



HAL
open science

Le rappel en mémoire épisodique : la contribution du précuneus dans la reconstruction de l'expérience subjective et spatio-temporelle écologique des événements du passé

Samy-Adrien Foudil

► To cite this version:

Samy-Adrien Foudil. Le rappel en mémoire épisodique : la contribution du précuneus dans la reconstruction de l'expérience subjective et spatio-temporelle écologique des événements du passé. Neurosciences [q-bio.NC]. Université de Lyon, 2020. Français. NNT : 2020LYSE1056 . tel-03224234

HAL Id: tel-03224234

<https://theses.hal.science/tel-03224234>

Submitted on 11 May 2021

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

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



N° d'ordre NNT :

2020LYSE1056

THÈSE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

Opérée au sein de
L'Université Claude-Bernard Lyon 1

École Doctorale N° 476
Neurosciences & Cognition

Spécialité de doctorat :
Discipline : Neurosciences

Soutenue publiquement le 12/03/2020, par :
Samy-Adrien FODIL

Le rappel en mémoire épisodique : La contribution du précuneus dans la reconstruction de l'expérience subjective et spatio-temporelle écologique des événements du passé

Devant le jury composé de :

Prof. MACALUSO Emiliano

PU, Université de Lyon

Directeur

Prof. BERNA Fabrice

PUPH, Université de Strasbourg

Rapporteur

Dr. SOUCHAY Céline

DR, Université de Grenoble

Rapporteur

Prof. PIOLINO Pascale

PU, Université de Paris

Examinatrice

Dr. RAVEL Nadine

DR, Université de Lyon

Examinatrice

Prof. ROSSETTI Yves

PUPH, Université de Lyon

Examineur

Université Claude Bernard – LYON 1

Administrateur provisoire de l'Université	M. Frédéric FLEURY
Président du Conseil Académique	M. Hamda BEN HADID
Vice-Président du Conseil d'Administration	M. Didier REVEL
Vice-Président du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire	M. Philippe CHEVALLIER
Vice-Président de la Commission de Recherche	M. Jean-François MORNEX
Directeur Général des Services	M. Pierre ROLLAND

COMPOSANTES SANTE

Département de Formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine	Directrice : Mme Anne-Marie SCHOJT
Faculté d'Odontologie	Doyenne : Mme Dominique SEUX
Faculté de Médecine et Maïeutique Lyon Sud - Charles Mérieux	Doyenne : Mme Carole BURILLON
Faculté de Médecine Lyon-Est	Doyen : M. Gilles RODE
Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation (ISTR)	Directeur : M. Xavier PERROT
Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques (ISBP)	Directrice : Mme Christine VINCIGUERRA

COMPOSANTES & DEPARTEMENTS DE SCIENCES & TECHNOLOGIE

Département Génie Electrique et des Procédés (GEP)	Directrice : Mme Rosaria FERRIGNO
Département Informatique	Directeur : M. Behzad SHARIAT
Département Mécanique	Directeur M. Marc BUFFAT
Ecole Supérieure de Chimie, Physique, Electronique (CPE Lyon)	Directeur : Gérard PIGNAULT
Institut de Science Financière et d'Assurances (ISFA)	Directeur : M. Nicolas LEBOISNE
Institut National du Professorat et de l'Education	Administrateur Provisoire : M. Pierre CHAREYRON
Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1	Directeur : M. Christophe VITON
Observatoire de Lyon	Directrice : Mme Isabelle DANIEL
Polytechnique Lyon	Directeur : Emmanuel PERRIN
UFR Biosciences	Administratrice provisoire : Mme Kathrin GIESELER
UFR des Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives (STAPS)	Directeur : M. Yannick VANPOULLE
UFR Faculté des Sciences	Directeur : M. Bruno ANDRIOLETTI

Résumé

Chez l'homme, la mémoire épisodique est l'aptitude cognitive qui lui permet de récupérer une expérience passée vécue, ou épisode, selon un état de conscience spécifique. La particularité de ce système de mémoire est la construction de liens entre les dimensions contextuelles constitutifs de l'épisode mnésique : l'événement « Quoi ? », le moment « Quand ? », et l'endroit « Où ? ». Les études classiques de la mémoire épisodique indiquent que ces dimensions sont traitées et intégrées dans les structures corticales comprenant principalement le lobe temporal médian et le cortex préfrontal. Des études récentes de la mémoire en IRMf faisant usage de matériaux expérimentaux plus naturels et écologiques ont ouvert la perspective de réseaux corticaux sous-jacents de la mémoire épisodique s'étendant au-delà de ces structures. En effet, ces études suggèrent l'idée que le lobe pariétal joue un rôle important dans la constitution d'un épisode mnésique au contexte enrichi. Cependant les mécanismes et structures relatifs aux traitements des caractéristiques contextuelles d'un événement restent débattus, et les interactions induites entre les différentes dimensions contextuelles d'un épisode mnésique, lors de son rappel, sont mal comprises. Cette thèse présente trois objectifs principaux : 1) développer de nouveaux protocoles expérimentaux pour étudier la mémoire des épisodes mnésiques encodés dans des situations comprenant un contexte riche et écologique ; 2) évaluer l'influence du contexte temporel et spatial sur la performance de rappel des épisodes encodés dans ces situations hautement écologiques ; et 3) élucider les structures corticales sous-jacentes aux traitements de ces dimensions contextuelles. Avec ces objectifs en vue, j'ai développé des protocoles d'études faisant usage de films, de réalité virtuelle et d'une application mobile géolocalisée lors de la phase d'encodage. J'ai étudié les performances de rappel comportementale, et sous IRMf, par le moyen de deux tâches : une tâche hybride Rappel/Familier et de Mémoire source ; et une tâche de jugement de l'ordre temporel. Mes résultats comportementaux de la première tâche démontrent que le rappel correct et confiant de l'endroit « Où ? » et du moment « Quand ? » prédit la probabilité du choix rappel, et non familier, du « Quoi ? » ; et cela, dans l'ensemble des modalités d'encodage. L'étude IRMf a mis en évidence une activité accrue du précuneus concomitante. Dans la tâche de jugement de l'ordre temporel j'ai observé une modulation des temps de réaction et de l'activité du précuneus en fonction de la distance temporelle entre les épisodes pendant la phase l'encodage. Plus important, à travers les études, j'ai constaté que ces effets comportementaux et d'imagerie sont modulés en fonction d'autres facteurs contextuels associés aux épisodes écologiques (p. ex. facteurs spatiaux, contenu sémantique, modalité d'encodage), ce qui démontre que l'information épisodique traitée par le précuneus dépasse les dimensions classiques « quoi, où, quand ». Ces résultats mettent en avant l'implication du lobe pariétal médian pour le rappel des épisodes mnésiques écologiques et suggérant son implication dans le rappel conscient et subjectif d'un épisode. J'interprète ces résultats à la lumière des théories reconstructives de la mémoire épisodique et je propose que le précuneus soit impliqué dans l'intégration multidimensionnelle des épisodes mnésiques enrichis selon une perspective subjective/personnelle accrue. Plus généralement, mes études mettent en valeur l'importance d'étudier la cognition humaine dans son milieu écologique, en démontrant ici le rôle crucial du précuneus, qui est une structure éloignée du réseau classique temporo-frontal de la mémoire épisodique.

Abstract

In humans, episodic memory is the cognitive ability that allows them to recover a past experience, or episode, according to a specific state of consciousness. The particularity of this memory system is the construction of links between the contextual dimensions constituting the memory episode: the "What?" event, the "When?" moment, and the "Where?" place. Conventional studies of episodic memory indicate that these dimensions are processed and integrated into cortical structures mainly comprising the median temporal lobe and the prefrontal cortex. Recent studies of fMRI memory using more natural and ecological experimental materials have opened the perspective of underlying cortical networks of episodic memory extending beyond these regions. Indeed, these studies suggest that the parietal lobe plays an important role in the constitution of a memory episode with an enriched context. However, the mechanisms and structures relating to the processing of the contextual features of an event remain debated, and the interactions induced between the different contextual dimensions of a memory episode, when it is recalled, are poorly understood. This thesis presents 3 main objectives: 1) to develop new experimental protocols to study the memory of encoded episodes in situations involving naturalistic and rich contexts; 2) to assess the influence of the temporal and spatial context on the recall performance of encoded episodes in these highly naturalistic situations; and 3) to elucidate the cortical structures underlying the treatment of these contextual dimensions. With these objectives in mind, I developed new protocols using films, virtual reality and a geolocated mobile application during the encoding phase. I studied the behavioral performance of recall, and related functional brain activity using fMRI, by means of 2 tasks: a hybrid Recall/Family and Source Memory task; and a temporal order judgment task. My behavioral results from the first task show that the correct and confident recall of the "Where?" place and the "When?" time predicts the probability of successful recall of the "What?" over and above any familiarity rating; and this, in all encoding modalities. The fMRI results showed increased activity in the Precuneus. In the task of judging the temporal order I observed a modulation of the retrieval reaction times, and activity of the Precuneus, as a function of the temporal distance between the episodes during the encoding phase. More importantly, through the studies, I have found that these behavioural and imaging effects are modulated according to other contextual factors associated with ecological episodes (e. g. spatial factors, semantic content, encoding modality), demonstrating that the episodic information processed by the Precuneus exceeds the traditional "what, where, when" dimensions. These results highlight the involvement of the medial parietal lobe in the recall of ecological memory episodes and suggest its involvement in the conscious and subjective memory recall. I interpret these results in the light of reconstructive theories of episodic memory and propose that the Precuneus is involved in the multidimensional integration of enriched memory episodes from an enhanced subjective/personal perspective. More generally, my studies support the importance of studying human cognition in naturalistic environments, by demonstrating here the crucial role of the Precuneus, which is a structure remote from the classic temporo-frontal network of episodic memory.

Remerciements

Au commencement était le Professeur Emiliano MACALUSO, mon directeur de thèse, qui m'a accordé l'occasion d'être témoin de miracles qui justifient ma totale admiration à son égard. Un livre entier ne suffirait pas à exprimer l'étendue de ma reconnaissance, cependant voici quelques exemples sur lesquels je tiens absolument à exprimer ma gratitude. D'abord je te remercie de m'avoir accepté comme disciple doctorant, de m'avoir enseigné les arcanes de l'imagerie fonctionnelle cérébrale, des neurosciences cognitives et de la rigueur scientifique avec une patience et une sérénité dont je ne soupçonnais pas qu'elles puissent me porter si loin, au bout de moi-même. Je suis en effet tantôt revêché à la logique scientifique, tantôt physiquement mal en point et tantôt incapable d'expliquer clairement des idées simples. Tu as malgré cela accepté les choses comme elles sont et m'as, envers et contre tout, soutenu au mieux de ce qu'il était possible de faire. Je te remercie d'avoir été une source d'inspiration au niveau technique : tes intuitions et la compréhension fine des subtilités de la recherche ou encore la précision et l'élégance de tes scripts MatLab forment ensemble autant de phares qui m'orientent vers l'excellence. Je n'oublie pas l'aspect humain du projet : l'humilité, la bienveillance, le courage et l'énorme persévérance que tu déploies m'exhortent à devenir tout simplement meilleur en toute chose. Enfin, je te remercie de m'avoir permis de participer modestement à l'élaboration des connaissances de cette discipline. Je remercie le Pr. Kwok pour m'avoir fourni les données et m'avoir aidé à publier mon premier article. Je tiens à remercier les personnes qui m'ont orienté par leur soutien ou leur enseignement jusqu'à entreprendre le projet de thèse : Emanuelle Reynaud de l'EMC ; Mélanie Canault, le Pr. Hung Thai-Van lors de mon passage au DDL ; Nathalie Guin et Marie Lefevre du LIRIS et enfin Éric Sanchez, je te remercie beaucoup pour m'avoir montré que c'était possible. Je remercie l'ensemble de mon laboratoire du Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon qui fournit un cadre idéal pour la recherche. Je remercie particulièrement l'équipe ImpAct pour son soutien de ma première intervention jusqu'à la dernière. J'ai une pensée émue pour mes camarades doctorants avec lesquels j'ai commencé : Amélie Reynaud, la première d'entre nous ; Alexis Cheviet avec qui on ne finira jamais de rigoler ; François Quesque dont je partage l'amour de la bière et de la musique ; Eric Koun dont le professionnalisme est aussi grand que son cœur ; Lisa qui est aussi brillante qu'agréable ; Simon Thibault a qui j'octroie toujours le titre : « da best man in da hood » ; Bertrand Beffara mon compère, qui fera un formidable chercheur ; Volodymyr Bogdanov dont les compétences techniques sont légendaires ; Elvio Blini dont l'attitude positive est si agréable ; Silvia Macchione qui m'a tout raconté ; Leslie Tricoche qui est assez intelligente pour reconnaître la qualité du best man in da hood ; Audrey Vialatte qui prend soin des enfants ; Judith Nicolas dont les questions pertinentes me manquent déjà ; Clément qui mange plus que moi et qui pourfend des gens avec des épées ; Alessandro qui est encore en train de courir la bonne fortune ; bref... merci à vous tous ! Je tiens évidemment à remercier mes amis qui m'ont supporté durant toutes mes transformations et mes altérations mentales ; Gary, Jérémy, Masao et Marie, vous avez été bons, patients et si agréables avec moi, sachez que je m'en veux encore d'avoir manqué de déclencher par deux fois un incendie dans l'immeuble ou de disparaître trop souvent dans ma caverne. Je remercie et dédie cette thèse à ma famille, mes parents, mon frère, mes sœurs et à Pierre, pour avoir été les piliers sur lesquels repose toute ma cognition, d'avoir été l'inspiration, le soutien, la force et la raison pour laquelle j'entreprends tout ce que je fais. Enfin, je tiens à remercier chaleureusement le jury de thèse d'avoir accepté d'examiner mes travaux : la présence de chaque membre, par l'attention généreusement prodiguée, est un réconfortant encouragement à persévérer dans l'effort.

Table des abréviations

AnG	Gyrus Angulaire (Gyrus angulaire)
ANOVA	Analysis of Variance (Analyse de variance)
API	Application Programming Interface
AT	Anterior Temporal (System)
BIC	Binding in Context (Liaison en contexte)
BOLD	Blood Oxygen Level Dependent (Dépendant du niveau d'oxygène sanguin)
CCP	Cortex Cingulaire Postérieur
DIFF	Différent
DMN	Default Mode Network (Réseau en mode défaut)
DRM	Deese-Roediger-McDermott
EC	Cortex entorhinal
EVSD	Equal-Variance Signal Detection (Modèle de détection de signal de variance égale)
GAPS	General Abstract Processing System ((Tulving)
GLM	Generalized Linear Model ou MLG (Modèle linéaire généralisé)
IFG	Inferior Frontal Gyrus (gyrus frontal inférieur)
IRMf	Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle.
LAB	Laboratoire
LEA	(Cortex) entorhinal latéral
LTM	Lobes temporaux médians
ME	Mémoire épisodique
MEA	(Cortex) entorhinal médian
mPFC	Medial prefrontal cortex
MTL	Medial temporal lobe
OFC	Cortex Orbitofrontal
PCC	Posterior Cingulate Cortex (Cortex cingulaire postérieur=
PHC	Cortex parahippocampique
PM	Posterior Medial (System)
PNJ	Personnage non joueur
PRC	Cortex périrhinal
pSTS	Posterior superior temporal sulcus (Sillon temporal supérieur droit)
RDM	Representation Dissimilarity Matrix (Matrice de dissimilarité)
RSA	Représentation Similarity Analysis
RSC	Cortex Restrospelian (Cortex rétrospérial)
RT	Reaction Time (Temps de réaction)
RV	Réalité Virtuelle
RV	Réalité virtuelle
SIM	Similaire
SLIMM	Schema-Linked Interactions between Medial prefrontal and Medial temporal Regions
SMS	Self-Memory-System
SPI	Sérial, parallèle et indépendant (Tulving)
ST	Similarité temporelle
TD	Distance temporelle (ou Delta)
TEMPau	Test Episodique de Mémoire du Passé Autobiographique
TPV	Cortex Temporopolar (temporopolaire) Ventral
TR	Temps de réaction
UVSD	Unequal-Variance Signal Detection (Modèle de détection de signal de variance égale)
UVSD	Unequal-Variance Signal Detection (Modèle de détection de signal de variance inégale)
vmPFC	Cortex Préfrontal Ventromedian
VQ	Vie quotidienne

CRNL	Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon
CNIL	Commission Nationale de l'Informatique et des Libertés
CPP	Comité de protection des personnes

Table des matières

Résumé.....	1
Abstract.....	3
Remerciements.....	4
Table des abréviations.....	4
Table des matières.....	6
Partie I : Introduction.....	10
I.A. Introduction générale.....	10
I.A1. Cadre historique.....	10
I.A2. Les systèmes de mémoire.....	13
I.B. La mémoire épisodique.....	19
I.B1. Organisation.....	20
I.B2. Les dimensions contextuelles.....	33
I.B3. Les modèles théoriques.....	39
I.C. Paradigmes.....	49
I.C1. La mémoire source.....	51
I.C2. Le Rememeber / Know.....	51
I.C3. Le rappel associé / indicé.....	54
I.C4. Le jugement de l'ordre temporel.....	55
I.D. Les substrats neuronaux.....	56
I.D1. Le Lobe Temporal Median.....	57
I.D2. Cortex préfrontal.....	62
I.D3. Cortex pariétal.....	64

I.E. Modélisation anatomo-fonctionnelle.....	69
I.E1. BIC & BBB.....	69
I.E2. SLIMM.....	72
I.E3. Modèle AT/PM.....	75
I.F. Approche écologique.....	77
I.F1. Quoi, Quand, Où ?.....	78
I.F2. La situation temporelle.....	84
Partie II : Objectifs et hypothèses.....	90
II.A. Hypothèses Axe A.....	91
II.B. Hypothèses Axe B.....	91
Partie III. Phase d'Encodage.....	94
III.A Encodage Laboratoire (LAB).....	95
III.B. Encodage vidéo (VI).....	97
III.C. Encodage Réalité Virtuelle (RV).....	98
III.D. Encodage Vie Quotidienne (VQ).....	102
III.D1. Système BREAL.....	103
III.D2. Déroulement.....	110
Partie IV. Phase de Rappel.....	111
IV.A. Quoi-Quand-Où (Axe A).....	111
IV.A1 Rappel d'un événement et de son contexte spatio-temporel en fonction du degré écologique durant l'encodage.....	112
IV.A2 Contribution du précuneus dans le rappel de l'événement (Quoi) et de la source (Où et Quand) d'un épisode mnésique selon un encodage écologique.....	126
IV.A3. Conclusions Axe A.....	134
IV.B. Ordre temporelle (Axe B).....	135

IV.B1. Codage de la distance temporelle dépendant du contexte entre les épisodes mnésiques cinématographiques dans le précuneus.....	137
IV.B2. Effet du contexte sur le rappel de la distance temporelle dans des modalités d'encodage écologique.....	151
IV.B3. Codage neurale de l'effet de la distance temporelle sur des épisodes mnésiques en RV.....	162
IV.B4 : Conclusions Axe B.....	169
Partie V : Discussion générale.....	171
V.A. Le rappel multidimensionnel d'un événement épisodique.....	173
V.A1. Réponses comportementales R/K et mémoire-source.....	173
V.A2. Les corrélats neuronaux du rappel des dimension d'un événement épisodique..	176
V.B. La dimension temporelle et l'influence du contexte.....	178
V.B1. Impact de l'information de haut niveau pendant le rappel de l'ordre temporel..	179
V.B2. Le contexte d'encodage module le rappel de l'ordre temporel des événements épisodiques.....	180
V.C. Le processus de rappel dans le précuneus.....	181
V.C1. Le précuneus restructeur.....	182
V.C2. La simulation mentale.....	184
V.C3. Chronologie et chronesthésie.....	185
V.C4. L'émergence de l'état autoonétique : la résultante de l'aboutissement des processus.....	187
V.D. Un modèle combinant des interactions de bas et haut niveau pendant le rappel épisodique.....	189
V.D1. Organisation des événements épisodiques.....	189
V.D2. Les liens « quoi-où-quand » lors du rappel des événements épisodiques.....	192
V.D3. Impact des connaissances de haut niveau et mécanismes restructifs du rappel	193

Partie VI : Conclusion.....	198
Table des figures.....	200
Références.....	202

Partie I : Introduction

I.A. Introduction générale

I.A1. Cadre historique

L'étude de la complexité de l'esprit humain suscite un attrait et un intérêt sans cesse renouvelés depuis l'antiquité. Chez les philosophes notamment, parmi lesquels Aristote proposait déjà les prémices d'un établi de fabrique conceptuel et de délimitation fonctionnelle de la mémoire humaine. Dans son ouvrage « De Memoria et Reminiscentia », il attribue à la mémoire un rôle essentiel dans l'émergence de la raison telle que produite par l'être humain. Il considère la mémoire comme un processus d'appréhension et de recollection de traces mnésiques au contenu sémantique structuré et organisé dans le temps. La trace représentant une copie de l'expérience, une image mentale imparfaite, d'un ensemble d'affects reliés les uns aux autres. Ces conceptions sont déterminantes dans la mesure où elles introduisent l'idée que la mémoire est organisée et structurée sur une échelle de temps. Que des assemblages d'affects génèrent des traces mnésiques qui sont par la suite accessibles (voir Cantin, 1955). La fin du XIXe siècle représente le premier âge d'or de la mémoire avec les travaux de philosophes comme Bergson (2013), qui distinguent et confrontent les formes de mémoires et leurs fonctions. À quoi s'associe le développement de la psychologie expérimentale de Wundt (voir Rieber, 2013) qui observe la concomitance des phénomènes mentaux et du système nerveux. Ce même siècle verra aussi le développement de la neuropsychologie de Théodule Ribot (1891) qui étudia les amnésies en particulier et fournit des données empiriques pionnières dans la compréhension de la mémoire.

Puis les travaux éminents d'Ebbinghaus (1850-1909) fondent les bases de la psychologie expérimentale de la mémoire ; il élaborait une méthode d'étude à sujet unique qui sera en l'occurrence lui-même. Par la vision conceptuellement large qu'il propose de la mémoire, ne se limitant pas au rappel du souvenir conscient, et de la naissance récente du concept *de subconscient* de son époque, il introduisit la distinction fondamentale de mémoire implicite. La rétention de l'information perdure inconsciemment et l'intégrité de l'information évolue dans le temps. Sa monographie « *On memory* » contient dix-neuf études réalisées en l'espace de deux ans dont les matériaux expérimentaux sont essentiellement verbaux : des

syllabes, des listes de mots et de pseudo mots. La méthode consistant à mémoriser une liste de syllabes en effectuant des répétitions jusqu'à être capable de se rappeler la liste sans erreurs au moins une fois. Il aura appris 84600 syllabes de 6600 listes en 830 heures. Les travaux d'Ebbinghaus posent les bases heuristiques classiques de la mémoire, à savoir les concepts d'encodage, de stockage et de récupération. Il s'agit des phases successives par lesquelles l'information est perçue et intégrée en mémoire, maintenue puis rappelée le cas échéant, dans des situations spécifiquement liées au déploiement de l'intelligence (voir Hoffman & Bamberg, 2006; Hoffman & Deffenbacher, 1992; Nicolas, 1992).

Parmi les processus les plus importants pour étudier la mémoire, on se concentre ici sur les deux principaux que sont la *phase d'encodage* et la *phase de récupération* ou de *rappel* dont le cadre conceptuel fut élaboré par Ebbinghaus. En premier vient la *phase d'encodage* : les stimuli à mémoriser porteurs de contenus sémantiques ou non ; un contrôle du nombre, de la durée et du chronométrage de la présentation de ces stimuli ; des instructions strictes dispensées identiquement pour chacun des participants sélectionnés ; un environnement standardisé ; les délais avant la tâche de rappel des stimuli sont fixés en amont ; les événements mentaux survenant durant ce délai de rétention sont contrôlés au maximum des possibilités.

En second vient la phase de rappel. Les participants reçoivent les instructions de rappel et l'expérimentateur peut contrôler et comptabiliser le nombre et le type de stimuli précédemment encodés qui sont effectivement rappelés, ainsi que l'ordre et le temps de réponse pour chacun des stimuli. Ainsi Ebbinghaus a-t-il pu mettre à jour de nombreux effets : l'effet de fatigue et l'effet du moment de la journée sur la rétention ; l'effet de la longueur de la liste sur le nombre de répétitions nécessaires à la rétention d'une liste ; l'effet de dégradation de la mémoire en fonction du délai entre l'acquisition et le test de mémoire sur une échelle de temps en heure, en jours, en semaine et même en année.

Au final il peut proposer « La courbe de l'oubli » qui illustre l'intégrité d'un souvenir qui, d'abord très marqué, s'estompe au fil du temps. Il découvre également l'effet de position en série, le fait de retenir plus facilement les éléments de la liste positionnés vers le début et vers la fin de la liste. Il délimitera également la limite de sept syllabes avant dégradation

accrue de la rétention, ce qu'on appellera, suite aux travaux de Miller (1955), l'empan de la mémoire à court terme.

C'est relativement récemment que l'effort et les ressources nécessaires à la délimitation théorique et à la compréhension de la nature du fonctionnement de l'intelligence humaine, et par conséquent de ses fonctions cognitives telle que la mémoire, ont été produits et élaborés. C'est la conjugaison de domaines d'investigations scientifiques que sont les mathématiques, la psychologie expérimentale, l'informatique naissante et la biologie qui a donné naissance à la révolution cognitive aux débuts des années 1940. Dans les années 1940 à 1960 se développe l'informatique et avec elle une conception nouvelle de ce que peut être une théorie scientifique des fonctions cognitives.

Le cognitivisme, qui fait suite méthodologique et philosophique au béhaviorisme, repose sur deux considérations : 1) l'environnement est objectif et son caractère est déterminé et indépendant des connaissances et des préoccupations humaines ; 2) d'autre part, les fonctions cognitives humaines, dont la mémoire, forment un instrument rationnel capable de découvrir et d'utiliser les principes selon lesquels l'environnement est structuré. L'analyse de la mémoire et son action dans l'environnement selon la perspective cognitiviste résulte d'un processus comportant plusieurs étapes distinctes.

D'abord une situation dans le monde extérieur est symboliquement représentée dans la mémoire comme une trace à inscrire. La mémorisation est par conséquent la résultante d'une action dans un environnement qui consiste en l'exécution d'opérations basées sur des règles relatives à la fonction cognitive qu'est la mémoire pour produire une représentation symbolique de l'expérience : un souvenir. La mémorisation d'un souvenir est causée par des processus cognitifs sous-jacents. Le centre d'intérêt du cognitivisme est la connaissance sous-jacente des représentations mentales et des règles qui gouvernent la génération du souvenir (Laird & Rosenbloom, 1996; Newell, 1994). Dans cette perspective, la modélisation des phénomènes mentaux s'impose pour rendre compte des représentations psychologiques du réel, hypothétiques ou imaginaires (Craik & Kenneth, 1943). Un modèle est ainsi considéré comme une représentation des processus formant la fonction cognitive. Il fournit un cadre générateur d'hypothèses ; il est évaluable et réfutable expérimentalement et permet *in fine* de fournir des prédictions sur le fonctionnement de ses composantes.

Fort de cette approche cognitiviste, qui fournit des outils qui découlent de la métaphore de l'ordinateur, une nouvelle psychologie basée sur l'élaboration de modèle descriptif fut synthétisée et résumée dans un livre donnant son nom au domaine de recherche naissant : *Cognitive Psychology* (Neisser, 1967, 2014). La mémoire en tant que fonction cognitive majeure sera dès lors sujet à de nombreux travaux de modélisation de son fonctionnement.

