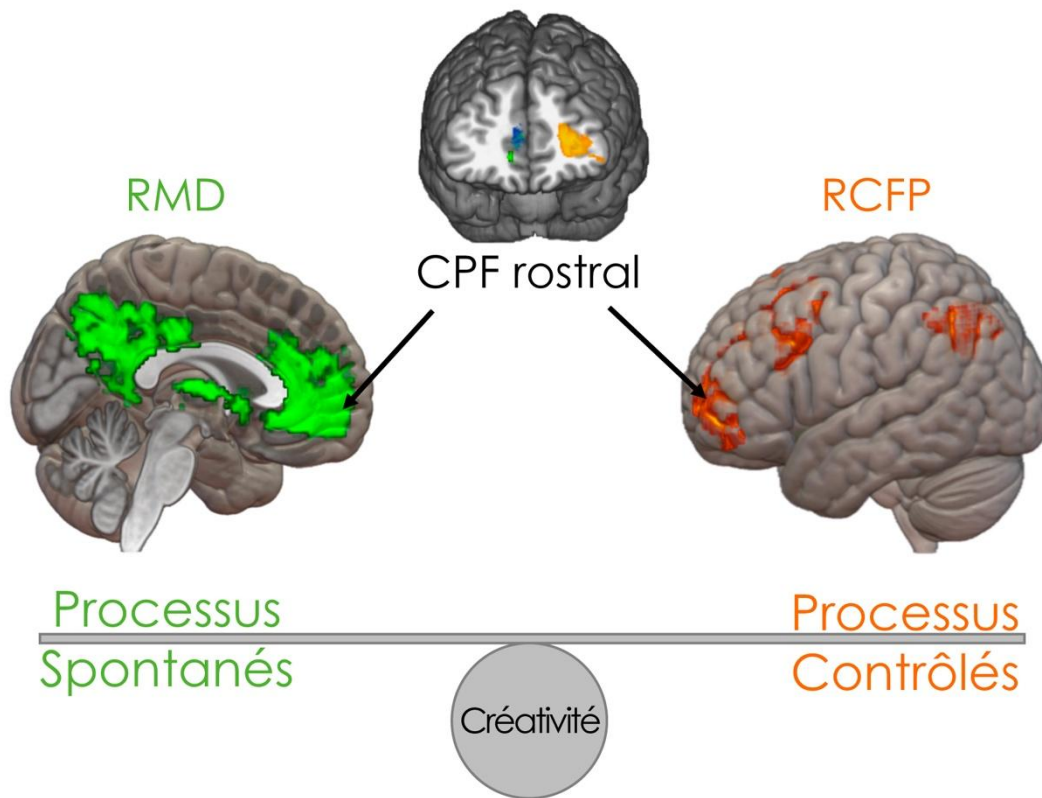
- 396 52. Humphreys GF, Hoffman P, Visser M, Binney RJ, Lambon Ralph MA. Establishing task-  
397 and modality-dependent dissociations between the semantic and default mode  
398 networks. *Proc Natl Acad Sci*. 2015 Jun 23;112(25):7857–62.
- 399 53. Ellamil M, Dobson C, Beeman M, Christoff K. Evaluative and generative modes of  
400 thought during the creative process. *NeuroImage*. 2012 Jan;59(2):1783–94.
- 401 54. Zabelina DL, Andrews-Hanna JR. Dynamic network interactions supporting internally-  
402 oriented cognition. *Curr Opin Neurobiol*. 2016 Oct;40:86–93.
- 403 55. Takeuchi H, Taki Y, Nouchi R, Yokoyama R, Kotozaki Y, Nakagawa S, et al. Regional  
404 homogeneity, resting-state functional connectivity and amplitude of low frequency  
405 fluctuation associated with creativity measured by divergent thinking in a sex-specific  
406 manner. *NeuroImage*. 2017 May;152:258–69.
- 407 56. Bendetowicz D, Urbanski M, Aichelburg C, Levy R, Volle E. Brain morphometry predicts  
408 individual creative potential and the ability to combine remote ideas. *Cortex* 2017;  
409 86:216-229.
- 410 57. Burgess P, Alderman N, Volle E, Benoit R, Gilbert S. Mesulam’s frontal lobe mystery re-  
411 examined. *Restor Neurol Neurosci*. 2009;27(5):493–506.
- 412 58. Green AE, Kraemer DJM, Fugelsang JA, Gray JR, Dunbar KN. Neural correlates of  
413 creativity in analogical reasoning. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn*. 2012;38(2):264–72.
- 414 59. Jones LL, Estes Z. Convergent and divergent thinking in verbal analogy. *Think Reason*.  
415 2015 Oct 2;21(4):473–500.
- 416 60. Hyafil A, Koechlin E. A neurocomputational model of human frontopolar cortex function.  
417 *Plos Biol*. 15(6):e2001958
- 418 61. Urbanski M, Bréchemier M-L, Garcin B, Bendetowicz D, Thiebaut de Schotten M,  
419 Foulon C, Rosso C, Clarencon F, Dupont S, Pradat-Diehl P, Labeyrie MA, Levy R, Volle  
420 E. Reasoning by analogy requires the left frontal pole: lesion-deficit mapping and  
421 clinical implications. *Brain*. 2016; 139(Pt 6):1783-99.
- 422 62. de Souza LC, Guimarães HC, Teixeira AL, Caramelli P, Levy R, Dubois B, Volle E.  
423 Frontal lobe neurology and the creative mind. *Front Psychol* 2014; 5:761.
- 424 63. Volle E, De Souza LC. Neurologie et créativité. In: *Esthétique et complexité – II -*  
425 *Neurosciences, évolution, épistémologie, philosophie*. CNRS editions. 2015. p. 373–  
426 403.
- 427 64. Chrysikou EG, Hamilton RH, Coslett HB, Datta A, Bikson M, Thompson-Schill SL.  
428 Noninvasive transcranial direct current stimulation over the left prefrontal cortex  
429 facilitates cognitive flexibility in tool use. *Cogn Neurosci*. 2013 Jun;4(2):81–9.
- 430 65. Luft CDB, Zioga I, Banissy MJ, Bhattacharya J. Relaxing learned constraints through  
431 cathodal tDCS on the left dorsolateral prefrontal cortex. *Sci Rep*. 2017 Jun 7;7(1):2916.
- 432 66. Kleinmintz OM, Abecasis D, Tauber A, Geva A, Chistyakov AV, Kreinin I, et al.  
433 Participation of the left inferior frontal gyrus in human originality. *Brain Struct Funct*.  
434 2018 Jan;223(1):329–41.