L'analogie de l'ordinateur pour la modélisation de la mémoire est riche de promesses en ce qu'elle exploite la tripartie fondamentale de son fonctionnement : l'encodage, le stockage et la restitution de l'information suggérés dans les protocoles d'études d'Ebbinghaus. La psychologie cognitive décrypte maintenant à la transformation de l'information par les fonctions cognitives humaines, en l'occurrence la mémoire. En considérant d'abord un modèle de mémoire global et unifié dont le but est de mémoriser une liste de mots, étant entendu qu'une succession d'étapes est nécessaire à la bonne réussite de cet objectif. La première étape d'encodage détermine la manière et le format dans lequel est représentée l'information portée par la liste de mots. Le stockage de l'information est un processus en lui-même caractérisé par le temps de rétention de l'information et la qualité de cette rétention qui évolue au fil du temps. Enfin la récupération de cette information sera fonction de la qualité des deux premiers processus. Ces interrelations entre composantes du système rendent compte de la fonction mnésique. On verra que dans le cas de la mémoire humaine, de nombreux systèmes interagissent pour répondre aux besoins complexes qu'impose notre environnement.

1.A2. Les systèmes de mémoire

Les travaux redécouverts d'Ebbinghaus lors de la révolution cognitive du milieu du XXe siècle ouvrent la voie à des conceptions plus affinées de la mémoire. Plutôt que de la considérer comme un système cognitif unifié, elle sera décomposée en sous-systèmes qui s'opposent ou interagissent entre eux d'un point de vue fonctionnel. La mémoire épisodique est une composante système de la mémoire humaine. Il convient de caractériser ici sa situation parmi les systèmes de mémoire, à la suite de quoi il sera opportun de décrire la mémoire épisodique.

La conceptualisation de la mémoire en tant que système est complexe et controversée. Cela est défini de manière plus ou moins large selon les approches et selon les auteurs. On peut la décrire comme un ensemble particulier de règles opératoires, de types d'informations traitées, de mécanismes cérébraux ou plus largement vue comme un ensemble de processus corrélés rendant compte de la fonction mnésique étudiée (Tulving, 1972, 1985a). À la fin des années 1960, les chercheurs en psychologie cognitive ont proposé l'élaboration de modèles généraux rendant compte de l'existence de plusieurs systèmes formant ensemble la mémoire. Ces modèles ont la particularité de localiser et de distinguer les différents systèmes composant la fonction cognitive mnésique. La distinction de la mémoire à court-terme et de la mémoire à long-terme fut modélisée dans le modèle modal de Atkinson et Shiffrin (1968).

1.A2.1. Court-Terme Vs Long-Terme ?

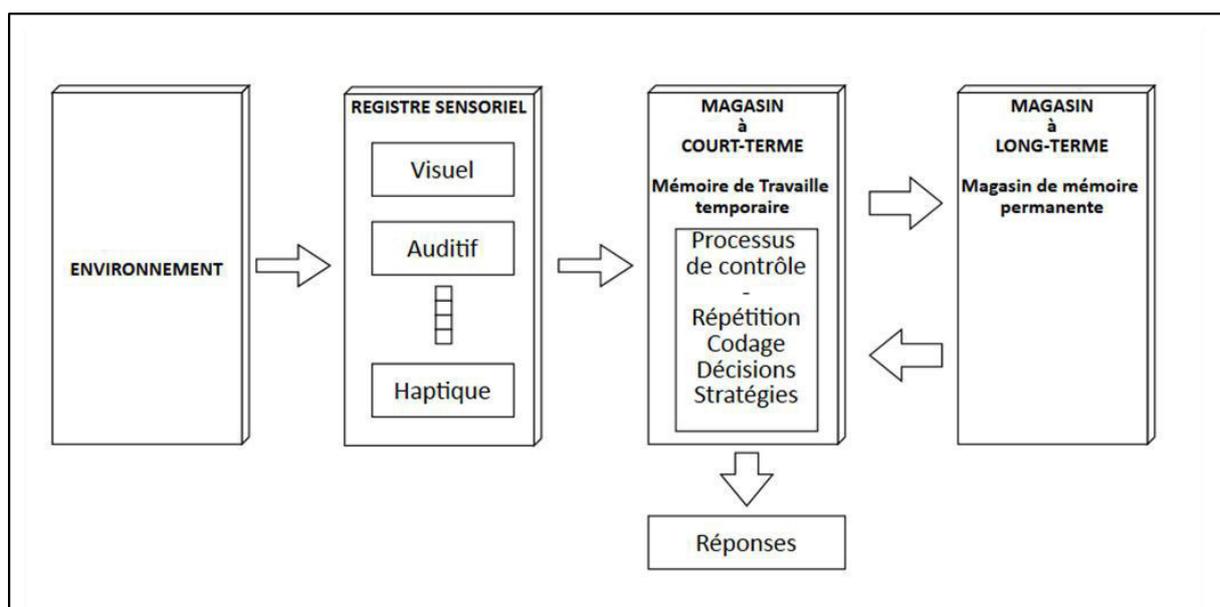


Figure 1- 1.1 : Modèle modal d'Atkinson & Schiffrin (1968). Le modèle modal propose un cadre théorique général de la mémoire selon la perspective du cognitivisme. Il est subdivisé en trois compartiments de stockage et de traitement de l'information. Le registre sensoriel, le compartiment ou magasin de stockage à court terme (CCT) et le compartiment ou le stockage à long terme (CLT). Les distinctions et la nature des interactions entre les systèmes furent élaborées sur la base de études en psychologie cognitive de son époque mais également sur les données neuropsychologiques du cas Henry Gustav Molaison (1926-2008).

Le modèle (Figure 1 – 1.1) propose une distinction claire entre mémoire à long terme et mémoire à court terme. La première étape du traitement consiste en l'intégration sensorielle de l'information issue de l'environnement selon sa modalité d'acquisition : visuelle, auditive s'agissant respectivement des mémoires *iconiques* et *échoïque* mises à jour par les travaux de Neisser (1967) et Sperling (1960, 1963). La seconde étape concerne les processus de

mémoire à court terme. Cette forme de mémoire suppose une transformation de l'information des modalités sensorielles via un ensemble de stratégies et de buts aboutissant à une réponse comportementale.

Ce système interagit avec la mémoire à long terme recevant les informations permanentes sur les réponses comportementales et sémantiques transformées en mémoire à court terme. Comme proposé par le modèle modal, les caractéristiques principales de l'approche structuraliste (ou computo-symboliques) s'articulent autour de la conception d'une mémoire pourvue de systèmes fonctionnant comme module de la mémoire en générale. Les traitements de ces modules sont spécialisés et séquentiels, le succès de l'un influençant la poursuite du traitement de l'information dans le module suivant. Les données les plus convaincantes concernant la distinction proposée entre mémoire à court terme et mémoire à long terme repose sur les données issues de la neuropsychologie.

Ce qui nous amène au cas d'Henry Gustave Molaison dit HM (1926 – 2008). Le patient HM présentait une altération sévère de la mémoire épisodique ce qui avait participé à fournir la définition de la mémoire épisodique comme étant un système de mémoire à long terme des événements spatiaux temporels vécus personnellement (Tulving, 1972, 1985a; Tulving, 2002). La délimitation de la mémoire épisodique fut, en effet, remarquable dans le cas du patient HM (Corkin, 2013; Diana & Wang, 2018). Le patient était dans l'incapacité de coder les nouveaux souvenirs de nature épisodiques à la suite d'une lésion bilatérale du lobe temporal médial, comprenant l'ablation de l'hippocampe (Corkin, 1984; Corkin et al., 1997; Diana & Wang, 2018; Scoville & Milner, 1957). Cependant, il demeurait capable de récupérer le souvenir de ses parents sur la base d'informations préalables à son opération chirurgicale. Les connaissances préalables à l'opération n'étant plus mises à jour, il était par conséquent incapable de se souvenir que son père était mort et que sa mère était en maison de retraite. Il possédait la capacité de conserver activement l'information dans sa conscience, avec cependant l'incapacité de coder cette information dans un stockage inconscient à long terme. La mémoire à court terme, ou mémoire de travail était préservée, lui permettant de réaliser des opérations et de lire des textes et ce tant que l'information était consciente. L'information est perdue dès lors qu'elle sort des limites de la conscience du patient.

La relation entre la mémoire à court terme et la mémoire à long terme était et est toujours l'objet d'un débat qui perdure aujourd'hui. Pour expliciter la nature des transferts d'informations entre ces deux systèmes de mémoire, Baddeley (2000) proposa le concept d'*episodic buffer*. Il s'agit d'un système de stockage multimodales d'informations. Elles sont visuelles, verbales et sémantiques, et peuvent provenir de différentes sources que sont la mémoire sensorielle, de travail et la mémoire à long terme. Ces sources d'informations, bien qu'ayant un support de stockage différent, peuvent être combinées dans le *buffer* multidimensionnel et sont traitées consciemment (Baars, 2002) résultant de la formation d'une trace de ces traitements en mémoire à long terme.

1.A2.2. Implicite Vs explicite ?

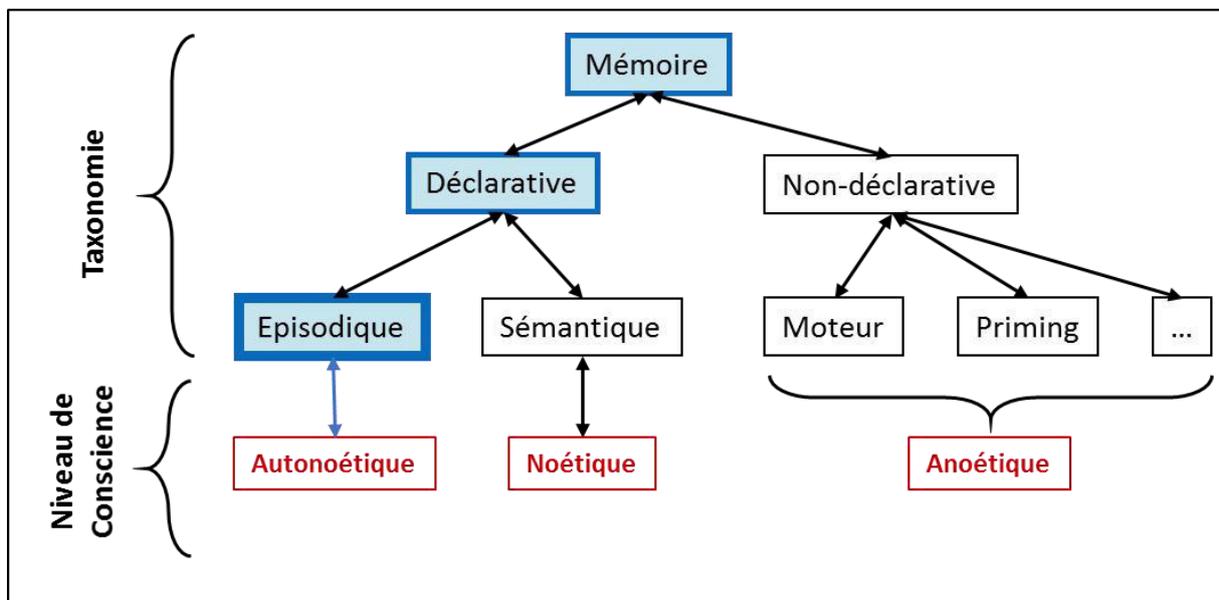


Figure 2 – 1.2 : Taxonomie de la mémoire à long-terme selon Squire et Zola-Morgan (1988). Les recherches se poursuivant, la taxonomie proposée par Atkinson & Shiffrin fut remise en question. Les premières critiques se concentrant sur la séparation dichotomique de la mémoire entre deux compartiments de stockage et de traitement de l'information. D'abord, leur taxonomie séparait des formes de mémoire du même type. Puis des auteurs ont suggéré le fait que la mémoire à court terme et à long terme était en fait un système unitaire se déclinant en plusieurs modalités aux caractéristiques différentes. Pour ces raisons, Squire et Zola-Morgan (1988) ont proposé une taxonomie hiérarchique de la mémoire en la dissociant en deux branches selon qu'elle soit déclarative/explicite (capacité d'explicité le souvenir) ou non déclarative/implicite (incapacité d'explicité). Le second niveau de dissociation de la mémoire déclarative fut introduit par Tulving (1972) entre mémoire sémantique et épisodique. Plus tard, Tulving (1985) ajoutera la phénoménologie caractéristique de l'expérience du souvenir épisodique en considérant trois niveaux de conscience correspondant chacune à une forme de mémoire : auto-noétique (épisodique), noétique (sémantique) et anoétique (autres).

Considérant les anecdotes apportées par les capacités mnésiques du cas HM, l'état spécifique de la conscience est un critère pour catégoriser la mémoire épisodique en tant que mémoire à long terme. Ce qui nous amène à distinguer les mémoires dont l'accès reste préservé sur le long terme et de nouveau accessible à notre conscience sous un format de

connaissances que nous pouvons expliciter. Squire (1992) propose une classification des systèmes de mémoire. Il oppose les systèmes explicites aux systèmes implicites (voir **Figure 2 – 1.2**).

Le système de mémoire implicite concerne l'ensemble des connaissances acquises et dont l'accès nécessite qu'un très bas niveau de conscience. À l'opposé du système explicite renvoyant à notre aptitude à mémoriser des événements dans un contexte spécifique mais plus généralement à mémoriser les connaissances que nous avons sur le monde. Cette dernière peut être accessible intentionnellement, engageant notre conscience, pour reconstruire ou relier nos expériences passées (Baddeley et al., 2014; Schacter, 1987). La nature de ces systèmes de mémoire se dissocie à l'instant du rappel, l'une nécessite un effort conscient de revivre l'expérience mémorisée, tandis que l'autre se mesure en termes de modulation de la performance de rappel (Baddeley et al., 2014). Le concept de mémoire épisodique est né de la dissociation entre un système de mémoire à long-terme explicite des connaissances générales sur le monde – ou mémoire sémantique – et un système de rappel des événements et des connaissances associés au contexte de ces événements – la mémoire épisodique (Tulving, 1972; Tulving, 2002).

En effet, dans la perspective de produire une intelligence artificielle capable de comprendre le langage, les informaticiens des années 1960 ont compris qu'il était nécessaire de concevoir une banque de données contenant des connaissances cumulatives et générales sur l'environnement. Un tel système est indispensable pour que l'extraction du sens des mots puisse s'accomplir et par conséquent permettre à une machine de comprendre des structures langagières plus complexes (Collins & Quillian, 1969). En 1972, Tulving soulève le fait que les études élaborées par Collins & Quillian, – et dans l'étude de la mémoire classique en général –, ne portent pas sur les phénomènes de mémoire sémantique mais sur la mémoire des événements vécus. La différence essentielle étant la nature de l'événement qui est associé aux éléments temporels et spatiaux dans lesquels il se produit. Tulving proposa alors la distinction de trois composantes en mémoire à long terme : la mémoire sémantique, la mémoire épisodique et la mémoire procédurale. Ces trois formes de mémoire se distinguant de la mémoire à court terme. Cette distinction entre systèmes de mémoire est importante dans la mesure où elle positionne la mémoire épisodique dans un cadre d'étude

bien spécifique : elle est une forme de mémoire dont l'information est retenue sur le long terme, dont l'accès est possible explicitement et qui se distingue cependant de la mémoire sémantique. La caractéristique principale de la distinction étant la décontextualisation de la connaissance en mémoire.

1.A2.3. Sémantique Vs épisodique ?

La distinction mémoire sémantique et épisodique est initialement proposée par Tulving. Il s'attachera à argumenter la dissociation à partir de la nature des informations et la manière dont elles nous sont accessibles (Tulving, 1972; Tulving & Thomson, 1973). Cette dissociation reste cependant débattue (Squire, 2004; Tulving, 2002). Tulving ajoute l'idée que la mémoire épisodique est la faculté par laquelle il nous est possible de nous rappeler des événements de vie, personnellement vécus, par le moyen d'un voyage dans le temps mental sous un état de conscience spécifique dit (i.e., la conscience *autonoétique*). Cette aptitude nous permet de revivre les expériences d'un événement de notre vie. Un événement est composé des éléments suivants : le « quoi », constitue le souvenir de ce qui a eu lieu, le « où » constitue le contexte spatial, la situation dans l'espace de ce qui a eu lieu ; le « quand » constitue le contexte temporel, la situation de ce qui a eu lieu selon une échelle de temps. Tulving souligne donc que la récupération d'un épisode s'accompagne toujours d'une conscience subjective du fait que l'événement dont on se souvient appartient à notre passé. Au contraire de la récupération d'une connaissance en mémoire sémantique qui s'associe uniquement à une conscience du monde environnant (i.e., conscience *noétique*). Tulving va donc également énoncer que la mémoire épisodique dispose de conditions d'encodage et de récupération qui lui sont propres et à même de générer un état de conscience *autonoétique* (Tulving, 1983).

Plus tard, Tulving (2002) affinera la distinction entre les aspects sémantiques et épisodiques sur la base de cette phénoménologie caractérisée par les dimensions et l'état de conscience *autonoétique*. Cela sera discuté et développé par des auteurs qui proposeront d'étudier cet état de conscience et appuieront son rôle crucial dans la distinction entre les systèmes sémantiques et épisodiques (Klein & Nichols, 2012; Russell & Hanna, 2012). Je reviendrai sur le concept de conscience et de *Self* plus avant (voir I.B2.3. La conscience et le self et I.C2. Le Remember / Know).

La mémoire épisodique est donc partie intégrante de la mémoire à long terme explicite, se distinguant de la mémoire sémantique par sa nature associationniste et son état de conscience. Dans le cadre de ma thèse, je ciblerai spécifiquement ces deux aspects caractérisant la mémoire épisodique.

I.B. La mémoire épisodique

« *Episodic memory is a recently evolved, late-developing, and early-deteriorating past-oriented memory system, more vulnerable than other memory systems to neuronal dysfunction, and probably unique to humans. It makes possible mental time travel through subjective time, from the present to the past, thus allowing one to reexperience, through autoegetic awareness, one's own previous experiences. Its operations require, but go beyond the semantic memory system. Retrieving information from episodic memory (remembering or conscious recollection) is contingent on the establishment of a specific mental set, dubbed 'episodic retrieval mode.'* Episodic memory is subserved by a widely distributed network of cortical and subcortical brain regions that overlaps with but also extends beyond the networks subserving other memory systems. » **Définition de la mémoire épisodique selon Tulving (2002)**

La mémoire épisodique (ME) est une faculté mentale complexe employant de nombreux processus cognitifs sous-tendus par un vaste réseau de neurones organisés et dispersés dans le cerveau. Elle permet la constitution de souvenirs formant un assemblage d'événements avec des éléments du contexte spatial et temporel relatif. Ces mêmes souvenirs, organisés et structurés, se rendent accessibles en mémoire à long terme, ce qui nous permet de produire mentalement un voyage temporel dans le passé ou dans le futur pour se rappeler ou anticiper des événements. Elle fut en premier lieu, on l'a vu, théorisée par Endel Tulving (1972) comme un système mnésique se dissociant de la mémoire sémantique et possédant de nombreuses propriétés que nous avons présentées précédemment. Le concept évolua jusqu'à nos jours et continue d'évoluer à mesure que les techniques d'investigations et les paradigmes s'enrichissent autour de son exploration.

De nombreuses études en psychologie cognitive, neuropsychologie, imagerie fonctionnelle et structurelle tentent de délimiter et de rendre compte des spécificités de la mémoire

épisode. Avec cela, des modèles conceptuels et anatomo-fonctionnels sont proposés pour décrire son fonctionnement. Il apparaît aujourd'hui que la mémoire épisodique est intrinsèquement nourrie par la complexité de notre environnement perceptif et culturel. Un des points caractéristiques de la mémoire épisodique est la construction d'un souvenir associé à un contexte représenté par les dimensions spatiale et temporels sous un état de conscience spécifique. Le rappel subjectif d'un événement dans son contexte constitue, par conséquent, l'aspect crucial de la mémoire épisodique qu'il convient d'étudier. La dépendance contextuelle est le fait que le traitement d'une information, faisant événement, est influencé par d'autres éléments d'informations qui constituent le contexte au moment du traitement. Il est en effet démontré que notre performance de rappel d'événements encodés dans un contexte spécifique est augmentée lorsque nous effectuons les performances de rappel dans un contexte similaire (Godden & Baddeley, 1975). Mais cela inclut également l'état physiologique et émotionnelle comme dans le cas de l'étude de Goodwin et al. (1969) par exemple.

Il m'apparaît important, dans le cadre de mes travaux, de délimiter et d'explicitier la nature de la mémoire épisodique autour de ces quelques points fondamentaux. D'abord, la mémoire épisodique s'organise tel qu'un système de mémoire : l'information est encodée, stockée et restituée selon des processus et des mécanismes cognitifs spécifiques (voir I.B1.1. Encodage). Nous définirons les différents processus ci-après. Puis (voir I.B2. Les dimensions contextuelles) j'éluciderai la nature des informations traitées selon les dimensions critiques que sont : l'espace, le temps et l'état de conscience ou le self et le lien qui les unissent pour former l'événement contenu en mémoire.

I.B1. Organisation

I.B1.1. Encodage

La génération d'une trace en mémoire relative à un événement implique des processus complexes d'association entre les éléments contextuels de l'expérience subjective. L'encodage de ces traces, formant un épisode mnésique, constitue la première étape du système de mémoire épisodique. L'encodage de la trace sera ainsi défini comme la transformation de l'information vers une représentation du souvenir, qu'on définit comme un épisode mnésique. De nombreux mécanismes cognitifs sont à l'œuvre, parmi lesquels

l'attention n'est pas le moins substantiel. La sélection de l'information pertinente dans l'acquisition de l'événement constitue un facteur décisif dans la mesure où une attention partagée ou altérée génère des épisodes moins saillants (Craik et al., 2018; Craik et al., 1996). Tout en considérant que les conditions minimales intentionnelles pour stocker une information lorsque l'attention se porte sur elle sont remplies pour un stockage en mémoire à long terme (Craik & Lockhart, 1972).

La sélection et le regroupement des informations à encoder composent un mécanisme essentiel dans la constitution d'un épisode mnésique. Ce phénomène est rendu possible par un mécanisme de séparation d'épisodes : *pattern separation*. Cela permet au système de mémoire épisodique d'encoder des épisodes similaires par l'exposition à une seule occurrence de cet épisode sans générer d'interférences entre les prochains encodages similaires (Norman, 2010; Rolls, 2013; Yassa & Stark, 2011). Ce processus qui distingue les épisodes de la mémoire épisodique les uns des autres est associé à un processus qui jouera un rôle dans le rappel des épisodes : *pattern completion* (Liu et al., 2016; Rolls, 2013).

Ce mécanisme permet de retrouver des informations relatives à un épisode à partir d'une information partielle de ce dernier. Cela rend possible l'émergence d'indices contextuels liés à un épisode permettant de faciliter son rappel par le biais d'une réactivation des mécanismes initialement mobilisés durant l'encodage (Yassa & Stark, 2011). À noter que ces mécanismes semblent imperméables aux stratégies cognitives qui pourraient influencer sur leur performance, ils interviennent en effet à un niveau neuronal et se déclinent sur plusieurs modalités perceptives (Horner & Burgess, 2014; Wilson, 2009).

La relation entre les processus de *pattern separation* et de *pattern completion* est intéressante dans la mesure où la correspondance entre les états neuronaux de l'encodage et les états neuronaux du rappel permet la récupération effective du souvenir cible (Gelbard-Sagiv et al., 2008). Dans le cas de la mémoire épisodique en général, et ici plus spécifiquement pour la mémoire des événements qui se sont produits dans des conditions riches et écologiques, le *pattern completion* est important, parce qu'il indique que le processus de génération des épisodes mnésiques peut être considéré comme un processus d'association d'indices multidimensionnels qui pourront être utilisés plus tard comme moyen de rappel. L'encodage est conceptuellement un processus d'association d'indices permettant

le rappel d'un épisode cible. Ce qui est pertinent avec le phénomène de facilitation de récupération de l'épisode lorsque les conditions dans lesquelles ces épisodes encodés sont appropriés aux conditions du rappel.

Ce qui m'amène à considérer la théorie de profondeur d'encodage qui se montre compatible avec ces phénomènes. En effet, l'encodage d'un épisode engageant un ensemble plus grand de systèmes mnésiques démontre une facilité de rappel accrue plutôt que d'un encodage engageant moins de systèmes (Craik & Lockhart, 1972). Par exemple, la génération d'un épisode nécessitant un traitement sémantique est considéré comme de plus haut niveau (ou de plus grande profondeur) qu'un traitement perceptif (Craik & Tulving, 1975). Cette conception s'accorde avec les processus relatifs à la mémoire épisodique car cette dernière ne nécessite effectivement pas d'exposition répétée à une stimulation pour exister (Craik & Watkins, 1973). On trouve cependant des incongruences avec la théorie des niveaux de traitements et leur rappel effectif ; en effet dans certains cas le rappel peut être plus performant dans le cas du traitement d'un épisode moins profond. Si l'indice utilisé lors du rappel correspond plus étroitement à la situation d'encodage d'éléments engageant des systèmes cognitifs superficiels, la mémoire sera paradoxalement améliorée pour les indices propres à cette situation d'encodage superficielle (Morris et al., 1977). Ce phénomène s'explique par le *transfer-appropriate processing* qui propose l'idée que la relation entre les processus d'encodage et les processus de rappel engagés expliquent mieux les performances de rappel en mémoire.

Considérant ces mécanismes, la méthode la plus efficace pour produire un encodage stable serait de proposer des épisodes mobilisant un maximum de fonctions cognitives, qu'elles soient de bas ou de hauts niveaux durant l'encodage (Bower & Karlin, 1974; Craik & Tulving, 1975). Par exemple, l'*élaboration* constitue un moyen efficace de générer l'encodage d'un épisode plus profond. L'*élaboration* désignant l'ensemble des stratégies se référant à l'enrichissement des stimuli à encoder. Il s'agit, par exemple, de mots portant un sens plus complexe en fonction de leur occurrence dans un contexte spécifique, ou d'associations entre stimuli augmentant la complexité d'interprétation de la situation, ou bien une action effectuée sur les matériaux à encoder. En effet, proposer des éléments à encoder qui serait sémantiquement plus difficile à interpréter et/ou lié à des connaissances et concepts

préalablement encodés et congruents augmenterait la performance (Staresina et al., 2008). L'élaboration comme stratégie d'encodage efficace peut être, encore une fois, expliquée par le *transfer-appropriate processing* qui sera tributaire des connaissances disponibles sur l'épisode encodé durant le moment du rappel. À noter que dans le cas où l'épisode ne correspond à aucune connaissance préalable, il est toujours possible de produire un effet du *transfer-appropriate processing* en générant des indices liés aux caractéristiques contextuelles de l'encodage. Chaque lien élaboré entre un stimulus formant l'épisode et les connaissances existantes offre une ou plusieurs possibilités de récupération pendant la phase de rappel. Je ferai, dans le cadre de mes expériences, l'usage d'indices élaborés - p. ex. « quoi-où-quand », liés à des événements multidimensionnels qui ont eu lieu dans des contextes complexes et écologiques - pour cibler le rappel des informations stockées en mémoire.

I.B1.2. Stockage

I.B1.2a. Les schémas

La mémoire épisodique implique des mécanismes de stockage de l'information sous forme de pattern d'activité : ce sont les représentations d'un épisode mnésique encodé. La représentation doit être maintenue à travers un réseau étendu d'informations déjà existantes dans le cortex. Ces informations ont la particularité d'être organisées à mesure que de nouvelles représentations, ou épisode mnésique, sont encodées. On définit cette structure de connaissance sous le terme de « *schéma* ». Ce sont des représentations mentales qui forment un modèle d'interprétation des connaissances nouvellement encodées et guident les comportements qui en résultent.

Il existe un consensus sur les caractéristiques principales des schémas (Ghosh & Gilboa, 2014) : 1) il s'agit d'un réseau de structure associatif étendu (Schank & Abelson, 2013) ; 2) ils sont construits à partir de nombreux épisodes mnésiques, les points de similarités des nouveaux épisodes renforcent la représentation tandis que la dissimilarité facilite la construction d'une adaptation de la structure de connaissance à la nouvelle information ; 3) ils sont une représentation généralisée des expériences et connaissances acquises, cela rend flexible l'intégration de nouveaux épisodes mais limitée par le cadre généralisé. 4) Enfin, les

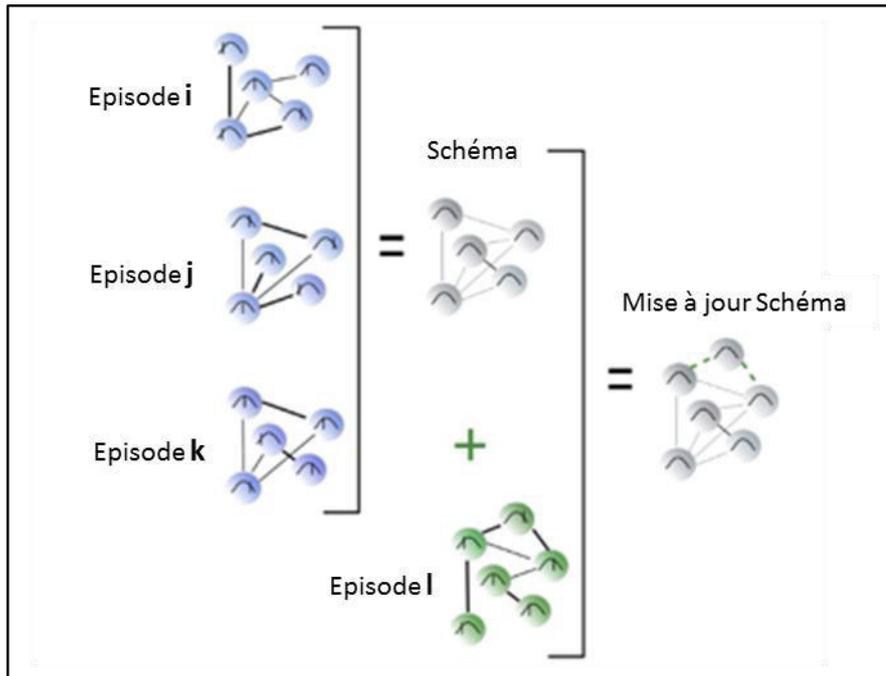


Figure 3 - 1.3 : les schémas d'après Ghosh & Gilboa (2014). La figure représente les caractéristiques nécessaires à l'élaboration de la structure du schéma mnésique. Les réseaux gris de la figure représentent le schéma comme une structure neurocognitive latente de nœuds fortement interconnectés qui pourraient potentiellement être réactivés ensemble. Les réseaux colorés sont soit de nouveaux épisodes à encoder, soit des instanciations spécifiques du schéma (réactivation) dans un contexte d'expérience particulière. La structure associative du réseau du schéma est représentée par des cercles, qui sont les unités structurantes du schéma, et les lignes reliant ces cercles représentent leurs associations. Les différences dans le connexions des lignes et dans leur épaisseur indiquent une variabilité d'un épisode à l'autre. La base du schéma sur plusieurs épisodes est illustrée par les épisodes i à k. Chaque épisode diffère en spécificité, mais tous se conforment à la même structure générale, qui peut être extraite comme le schéma. L'absence de détails sur les unités du schéma (caractéristique 3) est indiquée par la courbe de distribution normale à l'intérieur de chaque unité du schéma, qui peut prendre différentes valeurs. Pour des épisodes spécifiques ou des instanciations de schéma i-k, chaque unité prend une valeur particulière sur cette courbe. Enfin, l'adaptabilité du schéma (caractéristique 4) est indiquée par l'inclusion de nouvelles informations provenant de l'épisode l sous forme de pointillés verts dans le schéma adapté.

schémas sont adaptables dans le sens où leur organisation se modifie pour intégrer au maximum les nouveaux épisodes mnésiques (Tse et al., 2007 et voir Figure 3 – 1.3).

Il est admis depuis longtemps que les épisodes stockés en mémoire influencent la formation des nouvelles informations (Bartlett, 1932; Bransford & Johnson, 1972; Craik & Lockhart, 1972; van Kesteren et al., 2010). La congruence des informations à encoder avec les *schémas* facilite le processus de stockage et l'intégrité de l'information au cours du temps (Tse et al., 2011; van Kesteren et al., 2010; Wagner et al., 1998). Cependant il est possible que des informations qui ne reposent sur aucune représentation déjà encodée voit leur encodage tout aussi facilité. Il s'agit de *l'effet de nouveauté*, toute information ayant un caractère incongru voit son encodage et son stockage facilité (Tulving & Kroll, 1995).

Un débat s'est ouvert sur ce paradoxe suggérant que plusieurs autres facteurs cognitifs étaient en jeu, comme par exemple le délai de rétention (van Kesteren et al., 2012), qui nous le verrons plus avant, dégrade l'information au fil du temps. Ces nouvelles informations sont intégrées dans les structures de connaissances existantes par des mécanismes de consolidation (Squire & Alvarez, 1995; Walker & Stickgold, 2004), qui sont proposés pour traiter les traces de mémoire durant le stockage afin de les assimiler plus efficacement dans des schémas préexistants (Diekelmann & Born, 2010; Lewis & Durrant, 2011). La facilité et la nature de la récupération d'un épisode mnésique dépend donc non seulement de la façon dont cette mémoire est encodée mais aussi de la manière dont elle est consolidée et stockée dans le schéma préexistant (Dudai, 2012). La persistance d'un épisode mnésique après l'encodage favorise par ailleurs le renforcement des informations saillantes et les souvenirs importants, tels que les souvenirs qui sont sémantiquement riches et cohérents (Payne et al., 2012), suggérant ainsi que la consolidation, à côté de l'encodage, peut avoir des effets profonds sur le stockage à long terme d'un épisode mnésique (Lewis & Durrant, 2011).



Figure 4 - 1.4 : le bureau de l'expérience de Brewer & Treyens (1981). Dans l'expérience proposée par Brewer & Treyens, il s'agissait de demander à des participants de décrire tout ce dont ils se souvenaient du bureau dans lequel ils étaient restés 35 secondes. Chaque objet disposé dans cette pièce était contrôlé et caractérisé par leur niveau de « saillance », soit le niveau de perception de l'objet ; et de « congruence », soit le niveau d'adéquation de la présence de l'objet dans ce contexte. Les résultats ont affirmé l'existence d'une structure de connaissance spécifique à la mémoire de lieux. De nombreux objets qui n'étaient pas présents, mais congruents avec le contexte, furent rappelés (inférés) tant verbalement que par écrit. Comme par exemple la description d'une fenêtre ou de livres disposés dans le bureau.

Un exemple emblématique de l'existence des schémas est décrit dans l'étude de Brewer et Treyens (1981) qui montrait durant l'encodage une image représentant un bureau contenant un ensemble d'objets disposés de manière congruente et cohérente dans la pièce. Lors du rappel, les objets retirés par l'expérimentateur étaient cependant rappelés, spécifiquement aux endroits où l'on s'attend à voir les objets (voir Figure 4 – 1.4).

Ce phénomène, bien que semblant être un défaut car altérant la mémoire épisodique, se trouve être en fait une optimisation de l'efficacité de la mémoire. Car la mémoire humaine s'est développée dans un environnement écologique dans lequel les objets n'ont que de très basses probabilités de disparaître comme dans la condition expérimentale de cette étude. Or,

il nous apparaît possible de considérer qu'un comportement étudié dans un environnement contraint n'est représentatif que dans ce même environnement et ne représente pas le comportement d'un organisme dans un environnement sans contrainte (Brunswik, 1955). Cela souligne encore l'importance de considérer les mécanismes régissant la mémoire épisodique dans des situations plus complexes et naturelles, comme je l'ai fait dans la présente thèse.

I.B1.2b. La rétention

Il existe actuellement deux mécanismes agissant sur la rétention de l'information en mémoire. Le mécanisme de *décomposition de l'information* et celui de la *consolidation*. Le premier décrit l'affaiblissement graduel de la qualité des épisodes mnésiques avec le temps et les phénomènes associés (comme *l'interférence*). Le second décrit les opérations cognitives produisant la stabilisation des épisodes mnésiques en mémoire.

Le mécanisme de *décomposition de l'information* admet que la distance temporelle entre le moment de l'encodage d'un épisode et le présent est une caractéristique fondamentale du succès du rappel de l'épisode. Cela se produit d'abord selon un rythme rapide, puis cela se stabilise (Wixted & Ebbesen, 1991). Cela étant dit, la distance temporelle relative à l'encodage n'est pas l'unique facteur responsable des altérations de la performance du rappel d'un épisode. D'autres mécanismes semblent à l'œuvre comme le suggère la littérature sur les schémas (voir I.B2.2. L'espace). Les épisodes mnésiques s'introduisent dans une structure de connaissances déjà encodée, aussi convient-il de considérer les mécanismes à l'œuvre dans la rétention de cet assemblage complexe d'épisodes.

Un des mécanismes qui serait en lien avec ce phénomène serait *l'interférence* (Lewandowsky et al., 2004). Il s'agit d'une interaction entre épisodes déjà encodés dans la mémoire épisodique. Chaque acquisition d'un nouvel épisode génère donc des *interférences*, c'est-à-dire qu'il accroît la difficulté de rappeler les épisodes antérieurs (McGeoch, 1932; Underwood, 1957). Ainsi, dans le cas de la mémoire épisodique, *l'interférence* représente les effets qui participent à l'altération d'un épisode au moment de son encodage, de son stockage et de son rappel en fonction d'un autre épisode. Cela se manifeste lorsqu'un nouvel épisode encodé se trouve être perturbé par les anciens événements déjà encodés. Ces derniers ont une probabilité de rappel détériorée qui est relative à la similarité des deux

événements ou représentation qui interfèrent. Le paradigme généralement utilisé pour en délimiter les effets est l'encodage associatif d'une paire d'items suivi d'une seconde paire d'items à encoder qui interfèrent avec l'encodage précédent. Ce sont généralement des matériaux verbaux dont la similarité s'élabore à partir de la sémantique des mots (Shimamura et al., 1995). L'encodage de la première paire influence négativement la performance de rappel de la paire, proche sémantiquement, qui suit (Postman & Underwood, 1973) et cela est observable également lorsque la paire est composée de stimuli images et de mots (Rosinski, 1977). L'interférence serait d'une certaine manière le mécanisme central à l'œuvre dans la théorie de la *décomposition de l'information*. Avec le temps et l'acquisition de nouvelles connaissances, les anciennes voient leur probabilité de rappel diminuée, or nous sommes, durant la vie quotidienne, en constante exposition à des situations nouvelles qui interfèrent avec les connaissances préalables. Cette conception est d'autant plus éprouvée que lorsque le processus d'encodage de nouveaux éléments est altéré par des substances psychotropes (alcool ou benzodiazépine), les événements précédemment encodés ont une probabilité de rappel accrue (Bruce & Pihl, 1997; Parker et al., 1980).

Cependant, la caractéristique évidente de la mémoire est qu'elle peut être effective tout au long de notre vie, ce qui implique des processus de stabilisation des souvenirs qui n'obéissent pas au principe *de décomposition de l'information*. L'argument le plus pertinent en ce sens est le fait que la mémoire épisodique s'améliore effectivement avec le temps, et ce, même sans réactivation des épisodes mnésiques (Bjork, 2001; Wheeler, 1995). Les informations contenues en mémoire épisodique se trouvent être fort peu sensibles aux dégâts du temps, ce qui peut être imputable à un phénomène de consolidation. La consolidation s'effectue sur l'ensemble des épisodes produit par la mémoire épisodique. Le repos cognitif (sommeil) étant, par exemple, un des mécanismes permettant le maintien des épisodes en mémoire (Lechner et al., 1999). Mais il est également proposé que la consolidation s'effectuerait sur des épisodes fraîchement et rapidement acquis, mais cependant fragiles (labiles) pendant un certain laps de temps avant d'être convertis en consolidation stable. (McGaugh, 2000; Squire & Alvarez, 1995). L'encodage d'un épisode peut être possible en une seule occurrence de ce dernier, mais il semble nécessiter plus de temps quand il s'agit d'inscriptions plus stables en mémoire pour apprendre de nouvelles associations par exemple. Le sommeil fournit les caractéristiques nécessaires à l'exécution de

ces processus (Inostroza et al., 2013; Nadel et al., 2012). La consolidation se produit par le biais de la réactivation et de l'entretien des circuits neuronaux représentant le souvenir, intégrant ces derniers dans des structures de connaissances plus étendues (Nadel et al., 2012) et les rendant moins sensibles aux interférences de nouvelles mémoires (Wixted, 2004).

I.B1.3. Rappel

I.B1.3a. Les indices

Les mécanismes gouvernant notre capacité à récupérer les informations, événements ou représentations contenus en mémoire épisodique, sont les plus étudiés. Le rappel de l'information s'oppose à son oubli, le curseur de nos observations se situe entre ces deux phénomènes. Dans l'étude classique de Tulving et Thomson (1973), la faible performance dans la tâche de rappel proposée n'est pas imputable à l'oubli. En effet, dans cette expérience, les participants devaient mémoriser une liste de paires de mots qui étaient faiblement proche sémantiquement.

La phase de rappel qui a suivi a présenté les mots précédemment mémorisés avec leur paire-indice fort. Ce qui a conduit les participants à ne pas se rappeler des mots mémorisés. Un autre test de rappel de ces mots qui n'ont pas été reconnus dans le premier test a révélé que les participants étaient en fait capables de se rappeler des mots dans certaines circonstances liées à la congruence des éléments contextuels lors de l'encodage. Cette expérience a révélé un certain nombre de principes importants, comme le principe de *spécificité d'encodage*, qui est une composante importante de la mémoire épisodique dont le contexte, on l'a vu, est déterminant dans sa nature. Cette expérience démontre également que la performance médiocre de rappel ne constitue pas une preuve de l'oubli, mais peut être relative à la faiblesse des indices pertinents en termes de congruence lors de la phase de rappel. Car la récupération repose sur des indices appropriés au contexte dans lequel les souvenirs sont encodés. La congruence de l'indice en phase d'encodage est ainsi essentielle pour la récupération correcte d'un événement.

Les indices sont essentiels à la récupération en mémoire épisodique, or il faut prendre en considération qu'ils ne sont pas tous aussi pertinents les uns que les autres et qu'ils peuvent provoquer des altérations lors de la performance de rappel. Par exemple, *l'effet d'éventail*

met à jour les perturbations qui existent lorsqu'on manipule les associations que l'on peut produire à partir d'un indice de rappel (Anderson, 1974; Reder et al., 2002). Si on associe l'indice à un plus grand nombre d'informations, cet indice est susceptible d'être plus difficilement rappelé. On peut également citer *l'effet miroir* (Glanzer & Adams, 1985) de la fréquence des mots. On constate que les performances de rappel diminuent et la reconnaissance incorrecte de mots non présentés durant l'encodage (*fausse alarme*) augmente lorsque la fréquence des mots indices est élevée. Les mots possédant une moins basse fréquence et plus susceptibles d'être nouveaux produisent plus de résultats positifs et moins de fausses alarmes et sont donc récupérés avec plus de précision que les mots plus fréquents dans une tâche de reconnaissance. *L'effet miroir* se retrouve également lorsque les stimuli sont des images (Karlsen & Snodgrass, 2004). Ainsi, les mots moins fréquents du vocabulaire sont plus efficaces que les mots plus fréquents pour la récupération d'un événement parce qu'ils ont moins d'associations avec des événements existants, ce qui constitue un dérivé de *l'effet éventail* (Reder et al., 2000). Ces observations démontrent que les indices, bien qu'appropriés, peuvent cependant produire des interférences dues à des épisodes mnésiques plus riches et complexes au niveau sémantique. Par exemple, on peut citer le cas du *blocage associatif* qui est un phénomène d'interférence entre deux épisodes mnésiques qui entrent en compétition pour être rappelés ; on constate également que des éléments mnésiques fortement associés à un indice peuvent générer un blocage sur le rappel de l'épisode cible (Bjork, 1989; McGeoch, 1942). L'activation en mémoire d'un épisode le renforce, de sorte que le blocage peut se produire même dans le cas où l'épisode activé se trouve être moins pertinent que l'épisode cible à rappeler. Notons que cet effet est présent dans le cas de l'utilisation de matériaux écologique comme les images de visages (Annis et al., 2013).

I.B1.3b. La reconstruction

Comme nous pouvons le constater par le biais de ces différents effets ci-présentés, les processus gouvernant le rappel sont intrinsèquement reconstructifs. Les épisodes mnésiques décrits ne sont pas une représentation précise de l'expérience effectivement vécu. L'épisode encodé est imprécis et incomplet de nature, et parce que c'est ainsi, le système de mémoire épisodique est composé de processus permettant de combiner les éléments constitutifs d'un épisode. Son contexte dans toute sa complexité se reconstruit en reliant le moment, l'endroit

et les événements. S'associent à cela des informations déjà acquises qui sont réactivées pour générer une trace en mémoire formant un nouvel épisode mnésique (Schacter et al., 1998).

La nature reconstructive de l'épisode mnésique implique des erreurs dans la constitution des épisodes et de leurs rappels, il s'agit des *faux souvenirs*. En effet, l'association d'éléments déjà présents en mémoire avec de nouveaux éléments, en cours d'association pour créer un épisode, génère des perturbations qui sont mises à jour par le paradigme DRM (Deese, 1959; Roediger & McDermott, 1995). L'encodage d'une liste de mots, associés à un autre mot contextuellement très proche et non présenté durant l'encodage, produit des anomalies lors du rappel. Les résultats montrent que le rappel des mots non présentés est accru en raison de leur connexion contextuelle avec les mots encodés. Les faux souvenirs se trouvent être fréquent dans ce paradigme. Ces anomalies de *faux souvenirs* peuvent être reliées au fait que ces *faux souvenirs* sont en fait générés automatiquement durant l'encodage par l'activation en mémoire des éléments connexes aux stimuli présentés. Durant la phase de rappel, on observe par conséquent un effet d'activation qui s'étend parmi les éléments sémantiquement associés mais également au travers des épisodes déjà encodés (Roediger et al., 2001).

Une autre explication serait que *l'effet de familiarité*, phénomène qu'on relie aux traces mnésiques sémantiques normalement non contextuées, produit une récupération inadéquate d'une trace mnésique relative à un épisode (Hintzman, 1988). Cette distinction est à la base de la *dual-process theory* qui propose l'idée qu'il existe deux mécanismes de rappel dissemblable (Wixted, 2007; Yonelinas, 2002). D'une part, un mécanisme lent et produisant le rappel d'un élément en mémoire et des éléments contextuels qui lui sont associés, ce qui est en somme les caractéristiques de la mémoire épisodique selon Tulving. D'autre part, on aurait un mécanisme plus rapide produisant le rappel d'un élément sans aucun élément contextuel associé, qui correspondrait plutôt à la mémoire sémantique (Cabeza et al., 1997; Tulving & Markowitsch, 1998; Tulving & Schacter, 1990). Cette dissociation sera mise en avant par Tulving par l'usage du paradigme Remember / Know qu'on présente plus avant dans la thèse (voir I.C2. Le Remember / Know).

Ainsi, la tentative de récupération de contexte associé à des éléments sémantiques, intrinsèquement non épisodiques, provoque des erreurs de reconstruction. Ces erreurs

produisent le souvenir d'un épisode factice qui emprunte son contexte à un ou plusieurs autres épisodes effectivement encodés (O'Neill & Diana, 2017). Ces anomalies semblent être une confusion fonctionnelle entre les deux systèmes sémantiques et épisodiques qui sont inter-reliés. Ici le contexte et sa correcte reconstruction autour de l'événement associé est critique pour le succès de la mémoire épisodique. La nature reconstructive de la mémoire épisodique se justifie par l'étude de ses échecs. Les faux souvenirs se manifestent dans le témoignage de témoins oculaires d'un événement. Il arrive que des informations non associées à un événement soient malgré tout incorporées pour former un épisode mnésique faux. Ce phénomène, bien que ne contribuant pas à la finesse et à la précision de l'épisode, augmente grandement l'efficacité de son rappel (Johnson et al., 1993; Loftus, 1975). En plus de quoi, les intentions et objectifs du rappelant durant la récupération d'un épisode peuvent contribuer à son altération (Loftus, 2005).

De par l'émergence de ces arguments en faveur de la nature reconstructive de la mémoire, de nombreux auteurs soutiennent cette perspective (Conway & Pleydell-Pearce, 2000; Hassabis & Maguire, 2007; Rubin & Greenberg, 2003; Schacter et al., 1998). La mémoire d'un épisode se construirait par la réunion de processus cognitifs variés constituant la phénoménologie de l'expérience des événements passés : la subjectivité et les aspects multimodaux (Tulving, 2002), la relation avec le Self (Conway & Pleydell-Pearce, 2000), le recouvrement sémantique (Wheeler et al., 1997), la dissociation entre ce qui est rappelé et la familiarité (Wagner et al., 2005), le tout compris dans un contexte spatial (Byrne et al., 2007) et temporel (Kwok & Macaluso, 2015; Kwok et al., 2012, 2014).

Les recherches récentes ont analysé les processus qui, durant le rappel, permettent l'accès aux épisodes du passé. Mais également de prédire les épisodes qui pourraient advenir dans le futur. De nombreuses recherches ont effectivement mis à jour la similarité des processus cognitifs engagés lors du rappel du passé et l'imagination du futur (Schacter & Addis, 2007; Schacter et al., 2012). De plus, Hassabis et Maguire (2007) ont démontré que lorsque les sujets construisent de nouvelles scènes fictives, qui ne correspondent à rien de ce qu'ils ont déjà expérimenté, ils mettent en œuvre les mêmes processus cognitifs et réseaux neuronaux engagés lorsque les sujets se souviennent à la fois d'expériences imaginées et de leurs propres expériences personnelles réelles. L'implication est donc que ce réseau distribué

supporte des opérations cognitives engagées de manière commune pour la mémoire et l'imagination. Il s'agit probablement des processus à l'œuvre durant la reconstruction (ou la construction), l'entretien et la visualisation de scènes complexes. Une partie du réseau de rappel de mémoire épisodique (Maguire, 2001; Svoboda et al., 2006) semble être plus précisément caractérisée comme le réseau responsable de la construction de scènes complexes. De plus, toujours Hassabis et al. (2007) et Kumaran et al. (2007) ont constaté que les patients amnésiques étaient incapables d'imaginer les événements futurs avec un niveau de détail et de cohérence similaire à un groupe contrôle. Un déficit de nature similaire à l'altération de leur mémoire épisodique. De la même manière que Conway et al. (2003) ont suggéré également que des processus communs sous-tendent le rappel d'événements réels et imaginaires.

Cette perspective de processus commun à l'imagination et à la mémoire épisodique fait émerger l'idée que le rappel des souvenirs en mémoire s'effectue par le biais d'un processus de construction simulé d'épisodes (Schacter et al., 2007; Schacter et al., 2012). Le terme « simulation » correspondant ici aux mécanismes cognitifs de reconstruction ou de construction selon qu'on mobilise notre mémoire épisodique du passé ou prospective. Dans le cas de l'expérience de la vie quotidienne par exemple, il s'agirait de mobiliser les ressources cognitives nécessaires à l'élaboration d'une simulation riche et complexe. Soit, comme on l'a précédemment défini : la subjectivité, l'espace et le temps, avec tout ce que ces dimensions impliquent (Addis et al., 2010; Addis et al., 2009; Addis & Schacter, 2008). Ce qui porte maintenant l'attention sur les composantes formant la simulation. On aborde maintenant la question du Temps, de l'Espace et de la Subjectivité (Conscience & Self) qu'impose le rappel en mémoire épisodique.

1.B2. Les dimensions contextuelles

1.B2.1. Le temps

Comme je l'ai indiqué dans les sections précédentes, la mémoire épisodique est de nature multidimensionnelle. Parmi les nombreuses dimensions pertinentes, le temps se situe au fondement de toute tentative d'élucidation : la mémoire du contexte temporel contient l'information qui permet de situer l'occurrence d'un événement passé dans le temps. Ou plus simplement, savoir quand s'est produit quelque chose (Diana & Wang, 2018). Dans le

système qu'est la mémoire épisodique, la représentation du temps s'accompagne d'un processus cognitif et phénoménologique spécifique décrit par Tulving (1985b) : le voyage mental dans le temps pour revivre des expériences personnelles passées. Les informations temporelles seraient en ce sens des ancrs d'accès aux souvenirs disposées selon certaines caractéristiques que nous allons développer ici en nous basant sur les travaux de Friedman (2004).

L'information temporelle peut être de plusieurs types différents et en premier lieu, le plus évident et le plus simple : quand est-ce que l'événement s'est déroulé selon une échelle de temps absolue ou arbitraire. Il s'agit là de considérer le temps comme un espace dans lequel seraient disposées des balises donnant accès aux souvenirs. À noter que malgré l'intuition première que l'on peut avoir en imaginant le temps tel un continuum linéaire, les résultats de la recherche sur les processus de traitement cognitif du temps démontrent le contraire. En effet, la perception que nous avons du temps relatif aux événements est imparfaite et distordue. Nous pouvons par exemple nous souvenir exactement de l'heure précise de l'occurrence d'un événement, mais être totalement incapables de nous rappeler l'année (Friedman, 2004; Friedman & Wilkins, 1985). Il faut aussi considérer les relations de l'ordre des occurrences des événements par rapport à d'autres événements, se déroulent-ils avant ou après (Friedman, 1993). La nature de la mémoire du temps est une inférence, une reconstruction à partir de connaissances inhérentes à l'encodage.

Cependant la nature reconstructive de la dimension temporelle en mémoire épisodique est sujet à débat. Tulving proposait originellement l'idée que les événements possédant des informations temporelles étaient encodés en fonction des autres événements en mémoire, et qu'il était possible par ce moyen de percevoir les différences de localisations temporelles entre les événements (Tulving, 1984; Tulving, 2002). Les travaux de Eichenbaum (2013); Eichenbaum et Fortin (2005) proposent l'idée que le temps serait inhérent à un processus de reviviscence des souvenirs, de manière séquentielle et à partir d'un code neurale structuré. De cette manière il nous est possible de situer les événements les uns par rapport aux autres. Cette conception se rapprocherait du processus de voyage dans le temps de Tulving, qui fut mis à l'épreuve par les travaux de Nyberg et al. (2010), proposant l'idée de la *chronesthésie*. Ce processus se définit par une forme de conscience qui permet aux individus de concevoir

le temps selon une perspective subjective. Il s'agit d'une modulation de la simulation épisodique reconstructive (Addis, 2018 et voir I.B1.3. Rappel) par un ordre temporel organisé. L'individu revit les expériences du passé en se déplaçant d'épisode en épisode selon une trajectoire chronologique pour revisualiser les épisodes mnésiques (Nyberg et al., 2010). Cette vision reconstructive devrait jouer un rôle particulièrement pertinent lorsque les événements s'inscrivent dans un contexte continu et cohérent, comme dans les situations de la vie quotidienne et dans plusieurs des expériences que j'ai menées ici (cf. études utilisant des films ou la réalité virtuelle). Ce type de contextes peut constituer l'échafaudage des processus de reconstruction lié au voyage mental dans le temps.

1.B2.2. L'espace

L'espace constitue aussi une des dimensions cruciales de la mémoire épisodique : il s'agit des détails contextuels relatifs aux lieux et situations environnementales dans lesquels se situent les événements expérimentés par le passé par un individu. Durant notre navigation dans la vie quotidienne, nous enregistrons la localisation des différents éléments constitutifs de l'environnement : les objets, les rues, les formes, tous ces éléments sont associés à une position spécifique dans la représentation que nous avons de l'environnement en mémoire. Ces aspects ne sont que faiblement pris en compte dans les études traditionnelles de la mémoire épisodique. Je parle des protocoles faisant usage de couplage scène-image sur un écran d'ordinateur (Hannula et al., 2013; Staresina et al., 2008). En revanche, dans des situations de vie quotidienne, la mémoire des relations entre les objets et le contexte spatial nous permet d'optimiser notre comportement et affiner les performances des tâches que nous accomplissons (Brunec et al., 2018). Les études chez l'homme, forte des nouvelles technologies apportées par l'électrophysiologie, l'IRM et la réalité virtuelle, nous permettent d'investiguer la dimension spatiale de la mémoire épisodique dans des situations qui sont relativement similaires à la vie réelle (voir plus loin I.F.).