- 435 67. Metuki N, Sela T, Lavidor M. Enhancing cognitive control components of insight  
436 problems solving by anodal tDCS of the left dorsolateral prefrontal cortex. *Brain*  
437 *Stimulat.* 2012 Apr;5(2):110–5.
- 438 68. Colombo B, Bartesaghi N, Simonelli L, Antonietti A. The combined effects of  
439 neurostimulation and priming on creative thinking. A preliminary tDCS study on  
440 dorsolateral prefrontal cortex. *Front Hum Neurosci.* 2015; 9:403.
- 441 69. Weinberger AB, Green AE, Chryssikou EG. Using Transcranial Direct Current  
442 Stimulation to Enhance Creative Cognition: Interactions between Task, Polarity, and  
443 Stimulation Site. *Front Hum Neurosci.* 2017; 11:246.
- 444 70. Lucchiari C, Sala PM, Vanutelli ME. Promoting Creativity Through Transcranial Direct  
445 Current Stimulation (tDCS). A Critical Review. *Front Behav Neurosci.* 2018;12:167.
- 446 71. Maysless N, Shamay-Tsoory SG. Enhancing verbal creativity: Modulating creativity by  
447 altering the balance between right and left inferior frontal gyrus with tDCS.  
448 *Neuroscience.* 2015 Apr;291:167–76.
- 449 72. Ivancovsky T, Kurman J, Morio H, Shamay-Tsoory S. Transcranial direct current  
450 stimulation (tDCS) targeting the left inferior frontal gyrus: Effects on creativity across  
451 cultures. *Soc Neurosci.* 2018 Apr 16;1–9.
- 452 73. Cerruti C, Schlaug G. Anodal Transcranial Direct Current Stimulation of the Prefrontal  
453 Cortex Enhances Complex Verbal Associative Thought. *J Cogn Neurosci.* 2009  
454 Oct;21(10):1980–7.
- 455 74. Zmigrod S, Colzato LS, Hommel B. Stimulating Creativity: Modulation of Convergent  
456 and Divergent Thinking by Transcranial Direct Current Stimulation (tDCS). *Creat Res J.*  
457 2015 Oct 2;27(4):353–60.
- 458 75. Foulon C, Cerliani L, Kinkingnéhun S, Levy R, Rosso C, Urbanski M, Volle E, Thiebaut  
459 de Schotten M. Advanced lesion symptom mapping analyses and implementation as  
460 BCBtoolkit. *GigaScience.* 2018; 7(3):1-17.
- 461 76. Siegel JS, Ramsey LE, Snyder AZ, Metcalf NV, Chacko RV, Weinberger K, et al.  
462 Disruptions of network connectivity predict impairment in multiple behavioral domains  
463 after stroke. *Proc Natl Acad Sci.* 2016 Jul 26;113(30):E4367–76.

464

465





467

468

469