Une des questions actuelles est de savoir si la mémoire de l'espace est un codage spécifique à la localisation ou bien s'il s'agit d'une organisation conceptuelle de l'information localisée (Constantinescu et al., 2016; Eichenbaum et al., 1999; Milivojevic & Doeller, 2013). La construction d'une représentation spatiale localisable de notre environnement s'effectue, en premier lieu, par le biais de processus perceptifs multiples : le système visuel (Goodale &

Milner, 1992; Kravitz et al., 2011), le système auditif (King et al., 2011; Salminen et al., 2015; Salminen et al., 2012) et les signaux somatosensoriels (Badde & Heed, 2016). À la suite de quoi, ces signaux reçus sont combinés aux informations proprioceptives générant une perspective égocentrique ou allocentrique de l'expérience. La référence égocentrique s'oppose à la référence allocentrique (Burgess, 2006), il s'agit de considérer comme références spatiales les éléments externes de l'individu (p. ex., les objets de l'environnement, les perspectives, les percepts saillants) et qui sont donc indépendants de la position de l'individu. Le codage de l'espace selon la perspective allocentrique est à la base du concept de carte cognitive de l'environnement (Tolman, 1948) à partir de laquelle les informations relatives aux points d'intérêts sont situées dans l'espace et peuvent être ainsi rappelées pour réaliser des actions. L'idée de carte cognitive est le modèle pionnier qui a encouragé les chercheurs à considérer le codage neural allocentrique de l'espace. La réponse que je propose dans cette thèse est de concevoir un protocole innovant faisant l'usage des technologies mobiles et GPS pour cartographier et contrôler l'expérience de la vie quotidienne des individus (voir Partie III. Phase d'encodage).

1.B2.3. La conscience et le self

La mémoire épisodique se voit attribuer une caractéristique singulière qu'est l'état de conscience. Un des critères défini par Tulving (Tulving, 1972; Tulving, 1985b) pour distinguer les mémoires épisodiques, sémantique et procédurale est l'état de conscience avec lequel le rappel des connaissances de ces systèmes s'effectue (voir **Figure 5 – 1.5**). On peut considérer que cette différence fondamentale est liée à la qualité subjective du souvenir spécifique à la mémoire épisodique (Gardiner, 2001). La conscience *autonoétique* est une composante cruciale de la mémoire épisodique, elle définit l'état de conscience par lequel nous faisons appel à nos souvenirs via un voyage mental dans le temps. La conscience *autonoétique* est la propriété déterminante de la mémoire épisodique. Il s'agit de l'expérience du voyage mental dans le temps. L'état de conscience *autonoétique* se fabrique à partir d'une perspective subjective. La conscience *noétique* correspond à un état de conscience ne possédant pas cette qualité subjective mais consiste en la conscience qu'une connaissance est effectivement familière. La familiarité est en ce sens une connaissance qui n'est pas nouvelle. Pour caractériser ces deux phénomènes, on parle de *rappel* pour les connaissances impliquant la conscience *autonoétique*. Ce qui donc, fait référence à une mémoire très

probablement épisodique. On parle de *familier* pour le cas où cela implique un état de conscience *noétique*. Ce qui ferait plutôt référence aux aspects sémantiques. La réponse *rappel* durant une tâche mémoire correspondant à la capacité de récupérer les connaissances relatives au moment où le mot est apparu dans la phase d'encodage. Ce qui correspond à un contexte spatio-temporel caractéristique de la mémoire épisodique, avec en plus, la capacité de s'imaginer le moment où l'on étudie ce mot, la conscience *autonoétique*. La réponse *familier* quant à elle correspond à une récupération des connaissances, sans qu'il soit possible pour les individus de s'imaginer l'endroit ni le moment où ils ont étudié le mot dans la liste, mais qu'il soit accessible via d'autres facteurs non directement définissables (Tulving, 1985b, voir I.C2. Le Remember / Know). Cette définition du rappel met l'accent sur la sensation associée au *rappel* qui est un marqueur important de l'état de conscience, et par conséquent, de la mémoire épisodique.

Des auteurs s'intéressent aux formes de connaissances subjectives, qui complètent l'étude des connaissances objectives comme le proposait Ebbinghaus. Galton (1879) et Ribot (1891) remarquaient que les souvenirs anciens présentent une qualité de rétention accrue en

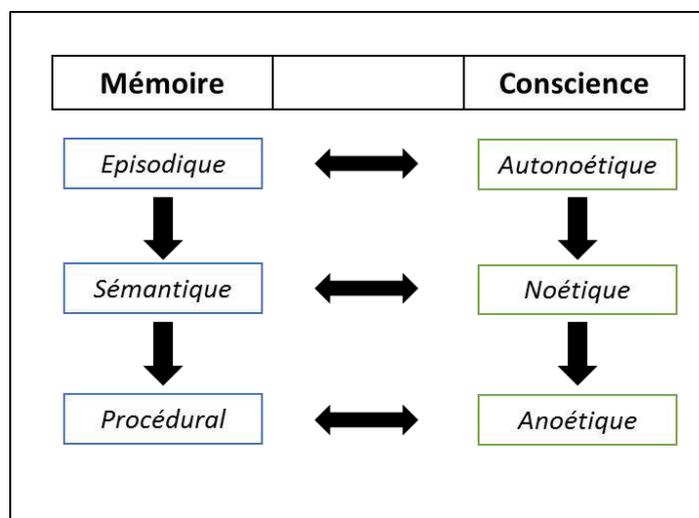


Figure 5 - I.5 : conception mono hiérarchique de Tulving (1985). Tulving proposait une conception de la mémoire caractérisée par la qualité de l'état de conscience par lequel elle se produit. Le plus haut niveau est la mémoire épisodique qui est associée à la qualité autonoétique, c'est-à-dire qu'elle dépend de notre conscience de revivre l'expérience dans toute sa complexité spatio-temporelle et phénoménologique. La mémoire sémantique possède une qualité de conscience noétique dans le sens où l'information rappelée est non contextualisée et générale à propos de l'environnement. Enfin la mémoire procédurale qui est dépourvue de conscience subjective de la connaissance rappelée.

comparaison des souvenirs plus récents, ce qui implique de considérer le temps comme un facteur primordial dans le renforcement des souvenirs personnels. Ces différences de performances, liées à l'expérience personnelle et aux objectifs de l'individu invitent à

considérer l'existence d'une forme de mémoire générée par les processus du système de mémoire épisodique : la mémoire autobiographique (Conway, 2001; Conway & Pleydell-Pearce, 2000).

Le développement du concept de mémoire autobiographique est ancien et précède les concepts de mémoire à long terme déclarative épisodique que nous avons définis. La mémoire autobiographique est une formalisation conceptuelle corrélée aux systèmes de mémoires sémantiques et épisodiques se déroulant au cours de la vie d'un individu. Elle désigne un ensemble de connaissances générées par ces systèmes mnésiques, il s'agit là des souvenirs, constituant l'identité et le sentiment de continuité dans le temps relatif à un individu. Il s'agit en somme d'un contexte cognitif interne à l'individu qui interagit avec le système de mémoire épisodique telles que les dimensions spatiales et temporelles. Une de ses particularités étant la relation subjective d'un individu avec son expérience de la vie quotidienne et son expérience passé. À noter que l'amplitude temporelle de la mémoire autobiographique est précise et s'étend sur l'ensemble de la vie de l'individu. Des événements se produisant avec quelques secondes d'intervalles peuvent constituer deux souvenirs autobiographiques fortement distincts l'un de l'autre. Cela s'explique par des stratégies de rappel du souvenir spécifiques et relatives à l'historique des connaissances de l'individu. En cela, le self fournit une dimension contextuelle interne qui s'ajoute aux dimensions déjà citées de la mémoire épisodique. Je considère, dans le cadre de mes travaux, la mémoire autobiographique comme une résultante des interactions contextuelles internes à l'individu et ne la dissocie pas de la mémoire épisodique. Comme le suggère la conception dichotomique initiale de Tulving (1972) qui se concentre sur les deux systèmes de mémoire, que sont la mémoire épisodique et la mémoire sémantique, comme les unités de base à la constitution d'une mémoire autobiographique. En effet, selon Tulving, la capacité de rappel de l'expérience d'un événement passé selon les dimensions spatiale, temporelle et événementielle façonne la mémoire autobiographique et peut être considérée comme découlant directement d'elle (Tulving, 2002). La mémoire sémantique quant à elle permet de façonner le paysage conceptuel et factuel dans lequel s'insère la mémoire autobiographique. Je reviendrai sur les modèles de Tulving plus avant (voir I.B3.2a. Le modèle GAPS / SPI)

I.B3. Les modèles théoriques

I.B3.1. Modélisation de la mémoire du Temps

Dans le cadre de mes travaux, je m'appuie très largement sur la modélisation de l'organisation temporelle de la mémoire telle que formulée dans les travaux Friedman (1987, 1993, 2004, 2007, 2008). D'après lui, il convient de classer les théories cognitives de la mémoire du temps selon trois types d'informations : la distance, la localisation et l'ordre. Ces trois types d'informations sont disposés dans un continuum intangible que représente le temps absolu. La distance temporelle peut être comprise comme l'espace temporelle qui s'est écoulé dans le continuum entre un indice temporelle passé et notre présent, ou entre deux indices temporels. La localisation fait référence à la localisation des indices temporels sur le continuum. Le troisième type est l'ordre de la disposition des indices temporels dans le continuum qu'est le temps. Il correspond de fait à l'ordre d'occurrence de ces indices dans le continuum.

I.B3.1a. Les théories de la distance

La mémoire s'organise autour de l'occurrence d'un événement dans le continuum temporel. D'après Murdock (1974), l'information temporelle entourant l'événement serait stockée sous un format spécifique. La structure du signal correspondant au format de l'encodage de l'événement permettrait de déterminer sa distance temporelle avec le présent. D'autres auteurs suggèrent que les propriétés de la mémoire évoluent et provoquent des changements au fil du temps (voir I.B1.2b. La rétention). Par conséquent, la nature des changements fournit des informations concernant la distance temporelle des événements (Hinrichs, 1970; Morton, 1968). La dégradation durant le stockage d'un indice temporel fournit l'information sur la date du moment de l'occurrence de cet événement. Il existe un constat selon lequel la performance pour distinguer la distance temporelle entre deux événements (en précisant l'ordre dans lequel ils se sont produits) est accrue lorsqu'ils sont éloignés les uns des autres ; au contraire des événements qui se trouvent être proche temporellement (Estes, 1986; Gordon & Chater, 2001; Yntema & Trask, 1963). Il s'agit de l'effet de distance temporelle (Kesner et al., 2002; Kesner & Rogers, 2004). Il se présente lorsque des événements proches temporellement interfèrent l'un l'autre dans leur rappel. Alors que ces mêmes événements, sur une distance temporelle plus large, ne présentent pas

d'interférence. Cette proposition tend vers une perspective purement chronologique (autre que reconstructive donc) de l'organisation temporelle des événements, mais cela est contredit par des études faisant usage de matériaux écologiques. En effet la quantité de détails associés à un événement, par exemple l'attentat du 11 septembre, rend son indice temporel plus récent qu'un événement moins détaillé (Brown et al., 1985).

I.B3.1b. Les théories de la localisation

Selon Friedman (2004) il existe deux grands types de théories de la localisation des indices temporels dans le continuum. La première suppose que l'information caractéristique de l'indice temporel, l'heure et la date, est encodée selon un format commun puis associée de la même manière à tous les événements (Flexser & Bower, 1974; Hasher & Zacks, 1979). Cependant la nature des informations sur la datation des événements n'est pas spécifiée, mais présente la caractéristique d'être automatiquement associée et encodée à l'occurrence de l'événement.

La seconde théorie de la localisation est de nature reconstructive dans la mesure où elle est produite en fonction du contexte et les connaissances préalables à l'occurrence de l'événement. L'information temporelle dépend par conséquent de l'encodage de l'événement et de ses éléments contextuels. Elle peut, le cas échéant, être déduite des connaissances préalables et/ou entourant l'événement. Ces éléments contextuels sont multidimensionnels et peuvent être : des endroits, des activités ou des objets (Friedman & Wilkins, 1985; Hintzman et al., 1973). Cette conception de l'organisation temporelle des événements est très contextualisée et fournit un cadre d'étude intéressant dans le cas de la mémoire épisodique. Dans le cadre de mes travaux, je proposerai des expériences visant à exploiter cette théorie et à rendre compte des modulations du contexte sur le rappel des épisodes mnésiques (Voir IV.B. Ordre temporelle (Axe B))

I.B3.1c. Les théories de l'ordre

Il existe un troisième type de théories décrite par Friedman. La théorie de l'ordre temporel des événements. Ici, l'information temporelle est créée dans la mesure où il est nécessaire de récupérer une l'occurrence d'un événement antérieur dans le continuum (Hintzman et al., 1975a; Hintzman et al., 1975b; Tzeng & Cotton, 1980). Les auteurs promouvant cette théorie

proposent l'idée que chaque événement est encodé avec un code d'identification unique représentant l'indice temporel. Ce code est rendu accessible de manière à déterminer l'ordre de son occurrence, non par rapport au continuum, mais par rapport à un autre événement cible. Cela permet de déterminer entre deux événements, lequel des deux s'est réalisé en premier. Cette théorie présente l'intérêt de fournir une explication de notre habileté à déterminer l'ordre temporels des événements liés sémantiquement ou contextuellement. Cependant, elle ne parvient pas à expliquer comment il est possible de déterminer l'ordre de deux événements indépendants sémantiquement ou contextuellement. Je suggère ici qu'il s'agit ici d'une influence du contexte qu'il est nécessaire d'évaluer au même titre que la théorie de la distance temporelle.

I.B3.1d. La segmentation

Outre les trois principaux types d'organisations temporelles décrits ci-dessus, un processus clé supplémentaire lié à la mémoire temporelle concerne la « *segmentation* ». Pour donner du sens à nos actions, nous les organisons sous forme d'épisodes mnésiques thématiques positionnés dans le temps. Un moyen par lequel il nous est possible de générer un épisode dans le continuum temporel est la *segmentation*. Car un épisode possède nécessairement un début et une fin avec un espace de temps entre ces deux repères temporels (Zacks & Tversky, 2001). La *segmentation* s'effectue simultanément et sur plusieurs échelles de temps, permettant par la suite de les organiser à partir de leur indice d'encodage temporel (Kurby & Zacks, 2008). Il est suggéré que le processus de *segmentation* temporel est essentiellement adaptatif, dans le sens où il requiert de produire un comportement donné en réponse à un impératif environnemental ou contextuel. L'épisode mnésique produit par le système de mémoire épisodique est généralement lié à une activité spécifique qui est réalisée dans le temps et dans l'espace (Zacks et al., 2007). Ce système est automatique et s'effectue au moment de l'encodage d'un épisode mnésique, comme nous l'avons vu précédemment dans les considérations temporelles de Friedman. Il s'agit de mettre à jour la situation subjective et de délimiter en mémoire ce qui est d'un même épisode ou non. Cette aptitude à construire des limites temporelles automatiques est critique dans le cas d'une compréhension de texte par exemple (Gernsbacher, 2013; Zwaan et al., 1995a; Zwaan et al., 1995b) et aussi pour les activités de la vie quotidienne (voir I.F.).

Des résultats du rappel d'épisodes mnésiques après un délai de rétention s'étendant de quelques minutes à plusieurs heures ont montré que les limites temporelles servent comme indice pour la récupération en mémoire à long terme. En effet, la présentation des stimulus à encoder aux alentours des points de segmentation d'un épisode sont mieux rappelés que les stimulus se situant entre l'espace temporel des limites de l'épisode (Newtson & Engquist, 1976) de la même manière que ces points de *segmentation* caractérisent le rappel des événements d'un film (Boltz, 1992; Schwan & Garsoffky, 2004). En définitive, un épisode mnésique correctement segmenté produit des indices temporels qui permettent de faciliter le rappel et / ou de déterminer sa position dans le continuum temporel. Il permet également de positionner l'épisode en fonction des autres. Ce sur quoi nous justifions l'utilisation d'une tâche de jugement d'ordre temporel que nous décrirons plus bas.

1.B3.2. Modélisation de la mémoire du contexte

En plus de l'aspect clé du QUAND quelque chose s'est produit, nous avons vu que d'autres éléments associatifs (par exemple, OÙ) et l'état de conscience sont également des déterminants clés de la mémoire épisodique (voir 1.B2.3. La conscience et le self). Je vais présenter brièvement deux modèles cognitifs classiques qui incorporent spécifiquement ces caractéristiques et qui peuvent s'appliquer particulièrement bien à des expériences impliquant des contextes d'encodage complexes et naturalistes, comme ceux utilisés dans ma thèse.

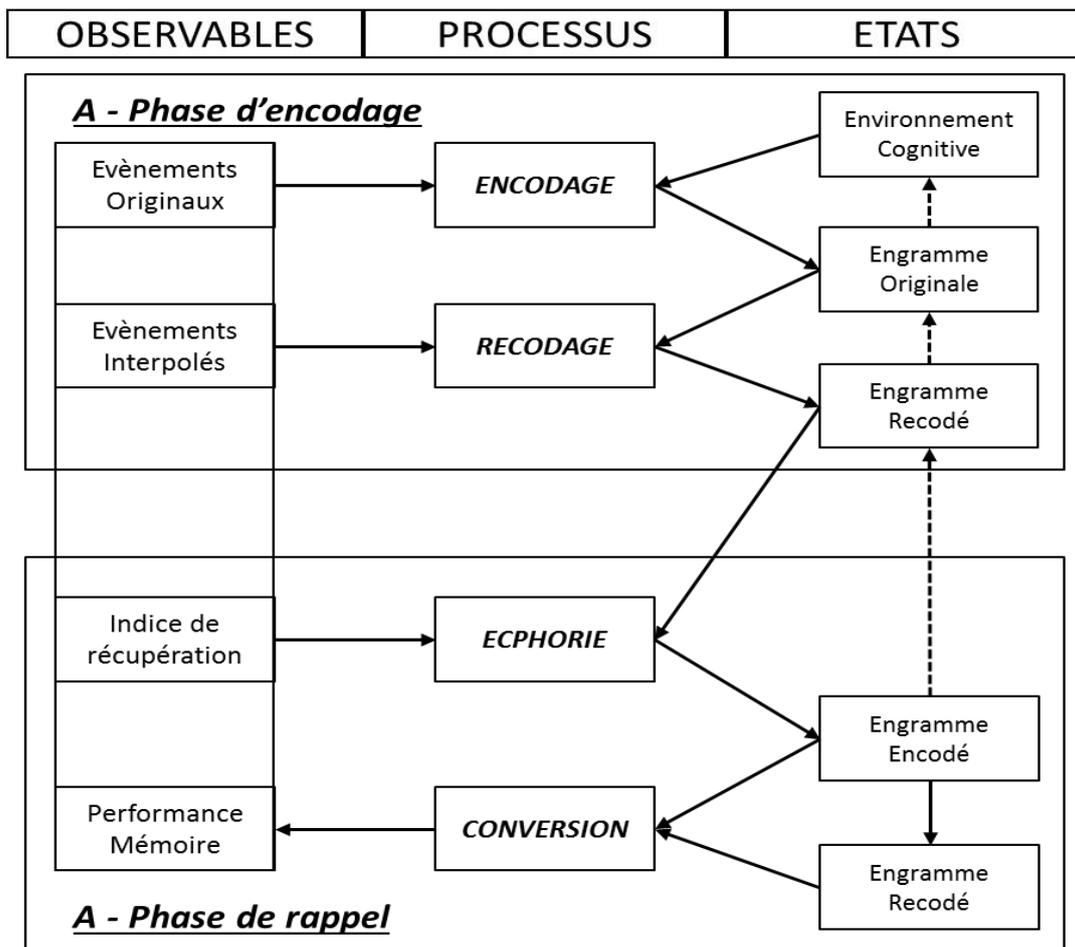


Figure 6 - I.6 : Le modèle GAPS de Tulving (1983). Tulving a proposé une modélisation de la mémoire épisodique explicitant les mécanismes qui la composent et son fonctionnement au sein d'un environnement. Elle décrit l'ensemble de processus de mémorisation et de rappel. Les flèches pleines expriment une relation causale telle que : les événements originaux provoquant un effet d'encodage. Les flèches pointillées expriment une relation de mise à jour telle que : l'engramme originale est modifiée à partir de l'environnement cognitif. Le concept le plus marquant, considérant le cadre de mes travaux, est l'ecphorie. Il s'agit du processus par lequel l'information (indice de récupération) entre en interaction avec l'information stockée pour produire l'expérience du souvenir. C'est en somme un processus de rappel qui implique autant l'information issue de l'indice que l'information contenue en mémoire dans le but de construire une expérience mentale subjective formant le souvenir d'un épisode.

Le modèle GAPS (Tulving, 1983 et voir **Figure 6 – I.6**) fournit un cadre général d'étude comportementale et il présente de surcroît l'intérêt de préciser les effets et concepts mis à jour dans l'étude de la mémoire épisodique. Le modèle s'articule autour de la description des différentes phases que sont l'encodage, le stockage et la récupération spécifique à ce système de mémoire.

Durant la phase d'encodage, l'occurrence d'un événement est enregistrée avec son environnement spatio-temporelle sous forme d'engramme. Il s'agit, pour Tulving (1983), de la désignation des processus neurobiologiques traduisant et délimitant précisément la trace

en mémoire de l'événement encodé. Dans le cadre de cette thèse, nous parlons d'épisode mnésique. A l'époque, l'engramme était caractérisé par l'apprentissage d'une liste de mots. L'encodage d'un mot comprend son contexte dans lequel il est traité, dans ce cas-ci, la liste de mots. Mais les éléments interne à l'événement du traitement du mot, la sémantique et les associations relatives à ce dernier, sont également encodés sous la forme d'un *engramme* (ou épisode mnésique). Le modèle GAPS, décrivant la mémoire épisodique, admet qu'il s'agit d'un système de mémoire à long-terme déclaratif. Les *engrammes* sont par conséquent conservés sur le long terme et sont la base à partir de laquelle on procède au rappel d'un événement. Les *engrammes*, dans leur définition stricte, sont uniques à chaque événement et leur contexte. Cependant, dans le cas d'un événement très similaire à un nouvel événement en cours d'encodage, un processus de ré-encodage de l'événement précédemment encodé est opéré de manière à produire une distinction nette entre les deux. Ce ré-encodage peut également provoquer le remplacement de l'*engramme* ancien par la génération d'un *engramme* représentatif de l'événement plus récent.

Le modèle GAPS propose d'élucider les mécanismes à l'œuvre durant la récupération, ou le rappel, pour dissocier le système de mémoire à long terme déclaratif sémantique de l'épisodique. Il comprend donc la récupération d'un *engramme*, ou épisode mnésique, constitué des dimensions événementielle, spatiale et temporelle : le quoi, quand et l'où ? En plus de quoi, ce processus de récupération s'effectue sous un état de conscience spécifique dit *autonoétique* (voir I.C2. Le Remember / Know). Le processus de rappel caractéristique d'un épisode mnésique est l'*ecphorie*. Il s'agit de la combinaison de l'*engramme* avec des indices de récupération cohérents et congruents permettant une récupération de l'épisode mnésique cible. Pour que cela survienne, il est nécessaire que les indices soient suffisamment similaires avec tout ou une partie de l'*engramme* encodé cible pour le réactiver. Une récupération nécessite un indice congruent explicitement ou implicitement présenté dans la phase de rappel. Lorsque l'information présentée comme indice correspond à un *engramme* encodé, le processus d'*ecphorie* combine les deux et génère l'expérience, sous l'état conscience *autonoétique*, du rappel de l'épisode mnésique traduit de l'*engramme*.

Tulving désigne comme *information ecphorique* la combinaison congruente des éléments indices avec les éléments de l'épisode mnésique, selon une conception multidimensionnelle

de la mémoire épisodique, ces informations *ecphoriques* se porteront sur la situation spatiale, temporelle et événementielle. L'information peut être *ecphorique* dans une de ces dimensions, pour soutenir le rappel de l'épisode, mais peut échouer dans les autres dimensions contextuelles. Ces variations au niveau de l'*ecphorie* des éléments d'un épisode sont déterminantes dans le rappel d'un épisode mnésique (voir **Figure 6 – I.6**).

Le modèle GAPS prend en compte la relation de similarité qui existe entre l'épisode mnésique, les indices et la situation contextuel de l'encodage. Tulving définira ces relations via le concept de *spécificité d'encodage* (Thomson & Tulving, 1970). Il s'agit là de considérer la qualité et la pertinence des indices dans la génération d'information *ecphorique* pour le rappel d'un épisode. Ce concept englobe l'ensemble des opérations durant l'encodage qui déterminent ce qui est effectivement encodé et associé à un épisode, et les opérations par lesquelles la combinaison des indices présentés sont *ecphoriques* ou non. On peut considérer que la probabilité du rappel d'un épisode est déterminée par l'interaction entre le contexte de son encodage et de celui de la récupération. Par conséquent, le rappel de l'épisode n'est pas une restitution fidèle de son engramme, mais une construction combinée de tout ou une partie de l'engramme et des indices de récupération. Les performances de rappel, la qualité des détails et la mobilisation d'un état de conscience spécifiquement *autonoétique* étant directement corrélées à la similarité entre les indices et l'épisode.

Cette sensation ou cet état de conscience spécifique de la mémoire épisodique se produit lors du rappel de l'épisode, elle fait partie intégrante des processus entourant l'*ecphorie*. La relation entre *ecphorie* et la conscience *autonoétique* est intrinsèque. L'une implique nécessairement l'autre. En effet, lorsque le rappel d'une information *ecphorique* a lieu, le rappelant prend conscience de l'*écphorie* de l'information, c'est cet aspect qui définit la conscience *autonoétique*. La nature de cet état de conscience est imprécise et s'entoure de plusieurs sensations difficiles à mesurer, cependant le rappelant peut facilement dissocier cet état conscience d'un autre.

En 1995, le modèle évolue et se voit compléter par deux systèmes supplémentaires de mémoire (système de représentations perceptives, mémoire de travail) et des précisions sur les apports de l'approche fonctionnaliste des processus d'encodage, de stockage et de récupération. Ainsi, dans sa conception plus récente (Tulving, 2001; Tulving, 2002), les

systèmes de mémoire sont hiérarchisés par leur ordre d'apparition au cours du développement ontogénétique et phylogénétique. D'autre part, l'encodage d'informations est nécessairement sériel et dépendant de l'intégrité du niveau inférieur de mémoire, auquel cas l'encodage n'est plus opérant. Le stockage des informations s'opère en parallèle, tandis que leur récupération est indépendante des autres systèmes de mémoire, ce qui permet d'avoir accès à des informations déjà stockées en mémoire même si le système inférieur est défaillant. Enfin, la récupération des informations peut être consciente et volontaire, on parlera de mémoire explicite/déclarative, soit non consciente, et on parlera de mémoire implicite/non déclarative. Au final, on retrouve donc la mémoire procédurale qui est un système *anoétique* (sans aucun accès conscient) automatique regroupant les informations non ou peu verbalisables sur des habilités perceptives, motrices et cognitives, par l'apprentissage inconscient des connexions entre les stimuli et l'action.

I.B3.2b. Le modèle SMS

Les travaux de Conway (2005) sur le modèle du *Self-Memory-System* (SMS ; voir **Figure 7 – I.7**) fournissent un modèle heuristique de la mémoire autobiographique visant à fournir un cadre théorique globale de son fonctionnement et de sa position vis-à-vis de la mémoire épisodique avec laquelle elle est régulièrement assimilée. Pour Conway, la mémoire autobiographique est un système de mémoire qui traite et retient les souvenirs issus des expériences subjectivement vécues par l'individu. Il s'agit de souvenirs possédant une perspective personnelle, qui ne sont par ailleurs pas toujours des souvenirs accessibles à la manière de la mémoire épisodique, ce peut être par exemple des connaissances sémantiques. La proposition de Conway définit la mémoire autobiographique comme un ensemble plus complexe et plus larges de souvenirs dont la composante récurrente est la subjectivité. Ces souvenirs possédant une qualité autobiographique sont construits dynamiquement à partir d'une base de connaissances autobiographiques préalablement instituée durant la vie de l'individu. C'est une structure de connaissance qui organisent les expériences autobiographiques vécues en classe thématique d'un niveau hautement abstrait que sont les périodes de la vie à des niveaux plus empiriques (perceptifs, sensoriels). L'ensemble du système de mémoire autobiographique résulte d'une interaction entre le *Self* et l'environnement dans lequel on extrait les souvenirs (Conway & Pleydell-Pearce, 2000).

Une des notions fondamentales de l'approche de Conway est le *Working Self*. Il s'agit d'un concept qui englobe un ensemble complexe de buts formant l'avatar subjectif de l'individu dans sa propre vie. Le *Working Self* module les accès à la mémoire à long terme selon les propres connaissances présentes dans cette même mémoire. Cette interaction forme un continuum qui est l'essence de l'identité d'un individu. Les connaissances préalables sont larges, elles sont composées des connaissances associées au contexte familial et professionnel de l'individu mais s'étendent au-delà des connaissances produites par les interactions de l'individu seul. En effet, les éléments socio-culturels influencent grandement la perspective qu'engendre le *Working Self* et par conséquent les informations transformées en souvenirs épisodiques par la suite. Le *Working Self* est un contrôle spécifique de la qualité de l'encodage dont l'objet est d'associer une perspective subjective construite et relative à des événements de la vie quotidienne. On remarque l'émergence de défaillances (confabulation) dans le cas où la cohérence entre les représentations subjectives préalables et la réalité de l'interaction du *Working Self* avec l'environnement échoue (Conway & Tacchi, 1996; De Brigard, 2014; Michaelian, 2012, 2016). À noter également que le *Working Self* est influencé par le contexte culturelle et l'attitude sociale des individus dans le groupe (Ross & Wang, 2010; Wang, 2004, 2008; Wang & Brockmeier, 2002; Wang & Conway, 2004, 2013).

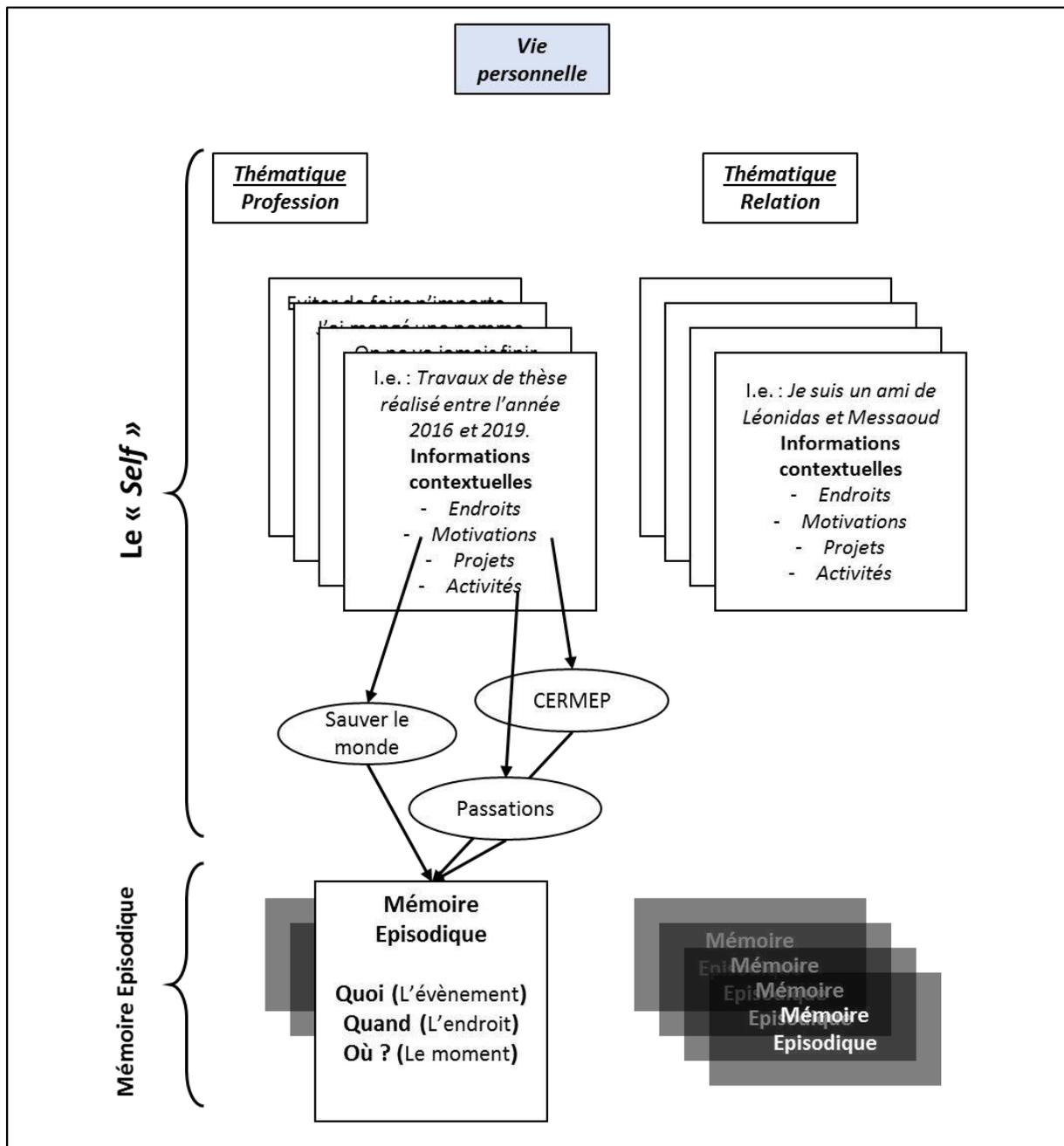


Figure 7 - 1.7: Le Self-Memory System de Conway & Jobson (2012). Le modèle SMS est un cadre d'étude conceptuelle de la mémoire épisodique proposé initialement par Conway & Pleydell-Pearce (2000) ; Conway, Singer & Tagini 2004. Son objectif consiste à décrire l'existence de deux composantes principales indépendantes qui sont le *working self* et la base de connaissance autobiographique. Ces composantes sont la base de la conception des épisodes mnésiques de nature autobiographique. Ils pointent ici l'importance du contexte environnemental mais également des buts et perspectives singulière de l'individu se rappelant.

La base de connaissances autobiographiques s'est structurée au cours de la vie de l'individu. Elle est organisée de façon hiérarchique et composée de l'ensemble des événements classés en fonction de thèmes généraux. Comme par exemple la vie dans une ville particulière, Lyon, ou les relations professionnelles et personnelles. Ces parties sont également divisées en différentes périodes. Par exemple, j'étais à Lyon pour faire mes études. Ces thèmes contiennent des séries d'événements peuplés de composants plus ou moins complexes : les

individus avec lesquels on a interagi, les activités que j'ai pu effectuer durant mes études. Cela mène vers les souvenirs précis et détaillés contextualisés dans les dimensions spatiales, temporelles : les mémoires épisodiques. Par exemple, le coup de tête que j'ai mis à mon ami. Ces souvenirs peuvent être déconstruits en éléments plus fondamentaux, c'est-à-dire, sensorielles et perceptuelles. Il s'agit là en fait des composantes contextuelles du souvenir épisodique : par exemple la couleur de la salle d'expérimentation. Ces détails sont visuels et implique donc des processus d'imagerie mentale (Johnson et al., 1988).

Le modèle de Conway appuie le fait que l'état de conscience *autonoétique* est caractéristique du rappel des éléments de la mémoire épisodique et qu'il permet d'ailleurs de dissocier les souvenirs probables des confabulations. De plus, ces souvenirs détaillés et précis tendent à nécessiter plus de ressources pour les rappeler, prenant plusieurs secondes là où la mémoire sémantique présente de meilleures performances (Haque & Conway, 2001). Dans des travaux récents Conway et Jobson (2012) consolide le fait que l'encodage de ces souvenirs épisodiques est associé aux objectifs et buts spécifiques aux individus mais également spécifiques à leur culture. Il existe des éléments soutenant le fait que les souvenirs sont modulés par le contexte culturel qui est, par exemple, divergent dans le cas de l'Occident et de l'Asie. L'un relève d'une approche individualiste et l'autre plutôt communautaire, voire collectiviste. Wang (2008) dans ses travaux démontre que la nature des souvenirs épisodiques des participants américains diffère de celle des participants asiatiques. En cela, le modèle de Conway considère la mémoire dans le contexte étendu de son déploiement dans la vie quotidienne des individus, et qu'il est donc nécessaire de prendre en compte cette dimension-là. Il met également en évidence la forte modulation du contexte dans le rappel des épisodes mnésiques interagissant avec le Self, ce dernier processus étant lui-même inhérent au contexte.

I.C. Paradigmes

L'ensemble des théories que j'ai présenté ont été élaborées à partir de protocoles expérimentaux qui ciblaient chacun d'entre eux des phénomènes mnésiques spécifiques. Je présente ici les paradigmes qui ont construit ces modèles et ma compréhension de la mémoire épisodique. Ebbinghaus (voir Hoffman & Bamberg, 2006; Nicolas, 1992) constatait déjà le problème que représente la mesure de la mémoire. La persistance d'un épisode

mnésique et son intégrité dépendent de la façon dont elles sont mesurées. Il proposa le paradigme de *Relearning* qui consiste à contrôler l'apprentissage d'une liste de mots puis, suite à un délai de rétention, mesurer le temps nécessaire au rappel correct de cette liste de mots puis la liste est réapprise. La facilitation de la vitesse du réapprentissage rend compte des performances de la mémoire sur des matériaux précis. A la suite de l'émergence des concepts de mémoire à long terme explicite épisodique, il convenait de développer de nouveaux paradigmes statuant sur le fait qu'un épisode donné avait, ou n'avait pas, eu lieu dans le passé. Nous ferons une présentation du paradigme du *Rappel* et de la *Reconnaissance*.

Le *Rappel* : est une mesure de la mémoire qui consiste à fournir des instructions concernant la rétention de matériaux précis, comme par exemple, mémoriser des images de chats. Le sujet doit à la suite d'une période de rétention, reproduire sous forme digitale, écrite ou orale les informations mémorisées à propos des images de chats. Le rappel dans le cas de la mémoire épisodique s'accompagne des éléments contextuels associés, dans la totalité de leur complexité (voir I.B1.3. Rappel et I.B2. Les dimensions contextuelles).

La *Reconnaissance* : bien que conservant les mêmes principes en termes d'encodage, se dissocie au niveau de la phase de rappel. Il s'agit là de présenter, sous une forme plus ou moins précise, des informations comme par exemple les images de chats. Le rappelant se doit de déterminer si l'information s'est effectivement présentée dans la phase d'encodage : « As-tu vu ce chat ? ». La précision et la vitesse du rappel fournissent autant d'informations sur les performances de la mémoire.

Ces différentes méthodes ne présentent pas de grande différence en ce qui concerne l'étude comportementale du système de mémoire qu'elle cible. Cependant, elle présente des différences qualitatives. Le paradigme de reconnaissance démontre une sensibilité accrue pour la mesure de la performance en mémoire que les autres (Postman & Rau, 1957), elle fournit le meilleur score en termes de précision du rappel, avec une détérioration du souvenir moins importante. Tandis que le Rappel présente une complexité accrue. Nous constatons que la mesure de la mémoire dépend d'une échelle de temps absolu sur lequel on base un temps de rétention mais également les vitesses de récupération des souvenirs. Puis sur la justesse de la récupération des souvenirs effectivement encodés. Nous verrons ici

le paradigme de Mémoire Source rendant compte du rappel des éléments contextuels d'un épisode. Le paradigme Remember / Know délimitant notre aptitude à distinguer les épisodes des autres formes de souvenirs. Le paradigme de Rappel Associé qui permet de cibler le rappel des épisodes de manière contrôlé. Et enfin le paradigme de jugement de l'ordre temporel nous permettant d'évaluer l'organisation temporelle des épisodes en mémoire.

1.C1. La mémoire source

Les tâches de *mémoire source* et de reconnaissance du contexte sont celles dans lesquelles le souvenir des détails de l'événement est explicitement évalué. Dans ce type de paradigme, la phase d'encodage consiste en la présentation d'un item qui se verra accompagné d'une scène associée ou bien dans des positions ou orientations spécifiques. Son contexte est enrichi par un ensemble d'autres items. Dans une tâche de *mémoire source* typique en phase de rappel, on présente un indice du souvenir, puis on contrôle expérimentalement le rappel des éléments contextuels de ce souvenir. La première question est généralement un contrôle du rappel effectif de l'item : « souvenez-vous de cet objet ? », puis est poursuivie par le contrôle du rappel du contexte. L'étude de la mémoire source nécessite une récupération des détails autour d'un souvenir et ces derniers doivent être connus et contrôlés par l'expérimentateur. Il est possible que d'autres éléments contextuels, alors non relatifs au souvenir cible, interfèrent dans le rappel, cependant il est possible de mesurer ces anomalies avec le paradigme *Remember / Know* qui permet de distinguer la familiarité du rappel effectif au moment de la première question, ce qui n'est pas possible dans le cas d'une tâche de mémoire source stricte. La tâche de mémoire source permet d'évaluer directement des dimensions spécifiques des détails contextuels (l'endroit « Où ? » et le moment « Quand ? ») et de déterminer si les détails contextuels ont des mécanismes de traitement propres à un mode ou sont au contraire communs (Diana, 2017).

1.C2. Le Remember / Know

Le paradigme *Remember / Know* ou *Rappel / Familier* fut originellement proposé par Tulving (1985b) qui considérait l'existence de trois états de conscience caractéristiques des systèmes de mémoire procédurale, sémantique et épisodique. Ce paradigme avait donc pour objectif de distinguer ces états de conscience et par conséquent cibler l'état *autonoétique* marqueur spécifique de la mémoire épisodique. Les participants étudient une liste de mots durant la

phase d'encodage. Durant la phase de rappel, ils doivent juger s'ils sont capables de se souvenir du mot présenté. Deux réponses sont possibles : *Rappel* / *Familier* (ou nouveau). Tulving interprète les réponses *Rappelle* comme étant associé à un état de conscience auto-noétique de la mémoire épisodique et les réponses *Familier* comme un état de conscience noétique marqueur de la mémoire sémantique. Le paradigme sera approfondi par Gardiner (1988) qui prendra en compte une définition plus précise des relations contextuelles des réponses *Rappelle* et des réponses *Familier*, sur laquelle la différence entre les deux se concentre. Le *Rappel* sera ainsi défini comme étant une aptitude à prendre conscience des aspects contextuels de l'événement que nous avons effectivement vécu lors de la présentation du stimulus lors de la phase d'encodage. La réponse *Familier* fait référence à notre aptitude à discriminer un événement nouveau d'un stimulus d'événements effectivement vécu dans la phase d'encodage mais sans être capable d'en récupérer les aspects contextuels de manière consciente (Dunn, 2004; McClelland & Chappell, 1998). En plus de quoi il existe une dissociation entre les deux réponses liées à la « force » de l'événement qui influe uniquement sur les réponses *Rappel*, cela constitue un indicateur que l'événement a effectivement été encodé et n'est pas nouveau. Pour mesurer ce phénomène, on considère un paramètre de *degrés de confiance* dans le choix opéré de la mémoire par les participants (Egan, 1958; Inoue & Bellezza, 1998). Cette conception du rappel est issue du domaine du traitement du signal. Je présente ici succinctement les différents paradigmes qui lui sont associés (voir Figure 8 – I.8).

Détection du Signal à un processus.

Le modèle original de Egan (1958) repose sur une tâche qui consiste à reconnaître – « oui », ou ne pas reconnaître – « non », un item. Cette activité cognitive est modélisée de telle manière qu'on aurait un indice de familiarité associé à chaque item qu'il faut juger. Plus l'indice est élevé, plus le participant donnera une réponse « oui » plutôt que « non ». Ce paradigme sera affiné dans deux déclinaisons considérant toujours les réponses *Rappel* et *Familier* comme issues d'un même processus : les modèles *Equal-Variance Signal Detection* (EVSD) et *Unequal-Variance Signal Detection* (UVSD). Ces modèles considèrent le *Rappel* et la *Familiarité* comme un processus unique, les tâches de reconnaissances en mémoire épisodique proposent que le jugement soit basé sur la « force » de l'événement, entendons

par là comme un signal pondérant l'ensemble des facteurs permettant le rappel. L'évaluation de la *force* de l'événement se faisant au moyen de règles de décision pour déterminer si l'événement n'as pas, ou a effectivement été vécu dans le contexte cible (Dunn, 2004; Hintzman, 1984; McClelland & Chappell, 1998).

Détection du Signal à deux processus.

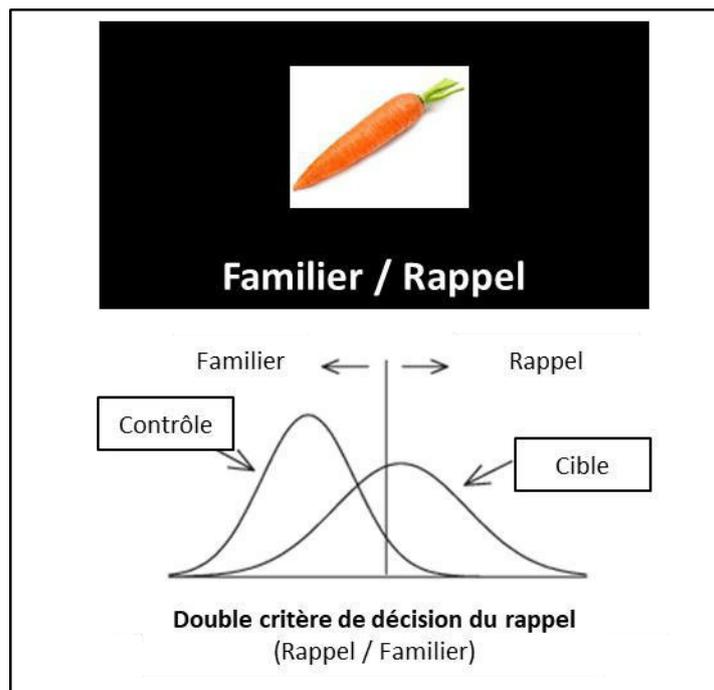


Figure 8 – 1.8 : Exemple de paradigme Remember / Know. Je présente ici un exemple à partir du modèle Continuou. Detection Process (CDP) de Wixted & Mikes (2010). On demande aux participants de produire un jugement de mémoire selon deux critères Rappel ou Famlier. L'axe des abscisses correspond à un indice de familiarité. La valeur de l'indice dépasse ou non le seuil représenté par la ligne de démarcation au centre. Le seuil détermine le choix que va produire le participant e. train de se rappeler. La confiance du rappel de la cible par le participant est corrélée à l'éloignement de l'indice de familiarité sur la droite (rappel) qui peut être plus ou moins important comparativement à un indice contrôle.

Il existe de nombreuses autres théories concernant ces processus de reconnaissance que sont le *Rappel* et la *Familiarité* (Dede et al., 2014; Eichenbaum et al., 2007; Montaldi & Mayes, 2010; Squire et al., 2007; Wixted & Mickes, 2010), dans le cadre de mes travaux, je m'appuie sur la conception initialement proposée par Tulving. Dans la vision originale de Tulving, les réponses *Rappel* et *Famlier* correspondent à deux processus de rappel de systèmes de mémoires différents qui ont pour différence principale l'importance de la relation entre l'état de conscience et surtout des éléments du contexte formant la récupération du souvenir. Cette perspective est cohérente avec la théorie de double processus des systèmes cognitifs (Atkinson & Juola, 1973; Rajaram, 1993; Wixted & Mickes, 2010; Yonelinas, 2001). En effet, le processus du souvenir s'effectue lorsque la présentation

de l'occurrence d'événement peut déclencher le rappel des éléments contextuels associés (Jacoby, 1991). Ce point-là est essentiel en ce qui concerne la mémoire épisodique telle que nous l'avons définie. De cette manière le paradigme *Remember / Know*, basé sur une conception de deux processus distincts, constitue un outil d'investigation tout adapté à l'étude de la mémoire épisodique (Gardiner, 1988; Rajaram, 1993; Tulving, 1985b; Yonelinas, 2002).

1.C3. Le rappel associé / indicé

Les tests de reconnaissance associatifs se concentrent sur la relation qui existe entre deux ou plusieurs éléments pouvant former un épisode mnésique riche. Dans ce type de paradigme, il s'agit d'étudier des listes de paires d'items. Par exemple une paire UV, une paire WX et une paire YZ. Le principe de base de la reconnaissance associative est d'évaluer les paires et de reconnaître les paires effectivement encodées. Il faut donc être capable de distinguer et de reconnaître la paire UV d'une paire contrôle artificielle comme UZ. À noter que tous les items présentés sont dans ce cas-ci tous étudiés, ce qui concentre les performances sur la capacité du rappel de l'association entre les items. Les jugements de mémoire associative doivent plutôt être faits uniquement sur la base de la mémoire des associations formées entre les éléments individuels (Hockley & Consoli, 1999; Jackson & Schacter, 2004).

Dans ce paradigme, il s'agit d'une tâche associative d'un contexte avec un item. Durant la phase d'encodage, les participants devaient mémoriser 180 paires d'items et de contextes uniques à chaque essai. Chaque paire est présentée durant 3500 ms. Ensuite, les participants sont invités à indiquer s'ils réussissaient ou non à formuler une histoire sur la façon dont l'élément pourrait être utilisé dans le contexte qui lui est associé ; cette exigence de réponse visait à encourager le traitement actif de chaque paire item - contexte.

Dans le cadre de l'étude des souvenirs plus complexe, la méthode fut initialement proposée par Galton, 1879 puis réutilisée dans de nombreux protocoles avec des matériaux olfactifs ou photographiques (Rubin et al., 1984) mais usuellement avec des matériaux verbaux (Crovitz & Schiffman, 1974; Rubin, 1982). Il s'agit de se remémorer des souvenirs épisodiques personnels (autobiographiques) liés aux mots présentés durant la stimulation et d'évaluer la qualité du rappel. Les méthodes à partir de mots indicés ont surtout été utilisées dans les

modèles considérant l'accès en mémoire sur un continuum organisé, il permet de rendre compte des conditions dans lesquelles les performances de rappel sont accrues (Conway, 2001). La méthode rend compte également de l'engagement de systèmes cognitifs liés aux émotions : la qualité hédonique d'un souvenir ou l'impact des troubles émotionnels sur l'organisation des souvenirs (Williams et al., 2007; Williams & Broadbent, 1986).

La méthode du rappel indicé fait ses preuves dans le cadre des modèles de conception de la mémoire des épisodes mnésiques personnels par l'accès aux souvenirs de ces derniers, plutôt qu'à l'expérience du souvenir. Par exemple, le *Test Episodique de Mémoire du Passé Autobiographique TEMPau* (Piolino et al., 2009 ; voir **Figure 9 – I.9**) s'intéresse également à la qualité du rappel contextué d'un souvenir d'un épisode mnésique personnel et ajoute à cela le paradigme *Remember / Know* (Gardiner, 1988, 2001; Tulving, 1985b) qui appuie le rappel des dimensions de la mémoire épisodique : l'événement, le lieu et le temps selon un état de

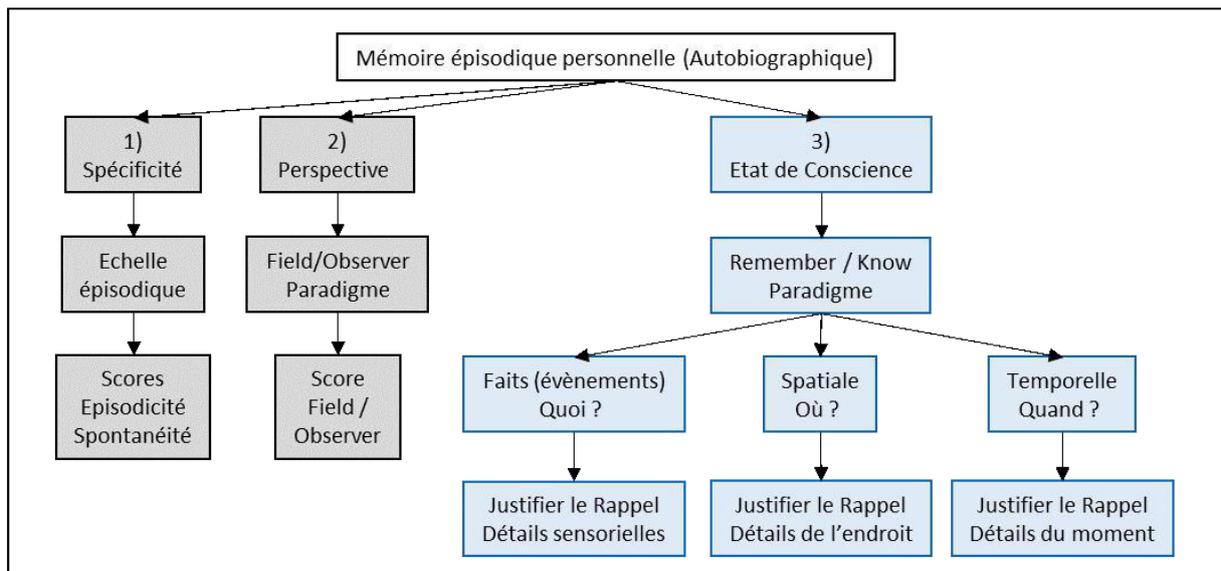


Figure 9 – I.9 : Le Test Episodique de Mémoire du Passé autobiographique (TEMPau). Le TEMPau (Piolino 2009, consiste en l'évaluation de la mémoire épisodique par le moyen d'un ensemble de procédures permettant de caractériser les performances du rappel. C'est un questionnaire qui s'intéresse à caractériser la réviviscence mentale des souvenirs épisodiques ainsi que du niveau de détails contextuels autobiographiques récupérés selon la phénoménologie autoétiologique (Tulving 1985). Le test illustre l'importance de considérer la qualité de l'état de conscience et la perspective subjective lors du rappel des épisodes mnésiques.

conscience spécifique.

I.C4. Le jugement de l'ordre temporel

Il existe plusieurs types de paradigmes qui ont été utilisés pour étudier indirectement la mémoire du contexte temporel chez les humains : *le jugement de récence relative* et la

mémoire de l'ordre ou de la position temporelle. La *tâche de jugement relatif* présente aux participants deux éléments qui ont déjà été encodés et leur demande d'identifier l'élément qui a été étudié le plus récemment. Cependant, dans la tâche de discrimination récente, les participants n'ont pas nécessairement besoin de se rappeler l'ordre des événements. Des jugements exacts ne peuvent être fondés que sur la familiarité relative des deux éléments : on peut déduire que des éléments plus familiers sont plus récents.

Dans le paradigme *de jugement de l'ordre temporel*, les participants sont tenus de récupérer explicitement soit l'ordre temporel absolu, soit l'ordre temporel relatif de plusieurs éléments qui sont présentés consécutivement. Ce mécanisme permet d'élucider l'organisation du contexte temporel des événements et des relations qui existent entre eux. Bien que l'utilisation de stratégies d'association sémantique dans cette tâche puisse masquer la différence entre la mémoire du contexte temporel ou non temporel, la tâche de jugement de l'ordre temporel permet néanmoins de cibler la mémoire du temps et son organisation (Anderson, 1974; Eichenbaum & Fortin, 2005; Friedman, 2004; Suzuki et al., 2002).

I.D. Les substrats neuronaux

Jusqu'ici, j'ai surtout discuté de méthodologies et de théories d'un point de vue cognitif, mais la compréhension de la mémoire épisodique a beaucoup prospéré grâce aux études sur l'organisation anatomo-fonctionnelle du cerveau. Une grande partie des connaissances acquises sur les substrats neurobiologiques de la mémoire sont issues de la neuropsychologie. Les lésions cérébrales génèrent des déficits cognitifs qui sont étudiés pour délimiter les aspects fonctionnels du système de mémoire. Comme par exemple dans le cas de Henry Molaison (HM), sa capacité de mémoire à long terme, plus spécifiquement la mémoire épisodique fut altérée par une opération chirurgicale. Le reste de ses facultés intellectuelles étant, cependant, préservés. Les concepts de mémoire épisodique, en premier lieu proposé par Tulving lui-même, furent grandement influencés et délimités par les capacités fonctionnelles et anatomique observées chez HM (Corkin, 2013). Le déficit de HM entérine le fait que la mémoire épisodique est un système indépendant des autres systèmes cognitifs comme la mémoire à court terme ou la mémoire procédurale. En plus de quoi, le cas HM attesta l'importance de la relation anatomique et fonctionnelle par l'étude des régions lésées et des comportements qui en résultent. Le comportement est effectivement corrélé à

l'intégrité structurelle du cerveau. Les études récentes convergent donc vers l'étude de modèle animaux ou l'utilisation de méthodes non-invasives permettant le recrutement de nombreux participants. L'imagerie cérébrale fonctionnelle produira des avancées majeures en ce qui concerne la compréhension des relations anatomo-fonctionnelles depuis les années 1990 ouvrant la voie vers une exploration plus fine des structures corticales gouvernant la mémoire humaine. Nous passerons en revue ici les différentes régions qui dans la littérature sont associées à l'encodage et au rappel d'un épisode mnésique.

I.D1. Le Lobe Temporal Median

I.D1.1. L'hippocampe & cortex entorhinal

Les études sur les patients amnésiques, dont HM, de Scoville et Milner (1957) ont mis en évidence l'importance de l'intégrité de l'hippocampe dans la mémoire épisodique. En effet, l'hippocampe du patient HM présentait des lésions bilatérales générant des déficits de la mémoire épisodique importants. Cependant les auteurs sont restés prudents sur l'interprétation d'un lien strict entre la mémoire et l'hippocampe. Corkin et al. (1997) proposeront d'étudier avec précision les lésions des structures corticales du patient HM, en plus des lésions de la moitié de l'hippocampe, du gyrus denté et du complexe subiculaire, les auteurs mettant en évidence des anomalies dans les régions adjacentes de l'hippocampe. Ces études suggèrent que la mémoire repose sur un réseau de régions corticales étendu dont l'hippocampe est toutefois bien un acteur majeur. Tout en précisant le rôle de l'hippocampe dans la génération des épisodes mnésiques, nous présenterons ici les différentes interactions qui existent entre l'hippocampe et les structures adjacentes.

Des réseaux anatomo-fonctionnels furent proposés pour rendre compte des relations qui existent entre l'hippocampe et les régions adjacentes. Squire et Zola-Morgan (1991) proposent de décrire le *medial temporal lobe memory system* qui est un réseau de régions corticales étendues qui comprend en plus de l'hippocampe le cortex périrhinal (PRC), le cortex parahippocampique (PHC), le cortex entorhinal (EC), l'amygdale et le diencephale (**Figure 10 – I.10**). Ce système interagissant avec les aires néocorticales (frontale, temporale et pariétale) rend compte de la mémoire des événements et des faits, c'est-à-dire la mémoire à long terme déclarative qui fournit l'habileté de créer de nouveaux souvenirs, soit la mémoire épisodique et la mémoire sémantique.

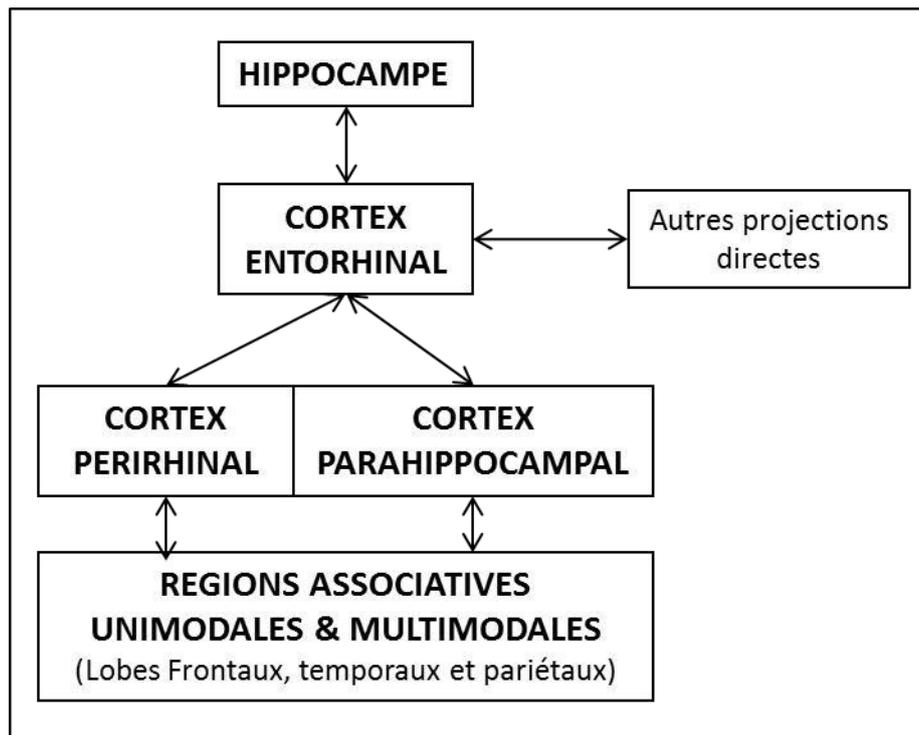


Figure 10 - I.10 : Le système mémoire du lobe temporal médian (Squire & Zola-Morgan 1991). Il s'agit d'une illustration du système mémoire du lobe temporal médian tel que proposé par Squire & Zola-Morgan en 1991. Le cortex entorhinal est une source majeure de projections vers les régions hippocampiques (Le complexe subiculaire, les régions CA1 CA3 et le Gyrus denté) et qui en retour reçoit les projections des régions associatives unimodales et multimodales des lobes frontaux, temporaux et pariétaux. Le cortex entorhinal reçoit également des projections venant du cortex orbito-frontal, du cortex cingulaire, insulaire et du gyrus temporal.

Des travaux menés sur les modèles animaux s'intéressant aux interactions entre les structures internes du lobe temporal médian ont mis en évidence l'importance du cortex périrhinal pour le traitement des objets (Meunier et al., 1993; Meunier et al., 1996; Murray & Mishkin, 1986; Nemanic et al., 2004; Zola-Morgan et al., 1989; Zola-Morgan et al., 1993). Alors que, d'autres études ont démontré que des lésions de l'hippocampe (Murray & Mishkin, 1998; Zola et al., 2000) démontrent un déficit moindre concernant le traitement des objets ce qui renforce le débat autour du rôle fonctionnel des structures composant le lobe temporal médian.

En ce qui concerne la mémoire épisodique, l'hippocampe joue cependant un rôle critique, comme le vérifie le cas d'amnésie décrit par Vargha-Khadem et al. (1997) où l'intelligence générale et la mémoire sémantique sont relativement bien préservées en dépit d'une mémoire épisodique défaillante. Ces travaux soutiennent l'idée que le MTL dispose de fines spécificités fonctionnelles qui s'associant aux structures adjacentes fournissent l'aptitude de la mémoire des événements. On peut noter par exemple la distinction fonctionnelle entre l'hippocampe et le cortex parahippocampique. Ce dernier est essentiel pour la rétention

d'informations contextuelles associées à un épisode mnésique et aux connaissances sémantiques (Hayes et al., 2007; Mishkin et al., 1997).

Comme je l'aborderais dans la section sur la mémoire quotidienne (voir I.F.), les distinctions fonctionnelles sont plus facilement détectables par l'usage de paradigmes écologiques. Brewer et al. (1998) proposera une étude IRMf avec des matériaux écologiques : des photographies possédant un contexte en extérieur dans une première condition et en extérieur dans une seconde condition pour investiguer les structures du rappel d'épisode mnésique. Les participants devaient catégoriser le contexte de la photographie. Avec un paradigme *Remember / Know*, ils ont observé dans le cas d'un rappel conscient des activations dans le lobe frontale droit et des activations dans les régions hippocampiques droites et gauche. Cette étude faisant usage de matériaux écologiques met à jour la relation importante entre les réseaux du cortex préfrontal et du MTL pour la mémoire épisodique, ce qui est encore confirmé dans les études plus récentes (St Jacques et al., 2008, voir I.F2. La situation temporelle).

Les caractéristiques fonctionnelles de l'hippocampe sont complexes et sont impliquées dans de nombreuses modalités dimensionnelles. Nous abordons ici le cas du traitement du contexte spatial du souvenir épisodique. L'étude de la navigation dans un environnement où la mémoire des lieux possède une littérature abondante sur les modèles animaux pointant l'importance des structures hippocampiques (Burgess et al., 2002; Maguire et al., 1998; Morris et al., 1982; O'keefe & Nadel, 1978; Rawlins & Olton, 1982). En effet, l'environnement serait représenté à la manière d'une carte cognitive codant l'espace selon des patterns d'activité neuronaux dans l'hippocampe. Les études qui se sont concentrées sur le codage de la dimension spatiale dans l'hippocampe confirment son importance cruciale dans le système de mémoire épisodique (Crane & Milner, 2005; Pigott & Milner, 1993).

Du point de vue du traitement temporel, l'hippocampe joue également un rôle. Il serait impliqué dans l'encodage du temps relatif d'un événement. Des études chez l'animal ont effectivement démontré qu'une modulation de l'activité de l'hippocampe génère des indices contextuels temporels permettant le succès du rappel de l'ordre de l'occurrence des événements (Manns et al., 2007). D'autres preuves convergeant vers une représentation du temps dans l'hippocampe sont fournies par la constatation que les lésions de l'hippocampe

ont altéré la capacité des rats à distinguer les odeurs récentes parmi une série d'événements olfactifs (Kesner et al., 2002), même si les animaux étaient capables de reconnaître les odeurs (Agster et al., 2002). Chez l'homme, les paradigmes de jugement de récence indiquent que le cortex préfrontal et l'hippocampe contribuent à ce type de mémoire contextuelle temporelle (Amiez & Petrides, 2007; Cabeza et al., 1997; Kesner et al., 1994; Milner, 1971, 1982; Milner et al., 1991; Schacter, 1987; St Jacques et al., 2008; Suzuki et al., 2002). D'autres études compatibles avec cette idée ont démontré une relation entre l'hippocampe et le PHC pour le traitement de l'ordre temporelle de l'occurrence des événements (Jenkins & Ranganath, 2010; Tubridy & Davachi, 2011).

L'hippocampe est un acteur majeur dans l'encodage et le rappel de nouveaux événements, cependant les régions alimentant l'hippocampe semblent donc également être importantes pour le cas de la mémoire épisodique en cela qu'il s'agit d'une mémoire multidimensionnelle et très contextuée.

1.D1.2. Cortex périrhinal & parahippocampe

Les travaux de Aggleton et al. (2001) dégagent deux idées importantes suggérant une dissociation fonctionnelle des structures composant le MTL. Ils démontrent que le cortex périrhinal (PRC) est impliqué dans la reconnaissance des objets qui paraissent familiers et que l'hippocampe est engagé dans le rappel associé des objets effectivement encodés et de nature épisodique. Les travaux de Konkel et Cohen (2009) et de Staresina et al. (2011) soutiennent la proposition initiale de Aggleton et Brown (1999) qui appuie le rôle associationniste de l'hippocampe entre les items présentés et leur contexte par l'intermédiaire des régions adjacentes, sans que ce dernier soit critique dans notre capacité à nous rappeler des éléments constitutifs de l'expérience. Nous avons ici une distinction entre un état subjectif conscient de l'expérience mnésique d'un objet et son contexte et de la sensation de connaître (Rappel / Familier). Les régions du lobe temporal médian présentent, selon l'activité mnésique engagée, des différences fonctionnelles à ce propos au milieu duquel le PRC et le PHC ont des rôles précis que nous allons détailler.

De nombreuses études ont montré que le cortex périrhinal (PRC) et le cortex parahippocampique (PHC) ont des rôles fonctionnellement distincts pour ce qui concerne la mémoire (Bird & Burgess, 2008; Diana et al., 2007; Ranganath, 2010). Le PRC interviendrait

dans l'encodage et la récupération des informations à propos des items composant l'épisode mnésique. Ce qui serait également relié au processus à l'œuvre pour la détection de la familiarité. Le PHC interviendrait quant à lui plutôt dans l'encodage et la récupération du contexte constituant l'épisode. Des études portant sur les lésions de la région parahippocampique chez le singe indiquent que celles-ci ont altéré la mémoire de la localisation spatiale, tandis que les lésions périrhinales ont altéré la mémoire de reconnaissance de l'objet (Alvarado & Bachevalier, 2005). Bien que cette fonction soit altérée également lorsque des lésions sont produites dans l'hippocampe et le PHC, le déficit est moins grave (Nemanic et al., 2004). Dans des études IRMf chez l'homme, les activations durant l'encodage et le rappel en PRC sont spécifiques dans le cas de la détection de la familiarité de l'item présenté. De plus, la région présente une activité accrue lors du rappel des détails caractéristiques des items présentés (la qualité de l'image de l'objet), alors que l'activation dans le PHC est accrue pendant l'encodage et la récupération réussie des associations contextuelles liées aux items présentés (Staresina et al., 2011). On a également l'exemple d'un patient humain présentant des lésions du MTL plus limitées dans une zone englobant la majeure partie du cortex gauche du PRC, l'amygdale, le cortex temporo-polaire et le cortex entorhinal mais épargnant l'hippocampe et le PHC. Le patient présentait de graves déficiences dans la mémoire de reconnaissance des items basée sur la familiarité, mais une capacité normale à se souvenir du contexte associé à des items spécifiques (Bowles et al., 2007). Ces résultats suggèrent que la PRC est cruciale pour la reconnaissance des objets et de leur information intrinsèque, en revanche, le PHC et l'hippocampe, permettent de récupérer spécifiquement l'épisode mnésique et ses éléments contextuels (Montaldi & Mayes, 2010).

Dans le cas du PHC, des études usant du paradigme de la *mémoire source* ont montré que l'activité du PHC augmente spécifiquement durant l'encodage et le rappel des items dans le cas où les informations contextuelles durant l'encodage sont mémorisées avec succès (Weis et al., 2004). L'activité du PHC est également accrue pendant l'encodage et la récupération du contexte associé à la présentation des items (Davachi et al., 2003). Son rôle dans le traitement du contexte est important, notamment vis-à-vis de l'espace comme c'est le cas dans le RSC. Sa connexion anatomique et fonctionnelle avec le RSC est forte, les deux structures encodent les informations contextuelles spatiales d'un épisode mnésique (Cansino

et al., 2002; Ekstrom et al., 2011). Toutefois elles se distinguent sur certains points tout en restant complémentaires (Epstein et al., 2007), le PHC a une activité accrue dans le traitement d'une scène spatiale immédiate indépendamment du fait que cette dernière soit rappelée, ce qui n'est pas le cas du RSC. De plus, l'activité relative à l'espace du PHC se dissocie de l'activité de l'hippocampe. En effet le PHC semble être circonscrit à l'interprétation des détails relatifs à l'espace plutôt qu'à la localisation comme c'est le cas dans l'hippocampe (Hassabis et al., 2009). Ainsi le PHC sous-tend l'aptitude à récupérer le contexte situationnel associé aux éléments relatifs à l'objet d'un épisode mnésique (voir le mécanisme de *pattern completion* dans I.D1.1. L'hippocampe & cortex).

I.D2. Cortex préfrontal

Comme je l'ai discuté dans la section précédente, le rappel d'un épisode mnésique repose sur l'intégrité fonctionnelle des réseaux du MTL. Cependant la reconstruction de l'épisode mnésique nécessite l'engagement de nombreuses autres structures pour produire le rappel des dimensions contextuelles associées. Cela se traduit par des activités cérébrales disparates en termes de location dans le néocortex. Nous allons faire une revue des régions impliquées dans la mémoire épisodique au niveau des lobes frontaux.

Le cortex préfrontal ventromédian joue un rôle dans la mémoire à long terme déclarative épisodique (Diamond & Levine, 2018; Fletcher & Henson, 2001) et la consolidation en mémoire sur des échelles de temps allant de quelques secondes (Bero et al., 2014) à quelques jours (Winocur & Moscovitch, 2011). Les recherches fMRI chez l'homme suggèrent que le vmPFC contient des structures de connaissances préalablement encodées (voir I.B1.2a. Les schémas) composées d'associations entre le contexte, les lieux, les événements et permet *in fine* de fournir les réponses adaptatives correspondantes à notre environnement (Euston et al., 2012; van Kesteren et al., 2012 ; voir aussi I.E2. SLIMM). Le vmPFC est mobilisé dans de nombreuse activité cognitive étant donné le fait qu'il est nécessaire de se référer aux connaissances préalables d'un contexte donné. Je présente ici le cas de son influence dans la mémoire déclarative à long terme de souvenirs anciens et / ou épisodiques (Bonnici et al., 2012; Frankland & Bontempi, 2005).

L'activité du vmPFC implique des processus de contrôle *top-down* qui influent sur un large panel d'aptitudes cognitives. Le vmPFC est impliqué dans le rappel des souvenirs épisodiques mais n'est cependant pas critique pour cette aptitude cognitive. Les mécanismes du vmPFC permettent de fournir des capacités adaptatives dans l'exploitation des connaissances en mémoire et guide notre action au sein de notre environnement en fonction de nos expériences passées. Le PFC module en outre l'activité des régions du MTL dans les différentes phases que constituent l'encodage, la rétention et la récupération (Cabeza & Moscovitch, 2013; Fletcher & Henson, 2001; van Kesteren et al., 2010) et ce en fonction des objectifs et contextes spécifiques (Diamond & Levine, 2018). En effet il est par exemple très impliqué dans des tâches incluant le rappel des détails contextuels et sémantiques que sont la mémoire source et le jugement d'ordre temporel (Duarte et al., 2005; Wheeler et al., 1997). Le vmPFC semble être spécifiquement engagé lors du traitement du contexte dans la mesure où les lésions dans cette région ne provoquent pas de déficit au niveau du rappel des objets (Janowsky et al., 1989).

Cependant, il semble que cette structure ne soit pas critique dans le rappel des souvenirs épisodiques. Des études investiguant la mémoire épisodique en faisant usage du paradigme Remember / Know chez des patients présentant des lésions du vmPFC ont donné des résultats discutables qui ne concluent pas à la mobilisation spécifique du cortex vmPFC. Ce qui encourage à penser que le vmPFC s'associerait à d'autres régions cérébrales pour fournir le rappel correct et confiant du souvenir épisodique. Il existe également des dissociations fonctionnelles au sein de la structure. En effet, le PFC latéral est impliqué dans la recherche et l'exploitation active du contenu en mémoire, et les régions plus rostrales étant essentielles pour les aspects liés au self du souvenir (Spaniol et al., 2009). La mémoire épisodique qui se déploie dans la vie quotidienne génère en plus des dimensions spatio-temporelles la dimension du Self. Nous avons vu dans la section relative au Self que ce concept est relié à l'état de conscience auto-noétique décrit par Tulving. Des études ont démontré l'implication du PFC dans l'intégrité de la conscience auto-noétique spécifique du Self (Conway & Pleydell-Pearce, 2000; Wheeler et al., 1997).

En ce qui concerne les régions dorsolatérales (dlPFC) et ventrolatérales (vlPFC) du cortex préfrontal, le dlPFC est impliqué dans la manipulation ou la structuration active du contenu

de la conscience. Par conséquent, les éléments encodés et récupérés sont façonnés par les processus sous-jacents de cette région. Les études d'IRMf révèlent des augmentations de l'activité du dlPFC et du MTL au cours de l'encodage d'objets via une tâche de mémoire associative et lors du rappel des associations entre les objets uniquement (Blumenfeld et al., 2011). À l'inverse, le vlPFC est impliqué quant à lui dans le traitement des informations relations entre objet, mais aussi de l'objet lui-même (Blumenfeld et al., 2014). On observe que ces régions cérébrales sont plutôt impliquées dans le traitement de l'organisation sémantique entre les éléments et sur les éléments du souvenir. Une étude observe que l'activité du dlPFC pendant l'encodage permet de prédire par la suite la force du regroupement sémantique d'une liste de mots pendant une tâche de rappel libre. Le vlPFC est impliqué également dans l'organisation et le maintien de structure sémantique permettant en association avec le MTL de constituer le souvenir épisodique (Moscovitch, 1992; Paller & Wagner, 2002; Simons & Spiers, 2003). De plus le vlPFC est critique dans le déploiement de stratégies d'encodage et de rappel relatives au Self, dans des tâches de rappel indicé via un contrôle stratégique de la mémoire (Badre & Wagner, 2007).

On verra que dans un point de vu plus large les régions du cortex préfrontal sont fortement interconnectées avec les régions du cortex périrhinal et du complexe parahippocampique. Constituant en ce sens le cœur des dissociations anatomo-fonctionnelles rapportées par le modèle AT/PM (Inhoff & Ranganath, 2017; Ranganath & Ritchey, 2012; Ritchey et al., 2015) qu'on abordera plus avant (voir I.E3. Modèle AT/PM).

1.D3. Cortex pariétal

1.D3.1. Précuneus

Bien que l'importance des structures de lobe temporal médian et des lobes frontaux sur l'acquisition, la consolidation et la récupération des souvenirs épisodiques soit critique, des protocoles de recherches de ces dernières années appuient l'existence de preuve mettant en avant la contribution du cortex pariétal médian (Buckner & Wheeler, 2001; Hayama et al., 2012; Johnson et al., 2013; Vilberg & Rugg, 2008). En premier duquel le précuneus joue un rôle crucial dans la simulation visuelle mentale égocentrique des expériences vécues (Cavanna & Trimble, 2006).

Les études faisant usage de paradigmes de rappel indicé en mémoire faisant usage de matériaux verbaux et imagés mettent en avant la mobilisation du précuneus (Wagner et al., 2005). Cela est cohérent avec l'hypothèse selon laquelle le précuneus serait « l'œil de l'esprit » proposé dans les travaux de Fletcher et al. (1995), c'est-à-dire, dans le cas de protocole de mémoire faisant usage de matériaux qu'il est possible d'imager mentalement, le précuneus construirait cette image et fournirait une aptitude accrue pour le rappel de tels objets. Il est intéressant de noter que le protocole de Fletcher et al. (1995) proposait un questionnaire visant à évaluer l'état de conscience dans lequel se trouvait les participants pour opérer le rappel. Il confirme l'hypothèse selon laquelle le précuneus joue un rôle pour le traitement de l'imagerie mentale et ce spécifiquement dans le cas d'un rappel avec état de conscience autoérotique et selon une perspective égocentrique. En effet des auteurs ont démontré que le précuneus est impliqué dans le traitement spatial égocentrique préférentiellement au traitement allocentrique (Burgess, 2008). Les patients présentant des lésions pariétales médianes présentent des altérations spécifiques de la navigation égocentrique (Wilson et al., 2005), et ce même lorsque les lésions sont limitées au précuneus (Suzuki et al., 1998) et pendant une tâche de navigation basée sur la mémoire (Ciaramelli et al., 2010). Ces résultats sont appuyés par des études IRMf basés sur des tâches de navigation spatiale, elles mettent en avant la contribution du précuneus (Rosenbaum et al., 2004; Spiers & Maguire, 2007) dans la bonne aptitude à naviguer dans un espace et même à se l'approprier en mettant à jour les différentes positions d'objets composant l'environnement selon une perspective égocentrique (Wolbers et al., 2008). De manière générale, le précuneus serait impliqué dans le codage en mémoire des représentations contextuelles spatiales selon une perspective spécifique.

Il est démontré que le précuneus est également impliqué dans le traitement des stimulus déjà rencontré, plus que ceux qui sont nouveaux (Tulving et al., 1994). Des études récentes appuient ces évidences vis-à-vis de l'activité du précuneus pour le traitement des éléments encodés et le rejet des éléments qui sont nouvellement présentés (Daselaar et al., 2009; Donaldson et al., 2010; Shannon & Buckner, 2004; Wagner et al., 2005 ; voir figure **Figure 11 – I.11**).

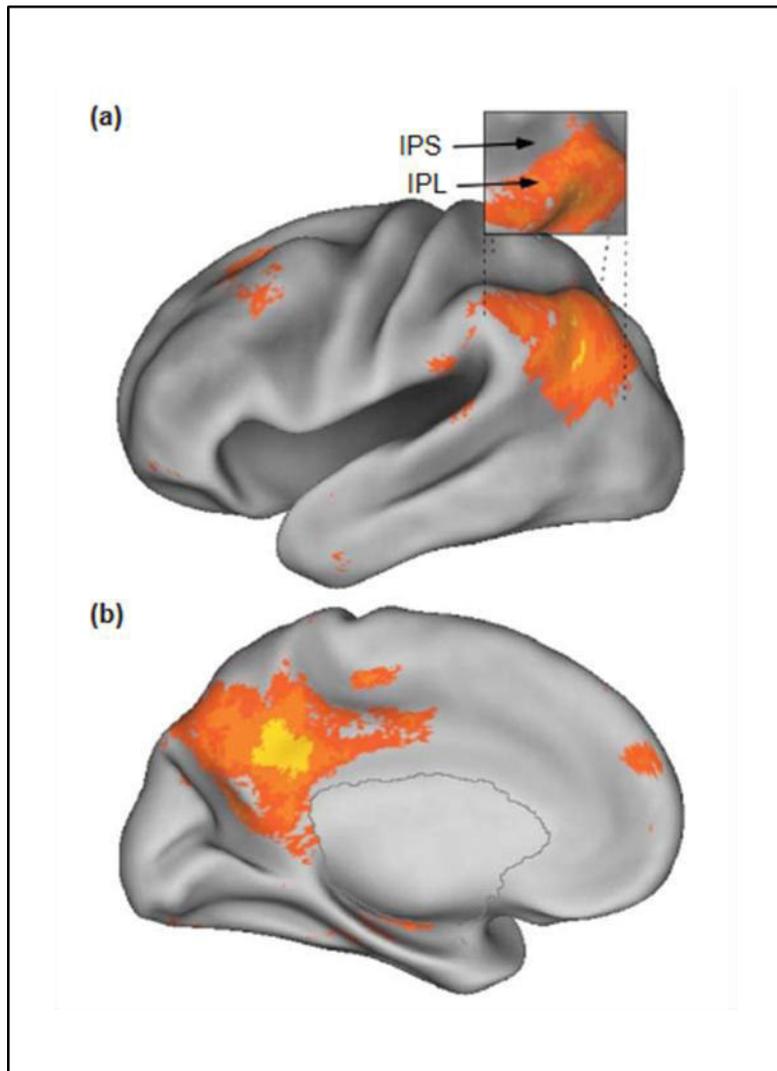


Figure 11 - I.11 : Effet Remember / Know. Analyse de convergence des souvenirs réussie. L'activité montrée sur les surfaces corticales a) latérales et b) médianes reflète les conditions d'IRMf liées à l'étude de la convergence des études IRMf (voir méta-analyse de Wagner 2005) des contrastes entre les choix de Rappel (Remember) d'épisode mnésique et de choix Familier (Wheeler & Buckner 2004), les essais de rappel de la source correct et de la source incorrecte (Kahn 2004 Henson 1999), et la reconnaissance suivant l'encodage profond et l'encodage peu profond (Shannon & Buckner 2004).

Les travaux de Cabeza et al. (2001) ont par exemple tenté de déterminer les structures engagées dans le rappel spécifiquement correct de souvenir. Il s'agissait de présenter à des participants une vidéo de deux orateurs qui énonçaient une liste de mots. Lors de la phase de rappel, les mots indices étaient composés d'une liste de mots énoncé dans la phase d'encodage (Vrai Souvenir), une liste de mots proches sémantiquement des Vrai Mots mais non énoncés (Faux Souvenir) et une liste de nouveaux mots jamais énoncés et non sémantiquement proches. Les résultats ont démontré que la distinction d'un souvenir Vrai d'un souvenir Faux et Nouveau se faisait par le biais d'activités préférentiellement localisées dans un réseau comprenant le PHC, le gyrus angulaire et le précuneus (Richter et al., 2016). Là où une activité accrue dans le PFC était corrélée à la détection des souvenirs nouveaux.

Nous avons vu qu'il existait une distinction entre le traitement des éléments du souvenir qui nous paraissent familiers et les éléments effectivement rappelés. Le précuneus joue également un rôle dans la distinction de ces deux processus qui sont dissociés par l'usage du paradigme *Remember / Know* vu plus tôt (Henson et al., 1999; Wheeler & Buckner, 2004). Mais aussi le paradigme de rappel de la *mémoire source* (Cansino et al., 2002) qui appuie l'importance du rappel des éléments contextuels au souvenir dans le cas de la mémoire épisodique. Le traitement subjectif de l'expérience de matériaux visuels se trouve encodé de manière dispersée dans le cortex. Des études récentes proposant un point de vue reconstructif de la mémoire mettent en avant le rôle du précuneus dans le rappel de souvenirs épisodiques complexes avec leurs éléments contextuels (Jonker et al., 2018).

L'ensemble de ces résultats démontre que le précuneus et plus généralement les réseaux du cortex pariétal médian sont impliqués dans le traitement des détails contextuels visuo-spatiaux, temporels, de la perspective égocentrique / allocentrique et du souvenir effectivement encodé. À souligner avec cela la dissociation entre les réponses liées au contexte ci-proposé par rapport aux réponses stratégiques venant du PFC, mais montrant aussi un partage de ces effets dans le précuneus (Donaldson et al., 2010; Guidotti et al., 2019; Wagner et al., 2005). Ces activités dans le cortex pariétal médian sont décrites dans le modèle AT/PM (Inhoff & Ranganath, 2017; Ranganath & Ritchey, 2012; Ritchey et al., 2015) comme faisant partie du réseau distinctif et spécifique : postérieur médian (PM) dédié au traitement du contexte. Je décrirai ce modèle dans la section I.E3. Modèle AT/PM.

I.D3.2. Gyrus angulaire & cortex rétrosplénial

Le cortex pariétal est également impliqué dans le rappel des épisodes mnésiques confiants et corrects, c'est-à-dire non familiers (Cabeza et al., 2008; Vilberg & Rugg, 2008; Wagner et al., 2005) qui reposent sur une suite anatomo-fonctionnelle dont font partie le gyrus angulaire (AnG) et le cortex rétrosplénial (RSC). Le gyrus angulaire bénéficie d'une forte connexion avec le lobe temporal médian (Uddin et al., 2010), et il est fonctionnellement stratégique dans l'intégration multimodale des informations sémantiques, langagières et sensorielles (Seghier, 2013). D'après les données issues de patients cérébrolésés, la contribution du gyrus angulaire se concentrerait autour de la qualité du rappel des épisodes mnésiques sur deux aspects : la richesse et la confiance à propos du souvenir cible (Moscovitch et al., 2016). La

nature multidimensionnelle de la mémoire épisodique permet de se souvenir de nombreux aspects différents d'une expérience vécue, tels que les images, les odeurs et les sons. Comme nous l'avons discuté dans les sections précédentes, le rappel de ces éléments contextuels s'effectue par une activité mentale spécifique qui se traduirait par l'activité accrue dans le gyrus angulaire et le cortex rétrosplénial (Rugg & Vilberg, 2013). En effet, des données IRMf, proposent l'idée que le gyrus angulaire module l'orientation de l'attention *bottom-up*, pointant vers l'exploitation des connaissances stockées en mémoire (Cabeza et al., 2012). Il s'agirait là d'établir une connexion entre l'information indice et l'épisode encodé et de permettre de statuer sur la congruence ou non de ces informations (O'Connor et al., 2010). Il est également proposé l'idée que le gyrus angulaire serait la composante anatomo-fonctionnelle du buffer épisodique (Baddeley, 2000; Vilberg & Rugg, 2008). Les activités liées au souvenir dans cette région varient en fonction de la quantité des informations rappelées à propos de l'objet et de son contexte issu d'un épisode mnésique (Vilberg & Rugg, 2007). Ces travaux supportent l'idée d'une dissociation des processus de rappel familier et de rappel confiant. L'activité accrue dans le gyrus angulaire serait la démonstration du rappel d'un épisode mnésique avec son contexte et ce de manière confiante.

Une autre région pariétale souvent impliquée dans les tâches de mémoire est le cortex rétrosplénial (RSC). De la même manière que pour le PHC avec lequel il partage une connexion anatomique et fonctionnelle, le RSC montre une activation accrue lors du rappel correct d'un épisode mnésique mais aussi et surtout lors de la récupération des informations contextuelles (Yonelinas et al., 2005). À noter qu'au contraire du PHC, le RSC voit son activité accrue uniquement dans le cas du rappel correct d'un épisode et non durant son encodage. Cela suggère que le RSC soutiendrait un processus reconstructif à partir de connaissances déjà encodées (Ranganath & Ritchey, 2012). Le RSC démontrent une réponse accrue à une multitude d'informations contextuelles d'un épisode mnésique. En effet, des études suggèrent que le RSC est impliqué dans le traitement de l'information pertinente vis-à-vis du Self et de la théorie de l'esprit (St. Jacques et al., 2011) qui donne une couleur sociale et subjective au souvenir. Des études suggèrent également son implication dans le traitement de la composante spatiale de l'épisode mnésique. Le RSC voit son activité accrue dans le cas du rappel de la localisation d'un objet dans l'espace (Cansino et al., 2002) et la navigation spatiale dans un environnement (Ekstrom et al., 2011). La contribution du RSC pour le

traitement de la situation spatiale associés à un événement est forte, il soutient l'encodage des éléments détaillés de la localisation mais également de la présentation de scènes visuelles (Ekstrom et al., 2005; Park et al., 2007). Ces données soutiennent l'idée que le RSC joue un rôle important dans la constitution mentale des éléments contextuels d'un épisode mnésique à rappeler.

I.E. Modélisation anatomo-fonctionnelle

Les modèles anatomo-fonctionnels récents se concentrent sur les relations qui existent entre les structures du lobe temporal médian et les structures néocorticales étendues. L'objectif étant de rendre compte de la complexité et la richesse intrinsèque de la mémoire épisodique.

I.E.1. BIC & BBB

Le modèle BIC.

Le modèle « Bindings Items and Contexts » (Diana et al., 2007) s'intéresse à la qualité fonctionnelle du MTL, plus spécifiquement au traitement des objets et de la génération du lien avec un contexte (*Bindings Items and Contexts*) dont le point central serait l'hippocampe. Ce dernier aurait un rôle spécifique dans l'élaboration des liens entre les éléments contextuels d'un événement et son objet (Bird & Burgess, 2008; Davachi, 2006; Diana et al., 2007).

Le modèle BIC (voir **Figure 12 – I.12**) est tributaire de la théorie des dissociations de système de mémoire de Squire (1986) qui soutient l'idée que l'hippocampe, dont l'activité s'associe avec d'autres régions du lobe temporal médian, est essentiel à toutes les formes de processus de mémoire explicite/déclarative (voir I.A2. Les systèmes de mémoire) durant un laps de temps limité. Le temps passant, toutes les mémoires finissent consolidées par le support des régions néocorticales et ne sont donc par conséquent plus affectées par les lésions ultérieures du lobe temporal médian. Plus tard, Cohen et Eichenbaum (1993); Eichenbaum et al. (1992) soulèveront le fait que le système hippocampique joue un rôle crucial en liant ensemble de multiples dimensions pour permettre la formation de représentations mnésiques des relations entre les éléments constitutifs des scènes ou des événements. Ils affineront cette théorie formant la théorie relationnelle sur laquelle se base

le modèle BIC. Considérant ainsi la mémoire épisodique comme étant un processus d'association entre les éléments du contexte spatio-temporel et l'objet d'un événement pour permettre un rappel explicite en mémoire à long terme.

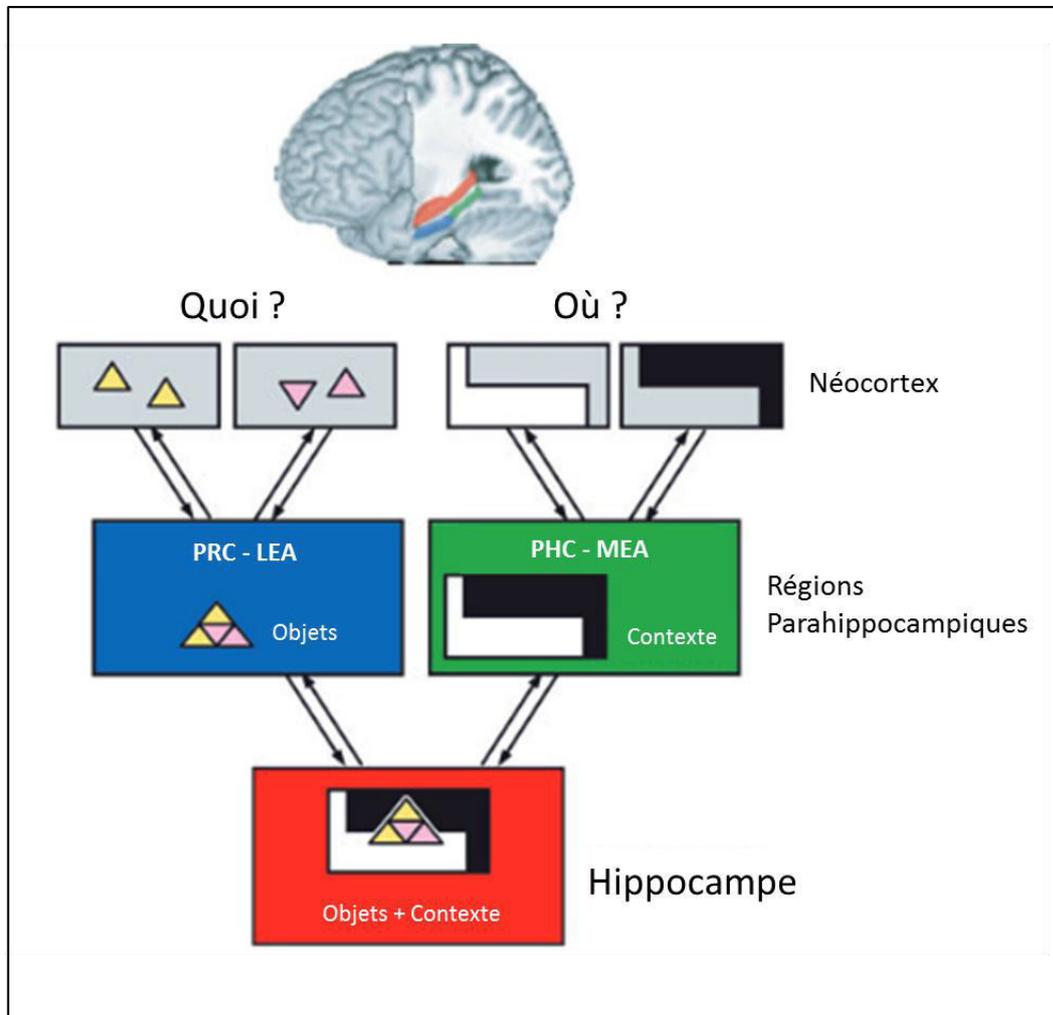


Figure 12 - I.12 : Le système mémoire du lobe temporal médian. Organisation fonctionnelle du système MTL tel que proposé par Eichenbaum (2007). Les inputs néocorticaux traitant les caractéristiques de objets (« quoi ») convergent vers le cortex périrhinal (PRC) et la zone entorhinal latérale (LEA), tandis que les détails concernant l'endroit (« où ») des objets convergent dans le cortex parahippocampique (PHC) et la zone entorhinal médiane (MEA). Ces deux courants convergent dans l'hippocampe, qui représente les objets dans le contexte dans lequel ils ont été expérimentés.

Le modèle (Figure 12 – I.12) propose l'idée d'une dissociation de circuit anatomo-fonctionnelle : le PRC reçoit principalement des informations en provenance de zones néocorticales qui traitent des informations sur les qualités intrinsèques des objets (« quoi »), comme la région temporale ou de l'amygdale. Le PHC reçoit pour sa part à la fois des afférences venant des zones impliquées dans le traitement des objets visuels, mais aussi des zones qui traitent l'information spatiale (« où »), tel que le cortex pariétal postérieur. De plus,

le PHC envoie une forte projection au PRC, alors que les projections du PRC vers le PHC sont comparativement plus faibles (Suzuki & Amaral, 1994).

L'ensemble de ces courants s'associent dans l'hippocampe, ce qui fournit un code neural de la représentation des éléments dans le contexte dans lequel ils ont été vécus. Les projections inversées suivent les mêmes voies vers les régions parahippocampique et néocorticale. A noter le point important que le modèle BIC est compatible avec les mécanismes *de pattern separation* et *de pattern completion* en ce qui concerne les processus à l'œuvre durant le rappel des épisodes mnésiques (Norman & O'Reilly, 2003; Ranganath, 2010). L'hippocampe en constituant la structure principalement engagée.

Le modèle BBB

Le modèle de Byrne, Becker et Burgess (Byrne et al., 2007) appuie également l'importance des structures hippocampiques dans la constitution de la mémoire épisodique. Cependant il se concentre sur l'implication de l'hippocampe dans l'encodage de la dimension spatiale en mémoire épisodique. Il est démontré que la représentation de l'espace en mémoire selon une perspective allocentrique repose sur des circuits de neurones singulièrement dédiés (Ekstrom et al., 2011). Le modèle BBB interroge également sur les mécanismes à l'œuvre dans la traduction d'un encodage aux références égocentriques vers une représentation allocentrique. Ceci constitue une hypothèse importante du modèle BBB qui propose une relation d'interdépendance entre structure allant de l'hippocampe vers le néocortex.

Au centre du modèle BBB se trouve une fenêtre de maintenance des représentations égocentriques des objets et des repères spatiaux dans la région pariétale. La fenêtre est supposée être située dans le cortex pariétal précuneus/médial. La position des objets/repères dans la fenêtre de maintenance pariétale peut être continuellement mise à jour pendant un mouvement réel ou imaginaire de l'individu grâce à des connexions réciproques avec le lobe temporal médial. Ces représentations centrées sur la tête et sur le corps, sont originaires du cortex pariétal postérieur. Puis, elles sont cartographiées, via un circuit de transformation, en représentations spatiales allocentriques dans la région parahippocampique et hippocampique. Une fenêtre de maintenance pariétale égocentrique permet ainsi d'intégrer les entrées sensorielles dans une carte égocentrique, ce qui permet

de rappeler les représentations spatiales dans la mémoire à long terme. Inversement, les connexions réciproques entre l'hippocampe et les régions pariétales postérieures permettent de produire le rappel en mémoire à partir de la génération des images mentales liées à la situation spatiale. Ce même système de maintenance pariétale peut être manipulé dans le but de planifier et d'imaginer le futur (voir I.B1.3b. La reconstruction). Le modèle BBB suggère également l'existence de données contextuelles non spatiales dans les structures hippocampiques, tel que l'ordre de l'occurrence des événements (Bird & Burgess, 2008). Je m'autorise ici à associer ces deux modèles BIC et BBB dans la mesure où chacun d'eux décrit une relation de l'hippocampe avec les structures néocorticales. Plus appuyé dans le BBB dans le cortex pariétal postérieur pour le cas du traitement de la mémoire spatiale.

I.E2. SLIMM

Le modèle SLIMM (*Schema-Linked Interactions between Medial prefrontal and Medial temporal regions*) propose de fournir un cadre anatomo-fonctionnel de la relation entre le MTL et le mPFC pendant l'encodage dans des situations comprenant des contextes riches en informations préalables (van Kesteren et al., 2012). Il considère l'existence des schémas (voir I.B1.2a. Les schémas) et propose de situer l'influence de ces connaissances accumulées durant la vie d'un individu dans le mPFC, à l'inverse du MTL qui serait plus sensible à la détection de nouvelles informations et à l'encodage des épisodes mnésiques relatifs.

SLIMM propose l'idée selon laquelle le mPFC influence les performances d'encodage dans les régions néocorticales, indépendamment du LTM, selon certaines conditions. Le modèle suggère que la fonction principale du mPFC est de détecter la congruence des nouvelles informations avec les informations existantes dans le néocortex par un mécanisme de *résonance*. Il s'agit du principe selon lequel les informations congruentes résonnent avec les informations existantes. Le modèle prédit que plus la résonance est forte, plus l'activité dans le mPFC sera accrue, facilitant de ce fait les connexions et l'intégration de l'information encodée dans les structures de connaissances déjà existantes (les schémas). Une information congruente dans un schéma correspondra au renforcement de ce dernier et à son enrichissement.

Nous nous intéresserons dans notre cas spécifiquement à la modalité de rappel que définit le modèle SLIMM : le rappel avec consolidation et le rappel sans consolidation. Dans le premier cas, il s'agit du rappel à la suite d'un délai de rétention long durant lequel des processus de consolidation ont eu lieu comme par exemple la réexposition au stimulus cible ou par l'auto-activation (ruminantion). Plus l'information cible est congruente avec un schéma, plus cette dernière a des chances d'être consolidée, par exemple le fait d'être exposé au stimulus « ordinateur » impliquant la réactivation des éléments « clavier » et « souris » on engage alors le mPFC qui inhibe l'activité du MTL. Dans le cas d'une présentation d'un objet incongru, nous avons deux situations possibles. Si le contexte dans lequel est présenté l'objet est nouveau et incongru. Par exemple « ordinateur » et « katana », il n'existe pas de structure codée au niveau du néocortex qui résonnerait avec cette situation. Le mPFC n'inhibe pas le MTL et ce dernier encode la situation comme une occurrence d'un épisode mnésique avec le contexte spatio-temporel de son acquisition. Le rappel de cette occurrence se fera par le réengagement préférentiel du MTL et pourra s'effectuer même après de très long délais de rétention (Maguire, 2001; Moscovitch et al., 2006). Dans le cas où l'objet associé au contexte « ordinateur » est « katana » mais que nous avons déjà été exposé à cette situation, nous aurons ici un phénomène de résonance qui engagera le mPFC et inhibera l'activité du MTL. Ce qui altère la nature du rappel épisodique de cet événement et engage des processus de nature sémantique (Staresina et al., 2008).

Le modèle SLIMM propose également d'appuyer l'importance du contexte dans lequel se déroule les événements, et que ce contexte module notre capacité d'encodage et de rappel (van Kesteren et al., 2012). Le modèle propose l'idée que mPFC est nécessaire pour outrepasser les interférences qui peuvent exister lors de l'encodage d'éléments similaire d'un épisode par le MTL, afin de conserver uniquement les informations saillantes, en ce sens qu'elles sont nouvelles, dans le contexte. Le mPFC a le rôle de sélectionner les éléments les plus pertinents de l'expérience (ce qui correspond au schéma existant) pendant l'encodage et la récupération et d'inhiber en fonction le MTL. Ainsi, non seulement le mPFC génère le processus de résonance, mais il amplifie aussi l'activité des représentations congruentes en supprimant l'activité des représentations incompatibles avec le schéma dominant. Cet aspect du modèle est important dans le cadre d'une perspective d'étude de la vie quotidienne car nous sommes souvent confrontés à des interférences avec nos représentations mentales de

notre environnement. L'engagement du MTL s'effectue dans la mesure où le niveau d'incongruence est assez grand pour outrepasser le schéma dominant que fait résonner le contexte dans lequel nous nous trouvons. Si par exemple je découvre un katana dans ma cuisine, cette information ne s'intégrera pas automatiquement dans le schéma cuisine mais restera une occurrence de nature épisodique. Cette sélection automatique des informations pertinentes pour les schémas maximise l'efficacité de la mémorisation de nouvelles informations.

I.E3. Modèle AT/PM

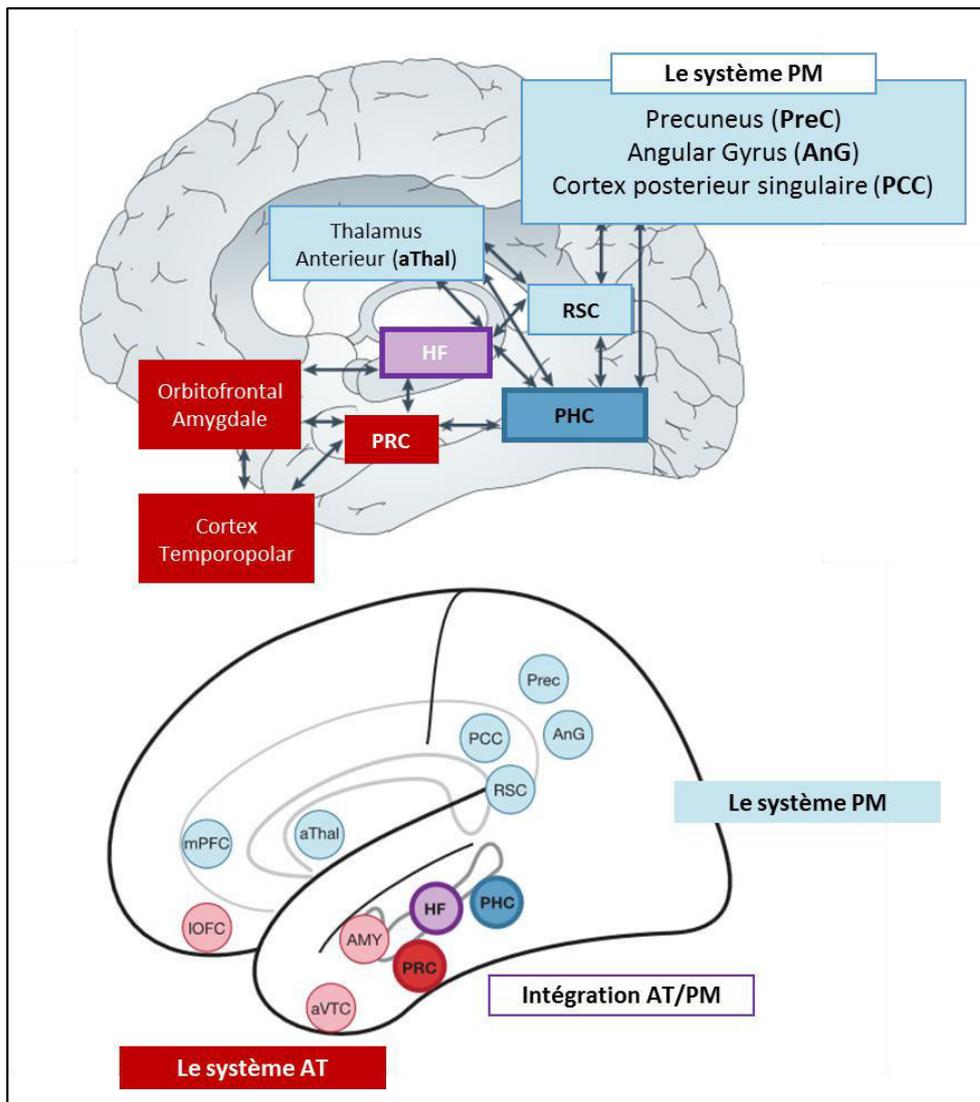


Figure 13 - I.13 : Les systèmes Antéro-Médian / Postérieur Médian (AT/PM). Le modèle AT/PM (Ranganath et al. 2012) fournit un cadre d'étude de la mémoire anatomo-fonctionnel. Il se subdivise en deux grands réseaux. Le réseau A' comprend le cortex orbitofrontal latéral (IOFC), l'amygdale (AMY) et le cortex temporal ventral antérieur (aVTC) et le cortex perirhinal (PRC). Le réseau PM comprend le cortex préfrontal médial (mPFC), le thalamus antérieur et les corp. mammillaires (aThal), le cortex cingulaire postérieur (PCC), le cortex rétrosplénial (RSC), le gyrus angulaire (AnG), le précuneus (Prec) et la région parahippocampique (PHC). Le modèle AT/PM propose que la formation hippocampique (HF) permette l'intégration et la coordination entre les réseaux, tandis que le PRC et le PHC servent de " hub " qui intègrent l'information dans leurs réseaux respectifs. Adapté de Ritchey et al. (2015) et Inhoff & Ranganath (2018).

Ce modèle (**Figure 13 – I.13**) propose de décrire le réseau étendu au-delà des lobes temporaux médian et frontal qui traditionnellement sous-tendent la mémoire épisodique. Le modèle suggère que la PRC et la PHC-RSC sont des composantes de base de deux réseaux corticaux distincts à grande échelle qui sont dissociables au niveau anatomique, au niveau de leur susceptibilité aux maladies neurologiques et au niveau fonctionnel. Ce présent modèle propose que l'organisation fonctionnelle de ces régions peut être mieux comprise dans le contexte de deux réseaux corticaux distincts qui soutiennent différents types de

comportements guidés par la mémoire. Le modèle se compose de deux composantes : le *Anterior Temporal System* (AT) et le *Posterior Medial System* (PM). C'est un ensemble de réseaux contribuant à une vaste gamme de tâches cognitives, comprenant la mémoire épisodique, sémantique, la perception, le langage, la navigation et le raisonnement.

Le système AT est un réseau cortical qui comprend : la région parahippocampique (PHC), le cortex rétrosplénial (RSC), le cortex cingulaire postérieur (CCP), le précuneus (Prec), le gyrus angulaire (AnG) et le cortex préfrontal ventromédian (vmPFC). Le système PM comprend quant à lui : le cortex périrhinal (PRC), le cortex temporopolar ventral (TPV), le cortex orbitofrontal (OFC) et l'amygdale. Nous avons vu dans les sections précédentes que le PRC et le PHC se distinguent dans la manière qu'ont ces régions à traiter l'information spécifique d'un épisode mnésique. La différence se concentrant sur le traitement de l'item ou de sa localisation pour le PRC et le traitement du contexte plus général pour le PHC.

Dans le cas du réseau PM, qui contient le PHC, les régions sont particulièrement impliquées dans les tâches de mémoire épisodique et le rappel correct des détails contextuels de l'épisode mnésique. Cela comprend les dimensions contextuelles temporelles et spatiales de la mémoire épisodique. Les autres aires du PM participent à la récupération de la richesse et la complexité que constitue un épisode mnésique (Vilberg & Rugg, 2008), et aussi pour les épisodes mnésiques personnels faisant usage de matériaux écologiques (St-Jacques et al., 2013). De plus, la connectivité décrite par le réseau PM entre le LTM et les régions corticales occipitales et pariétales est associé à une meilleure mémoire des épisodes mnésiques personnels détaillés (Sheldon et al., 2016). Des études récentes sur la segmentation des événements suggèrent également une contribution importante du réseau PM (Ezzyat & Davachi, 2011; Speer et al., 2007; Zacks & Tversky, 2001). Des études IRMf révèlent que l'activité du réseau PM comprenant le cortex pariétal et fronto-latéral voyait son activité accrue pour le traitement des marqueurs temporels de la segmentation des épisodes mnésiques. Ces régions seraient impliquées dans le traitement de l'information contextuelle temporelle en plus des éléments spatiaux du PHC (Hasson et al., 2015).

En somme, la concentration des éléments contextuels que gouverne le réseau PM (Où et Quand) fait émerger un modèle fonctionnel de la « situation » à partir duquel s'insère les propriétés intégrées du réseau AT (Quoi). En effet, le processus de rappel d'un épisode

particulier commence par la construction d'un modèle de la situation qui se nourrit des connaissances préalables du contexte dans lequel s'inscrit la situation (voir I.B1.2a. Les schémas). Puis, l'interaction entre le réseau PM et le MTL fournit la qualité vivace, réelle et congruente du souvenir reconstruit de la situation (que je considère être la qualité autoéotique du souvenir décrit par Tulving). Le réseau PM constitue, en cela, le moteur de rappel de la situation contextuelle d'épisode mnésique autant dans l'espace que dans le temps. Le rappel s'effectue par un processus restructif auquel participe chacune des régions selon ses spécificités fonctionnelles (Inhoff & Ranganath, 2017; Ranganath & Ritchey, 2012; Reagh & Ranganath, 2018; Ritchey et al., 2015).

Dans le cas du réseau AT, dont le PRC est un point central, soutient le rappel correct d'un item ou objet formant un événement en mémoire, mais est également impliqué dans le traitement purement perceptif des événements vécus (Barense et al., 2007). En plus de ces spécificités perceptives, le réseau AT gère les éléments conceptuels et sémantiques des objets (Patterson et al., 2007). Des études portant sur l'amorçage sémantique après une exposition préalable à un item supportent le rôle du réseau AT dans le traitement des aspects sémantiques, peu importe la modalité et peu importe si le rappel de l'objet est basé sur la familiarité (Heusser et al., 2013; O'Kane et al., 2005; Wang et al., 2014). D'autres données issues d'études d'IRMf impliquent la PRC et le réseau AT dans le traitement sémantique (Bruffaerts et al., 2013; Clarke & Tyler, 2014). Outre les aspects sémantiques que gère le réseau AT, le PRC est grandement impliqué dans le rappel des objets ou événements corrects et familiers (Daselaar et al., 2006; Daselaar et al., 2009; Davachi et al., 2003; Diana et al., 2006). Le réseau gère aussi les caractéristiques intrinsèques des éléments et leur association, ainsi que les aspects émotionnels et motivationnels (Ritchey et al., 2015).

I.F. Approche écologique

Je me suis, dans les premières sections, attachés à définir notre conception de la mémoire épisodique tel qu'un système de mémoire à long terme explicite et contextualisé. Un épisode mnésique se constitue à partir d'un événement et son contexte associé. Le rappel en mémoire épisodique est donc un processus de reconstruction de l'événement et son contexte qui engagent de nombreux mécanismes, d'autant plus que le contexte est complexe. Chacun de ces mécanismes fournit une brique à l'assemblage qui, *in fine*, nous permet

d'opérer un voyage mental dans le temps et l'espace pour reconstituer et revivre l'expérience subjective des événements vécus. Chaque épisode mnésique s'intègre dans une structure de connaissance préalablement encodée en mémoire qui influe sur l'encodage et le rappel des épisodes pour organiser, adapter et guider nos comportements dans la vie quotidienne.

Le but des travaux que je présente dans cette présente thèse est de développer de nouveaux paradigmes expérimentaux impliquant les éléments complexes et riches qui caractérisent la mémoire épisodique dans un milieu naturel et de les utiliser pour tester des hypothèses spécifiques concernant la contribution des facteurs contextuels au comportement et à l'activité cérébrale liés à la récupération. Plus précisément, les expériences viseront, d'une part, l'impact du contexte d'encodage pendant le rappel des composants de la mémoire épisodique (Quoi, Quand, Où ; I.B. La mémoire épisodique) et, d'autre part, comment les contextes influencent plus spécifiquement le rappel des détails temporels des événements encodés en mémoire épisodique (I.B2. Les dimensions contextuelles).

Ci-après, je présente des travaux antérieurs en neuroimagerie qui ont commencé à étudier la mémoire épisodique en utilisant des conditions complexes et écologiques, ce qui nous fournira la base à partir de laquelle je formule mes hypothèses principales testées dans le cadre de cette thèse (Voir Partie II : Objectifs et hypothèses)

1.F1. Quoi, Quand, Où ?

Plusieurs études d'imagerie antérieures ont posé la question de la cartographie fonctionnelle cérébrale des différents éléments (Quoi, Quand, Où) de la mémoire épisodique, à l'aide de stimuli écologiques. Je décrirai ici en détail quelques exemples choisis dans le but d'illustrer différentes approches, comme l'encodage d'images statiques de scènes naturelles (Jonker et al., 2018), l'utilisation de la réalité virtuelle (Burgess et al., 2001; Ekstrom & Bookheimer, 2007; Ekstrom et al., 2011; Plancher et al., 2010; Plancher et al., 2008a; Plancher et al., 2008b; Plancher et al., 2012) et de dispositifs mobiles (p. ex. des caméras embarquées : Doherty et al., 2013; Hodges et al., 2011; Hodges et al., 2006; Sellen et al., 2007). Ces études visaient principalement les régions de la mémoire classique dans le lobe temporal médial, en plus des régions du cortex préfrontal (voir I.D2. Cortex préfrontal). Cependant, comme nous le verrons, plusieurs de ces études ont également mis en évidence l'engagement du cortex

pariétal postérieur médian qui sera une cible principale dans mes études d'imagerie (voir Partie II. Objectifs et hypothèses).

Les associations d'images

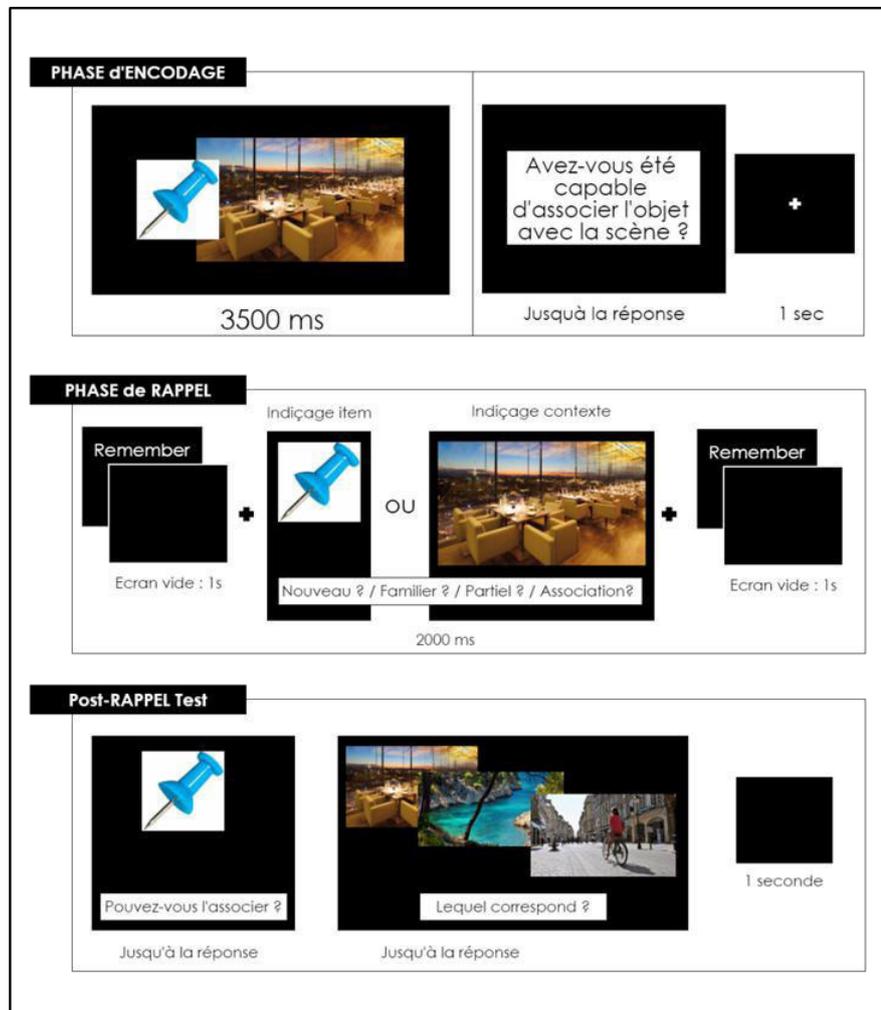


Figure 14 - I.14 : Protocole classique de la mémoire selon Hannula et al. (2013). Le protocole comprend une tâche associative classique dans l'étude de la mémoire des objets et de contextes associés aux objets. L'effort est mis sur le fait d'utiliser des matériaux plus écologique: (scènes spatiales réalistes), cependant, on conviendra du fait que cela ne correspond pas encore à ce qu'expérimente véritablement les participants lors d'un encodage dans la vie réelle quotidienne.

Dans le but de dissocier les réseaux corticaux impliqués dans le traitement de l'objet et ceux impliqués dans le traitement du contexte, Hannula et al. (2013) proposent une expérience IRMf qui était conçue pour tester la prédiction spécifique du modèle BIC de l'existence de deux réseaux corticaux impliqués dans le traitement de l'objet d'une part et du contexte d'autre part (voir I.E. Modélisation anatomo-fonctionnelle). Ils proposaient donc deux tâches (voir Figure 14 – I.14). Une première tâche de rappel indicé avec, comme indice, une image

d'objet associé à un contexte. Puis, ils proposaient une autre tâche de rappel indicé mais avec pour indice l'image d'un contexte associé à un image d'objet.

Les épisodes étaient donc constitués à partir de l'association entre une image d'objets de la vie quotidienne et l'image d'une scène spatiale sémantiquement riche que l'on peut expérimenter dans la vie quotidienne. La phase de rappel était ensuite effectuée durant un scan IRMf. Des approches univariées et multivariées (c.-à-d. la similarité des motifs) ont été utilisées pour identifier les changements du signal BOLD corrélés à la récupération réussie des objets et des contextes. En plus, ces effets ont été évalués en comparant les indices étudiés pour lesquels l'associé a été rappelé avec succès aux indices étudiés qui étaient simplement considérés comme familiers.

Les analyses ont examiné l'engagement des aires le long de l'étendue longitudinale de *l'hippocampe* et du *gyrus parahippocampique* dans le souvenir des objets et des contextes. Ils ont également étudié la similarité des patterns d'activité neuronaux (analyse multivariée). Le but était d'examiner s'il existait ou non des modèles d'activité parmi les voxels dans les structures du MTL qui étaient sélectivement sensibles à un type particulier de contenu rappelé (c.-à-d. contenu d'élément rappelé, contenu contextuel rappelé) ou au rappel réussi des relations objets-contexte associés.

Les résultats ont montré que l'ampleur de l'activation de *l'hippocampe* étaient sensibles à la récupération de la mémoire relationnelle du contenu (voir aussi Chadwick et al., 2011; Hsieh et al., 2014; Jenkins & Ranganath, 2010; Staresina et al., 2011; Wang & Conway, 2013) et que des différences dans le recrutement le long de la longueur de *l'hippocampe* étaient également évidentes. Au niveau du cortex *parahippocampique* les résultats révélant une sensibilité accrue au rappel correct du contexte représenté par la scène. Contrairement aux prédictions du modèle BIC, qui prévoyait un recrutement du cortex *périorhinal* plus important lorsque les objets étaient rappelés avec succès à partir des indices contextuels, les résultats ont montré que cette région était sensible au rappel correct des contextes mais aussi des objets. On pointe ici une dissociation anatomo-fonctionnelle qui s'intègre dans le modèle AT/PM (Inhoff & Ranganath, 2017; Ranganath & Ritchey, 2012; Ritchey et al., 2015) et suggère l'idée d'un engagement plutôt spécifique au contexte à partir du cortex *parahippocampique* et remontant jusqu'au cortex *réetrosplénial*.

Alors que les images naturelles fournissent aux expérimentateurs des contextes riches pour tester les différentes dimensions de la mémoire épisodique, la nature statique de ces stimuli ne parvient pas à générer le type de stimulation continue spatio-temporelle et cohérente à partir de laquelle la mémoire s'appuie pour l'encodage et la récupération d'informations épisodiques structurées. Une alternative expérimentale pertinente qui permet de former de tels contextes spatio-temporels est l'utilisation de la réalité virtuelle (Abichou et al., 2017; Plancher et al., 2008a; Smith, 2019)

La réalité virtuelle

Une étude pionnière de Burgess et al. (2001) fera l'usage de la réalité virtuelle et de scans sous IRMf pour investiguer la mémoire épisodique et les structures corticales sous-jacentes. Les participants étaient immergés dans un environnement virtuel dans lequel ils recevaient une liste d'objets de la part de deux avatars de personnes différentes à deux endroits différents de cet environnement virtuel. Il s'agissait de tester la mémoire des objets et de l'endroit où ils ont été reçus en recréant les conditions d'encodage durant la phase de rappel. Ils étaient donc resitués face à l'avatar d'une personne et devait se rappeler des objets qu'ils

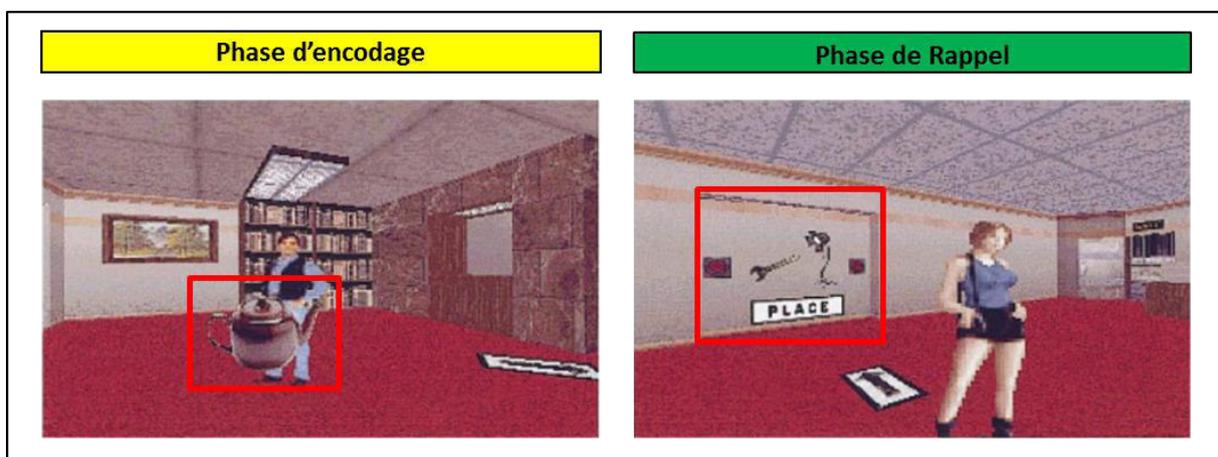


Figure 15 - I.15 : Étude pionnière en réalité virtuelle (Burgess et al. 2001). A gauche, la phase d'encodage consistait en la présentation d'une liste d'objets par un avatar. A droite, la phase de rappel qui consiste à se rappeler de la situation dans laquelle l'objet a été présenté par l'avatar. Ce protocole présente l'avantage de proposer une stimulation continue et subjective. Les résultats de la phase de rappel ont démontré une implication accrue des régions du précuneus, du cortex retrosplenial, du culcus parieto-occipital, du parahippocampe et de l'hippocampe.

avaient reçus (voir Figure 15 – I.15).

L'expérience présentait quatre conditions : quel objet a été reçu dans ce lieu, quel objet a été reçu de cette personne, quel objet a été reconnu, et quel objet était le plus large. Des scans

IRMf ont été réalisés pendant la tâche de rappel pour identifier les zones impliquées dans la récupération du contexte spatial d'un événement. Ils ont démontré qu'un réseau de structures corticales étendu était impliqué. Il se compose d'une voie temporo-pariétale reliant l'hippocampe gauche avec le cortex parahippocampique (PHC) par le cortex rétrosplénial (RSC) et le sillon pariéto-occipital puis enfin le précuneus (PeC).

On constate l'apport important du paradigme de réalité virtuelle pour mettre à jour les composantes contextuelles subjectives de l'expérience encodée et leur représentation dans le cortex. C'est là tout l'intérêt de l'usage de la réalité virtuelle, elle permet de générer une simulation proche de l'expérience de la vie quotidienne avec une perspective similaire. Cela engage l'ensemble des processus cognitifs à l'œuvre durant la vie quotidienne (Mestre et al., 2006). Les travaux en utilisant la RV soutiennent l'idée que les activations postérieures sont effectivement cohérentes avec un modèle de stockage à long terme des représentations épisodiques allocentriques dans les régions temporeles médianes (voir aussi Bird & Burgess, 2008; Burgess, 2006; Burgess, 2008; Byrne et al., 2007). À cela s'ajoute une transposition des représentations subjectives du corps et de la tête traitées dans le cortex pariétal postérieur droit et permettant de fournir une représentation mentalement « imageable » dans le précuneus (Burgess et al., 2001; Burgess et al., 2002; Piolino et al., 2009 ; voir aussi I.D3.1. Précuneus et I.E1. BIC & BBB).

Les appareils mobiles

Une autre contribution vers l'étude de la mémoire dans la vie réelle vient du développement récent de protocoles basés sur des appareils mobiles (De Leo et al., 2011; Meinlschmidt et al., 2016; Nielson et al., 2015). Les caméras portables (Allé et al., 2017; Chow & Rissman, 2017; Hodges et al., 2011 pour une review) ont permis aux chercheurs de développer des paradigmes qui sortent du laboratoire et peuvent cibler des souvenirs pour des événements qui se sont produits dans le monde réel. Ces technologies permettent de renforcer la pertinence individuelle des épisodes encodés, car ceux-ci se déroulent désormais dans la vie réelle du participant plutôt que d'être contraints dans une « session expérimentale » en laboratoire. De plus, en fonction de la technologie spécifique, il est possible d'étendre la période d'encodage à des semaines, des mois, voire des années, ce qui serait clairement irréalisable avec les protocoles de laboratoire standard. Étant donné le rôle clé de

l'information temporelle dans la mémoire (voir Friedman, 2004, 2008), avoir accès à de telles grandes fenêtres temporelles pourrait nous fournir de nouvelles perspectives sur le fonctionnement de la mémoire épisodique (voir III.D1. Système BREAL).

Récemment, par exemple, Rissman et al. (2016) on fait usage d'une mini caméra que les participants portaient sur eux en permanence dans la vie quotidienne durant une période de trois semaines. Les caméras détectent les changements dans les facteurs environnementaux, tels que l'intensité de la lumière ambiante, la couleur, la température et le mouvement. Des photographies couleur grand angle (640 × 480 pixels) étaient prises chaque fois que les capteurs étaient déclenchés, avec environ 2 à 10 photos prises par minute. Chaque semaine, les participants retournaient au laboratoire pour permettre à l'expérimentateur de télécharger les photos. Après les trois semaines de port de la caméra, la séance d'IRMf a eu lieu. Ce protocole a cela d'intéressant qu'il propose des stimulations selon une perspective égocentrique, ce qui se traduit par des traitements corticaux différents durant le rappel (voir I.E1. BIC & BBB). À l'inverse du protocole de Nielson et al. (2015) que je présente plus avant (I.F2. La situation temporelle).

Lors de la tâche de rappel sous IRMf, il était présenté aux participants une séquence de quatre photos d'un épisode encodé et il leur était demandé de répondre par deux choix possibles. Soit, ils se rappellent de la photo, soit elle semble familière. Ils devaient indiquer également s'ils étaient confiants dans leur rappel. L'expérience présentait une condition qui comprenait des photos d'un épisode effectivement vécu par les participants, et une condition comprenant un épisode vécu par d'autres participants, permettant donc de cibler spécifiquement le rappel d'épisodes de vie quotidienne personnellement vécus.

Dans la condition de rappel où le niveau de confiance demandé confiant des épisodes, ils révèlent une activité accrue dans les régions comprenant le *mPFC*, les régions *hippocampiques* et le *cortex ventral postérieur avec le gyrus angulaire*. Les régions bilatérales de l'hippocampe et du cortex parahippocampique ont également été fortement impliquées dans la discriminabilité des essais rappelés comparé aux familiers. Dans le lobe pariétal, l'engagement dans les *gyrus angulaires et supramarginaux* gauches ainsi que dans le cortex *rétrospénial (RSC)* et le cortex *cingulaire postérieur (PCC)* a été accru (voir aussi Gilmore et al., 2015; Sestieri et al., 2017; Sheldon et al., 2016). Ces résultats soutiennent la constitution

d'un réseau PM largement engagé dans le rappel des composantes contextuelles riches et complexes.

En somme, l'usage de matériaux plus écologiques pour étudier les dimensions Quoi-Où-Quand de la mémoire épisodique permet de produire des distinctions anatomo-fonctionnelles plus fines des régions classiquement impliquées comme l'hippocampe. On observe effectivement une distinction fonctionnelle interne à l'hippocampe : la partie antérieure débute un traitement des éléments spatio-temporels des épisodes complexes et riches du milieu naturel humain (Nielson 2015). En outre, on précise les liens fonctionnels qui existent vers les réseaux s'étendant au-delà du lobe temporal médian, ce qui est défini comme le réseau PM (Inhoff & Ranganath, 2017; Ranganath & Ritchey, 2012; Ritchey et al., 2015) : comprenant le PHC, le RSC, le PCC, le AnG et le PreC. Ainsi la conception de paradigmes innovant proposant des contextes à la richesse écologique maximale fournit des données décrivant l'activité cérébrale fine de la reconstruction des épisodes mnésiques forte de multi dimensions (Quoi, Quand, Où, et I.B2. Les dimensions contextuelles)

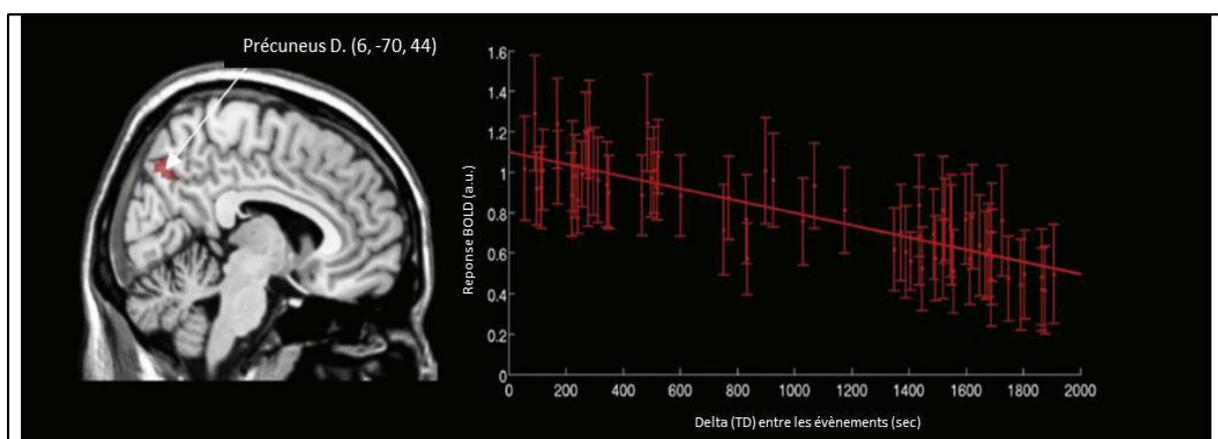
1.F2. La situation temporelle

Comme nous l'avons vu, le réseau PM démontre toute son importance dans l'encodage du contexte en mémoire épisodique. Le réseau impliqué, selon la complexité et la richesse du contexte représenté en mémoire épisodique, s'étend du lobe temporal médian et remonte vers les régions pariétales médianes du RSC, PCC et du précuneus. Dans le cadre des théories chronologiques de l'organisation de la mémoire (Friedman, 2004), et du rôle possible des régions postérieures dans les processus reconstructifs permettant de retrouver le temps d'un épisode spécifique par rapport à son contexte situationnel (Ranganath & Ritchey, 2012; Reagh & Ranganath, 2018), un axe de recherche pertinent a porté sur les régions du cerveau impliquées dans la recherche d'informations temporelles sur des événements codés dans des contextes riches et naturels.

Par exemple, Kwok et al. (2012) ont investigué les substrats neuronaux de la mémoire épisodique par le biais de matériaux cinématographique, qui sont des stimuli riches, contigus et continus. Il s'agit d'un long métrage comportant un très grand nombre d'événements interreliés, ce qui diffère des études qui ont choisi d'utiliser des clips courts, axés sur l'action

et les objectifs (p. ex. Swallow et al., 2011; Swallow et al., 2009). De plus, l'épisode de 42 minutes repose sur une intrigue qui se rapporte à des événements réalistes et qui, dans son organisation, fournissait une correspondance temporelle minute par minute entre le temps des événements développer dans l'intrigue du film et le temps « réel » vécu par le spectateur/sujet. Le lendemain de l'encodage, les sujets ont réalisé la phase de rappel sous IRMf avec un test à choix forcé de deux scènes extraites du film. Pour chaque essai, le sujet devait soit choisir la scène qui s'est déroulée en premier dans le film entre les deux présentées (condition temporelle), soit choisir la scène avec une disposition spatiale correcte parmi deux images de scènes présentées en miroir l'une de l'autre (condition spatiale), soit choisir la scène qui s'est effectivement déroulée dans le film par opposition à une scène nouvelle (condition événement).

Cette étude avait deux objectifs principaux. Premièrement, il s'agissait de savoir si la diminution de la distance temporelle entre les événements encodés améliorerait (p. ex., Friedman, 1993) ou affaiblirait (p. ex., Konishi et al., 2002) la performance de récupération sur la condition temporelle, ce qui permettrait d'évaluer l'effet de la distance temporelle sur l'activité cérébrale liée au rappel. Deuxièmement, il s'agissait de définir les substrats neuronaux et patterns d'activité cérébraux spécifiques aux dimensions de la mémoire épisodique : « quoi », « où » et « quand » pendant leur récupération en mémoire (voir la **Figure 16 – I.16** pour les résultats de la tâche temporelle).



Je me concentre ici sur les résultats concernant la tâche temporelle (voir **Figure 16** – I.16), car elle est principalement liée aux tâches expérimentales utilisées dans cette thèse (IV.B. Ordre temporelle (Axe B)). En comparant la tâche temporelle avec les deux autres tâches (où, quoi) les analyses IRMf ont montré que le rappel de l'ordre temporel des événements a entraîné l'activation du *précuneus* et du *gyrus angulaire*. En plus, aux niveaux comportementaux et des résultats IRMf, il a été trouvé un effet modulateur sur le rappel de la distance temporelle entre les événements encodés, en ce sens que les temps de réaction (TR) et l'activité dans le *précuneus* ont montré une corrélation négative avec la distance temporelle entre deux événements lors de l'encodage : c'est-à-dire, des TR plus longs et une activation supérieure pour les distances inférieures. Ces résultats sont plus cohérents avec les processus de recherche opérant sur des détails épisodiques au sein d'une structure de mémoire organisée (reconstruction), qu'avec la recherche en série entre des traces de mémoire adjacentes organisées dans le temps (chronologie).

Des résultats connexes ont été trouvés dans les études par St Jacques et al. (2008), qui propose d'engager les participants dans une activité de prise de photographie dans un environnement contrôlé de la vie quotidienne. L'étude proposée se déroulait sur deux jours consécutifs. Le premier jour correspondait à la phase d'encodage : les participants ont pris 480 photos dans 80 endroits du campus (6 photos par endroit). Les lieux étaient bien connus par les étudiants du campus et l'ordre des emplacements a été choisi de manière à réduire la corrélation entre la distance temporelle et la distance spatiale, de sorte que les participants puissent visiter de nouveaux emplacements dans le même bâtiment ou la même région spatiale à différents moments de la journée. Les participants étaient équipés d'un appareil photo numérique et d'un livret de 80 emplacements. Les instructions données aux participants étaient que l'étude s'intéressait à la façon dont les gens prenaient des photos et on leur avait demandé de considérer chaque photo comme un événement distinct en prêtant attention aux phénomènes physiques (p. ex. point de vue, position du corps, etc.) et psychologiques (p. ex. préférence, humeur, etc.) particuliers associés à chaque photo pour contrôler le fait qu'ils regardent bien la scène qu'ils prenaient en photo.

Le lendemain avait lieu la phase de rappel sous IRMf. La tâche consistait à produire des jugements de l'ordre temporel sur les photos encodées la veille. Un essai était constitué de

deux photos présentées côte à côte : on leur demandait de choisir laquelle de ces deux photos avait été prise en premier. À la suite de quoi, ils devaient évaluer leur niveau de confiance vis-à-vis de leur certitude d'avoir fait le bon choix. Le protocole comprenait trois conditions. Une première condition où la distance temporelle (DT ou Delta) entre les deux photos présentées était « court », ce qui représentait un à neuf emplacements espacés. Une troisième condition où le Delta était « moyen », soit 10 à 39 emplacements de différences et enfin une dernière condition « longue » de 40 à 80 emplacements de différences.

Les résultats ont démontré que lors du traitement des événements encodés proche l'un de l'autre (Delta court), les réseaux corticaux étendus traitant le contexte sont mobilisés : les cortex *parahippocampique*, pariétal et visuel postérieur jusqu'au *précuneus*. Soit le réseau PM. Avec également une mobilisation du cortex préfrontal et du *MTL*. Cela suggère que le souvenir des détails contextuels sert à organiser les événements dans le temps.

Concernant le traitement des épisodes dont la distance temporelle l'un avec l'autre est longue (Deltas Longs), il est démontré une activité dans le cortex préfrontal dorsolatéral et le gyrus fusiforme mais une réduction des activités enregistrées dans le cortex pariétal. Les auteurs ont interprété ces résultats en avançant la suggestion selon laquelle deux processus distincts sont impliqués dans la mémoire du contexte temporel : 1) un processus essentiellement reconstitutif, basé sur des détails contextuels de l'épisode mnésique, et 2) un processus chronologique basé sur la distance entre l'occurrence des événements (Friedman, 1993, 2004).

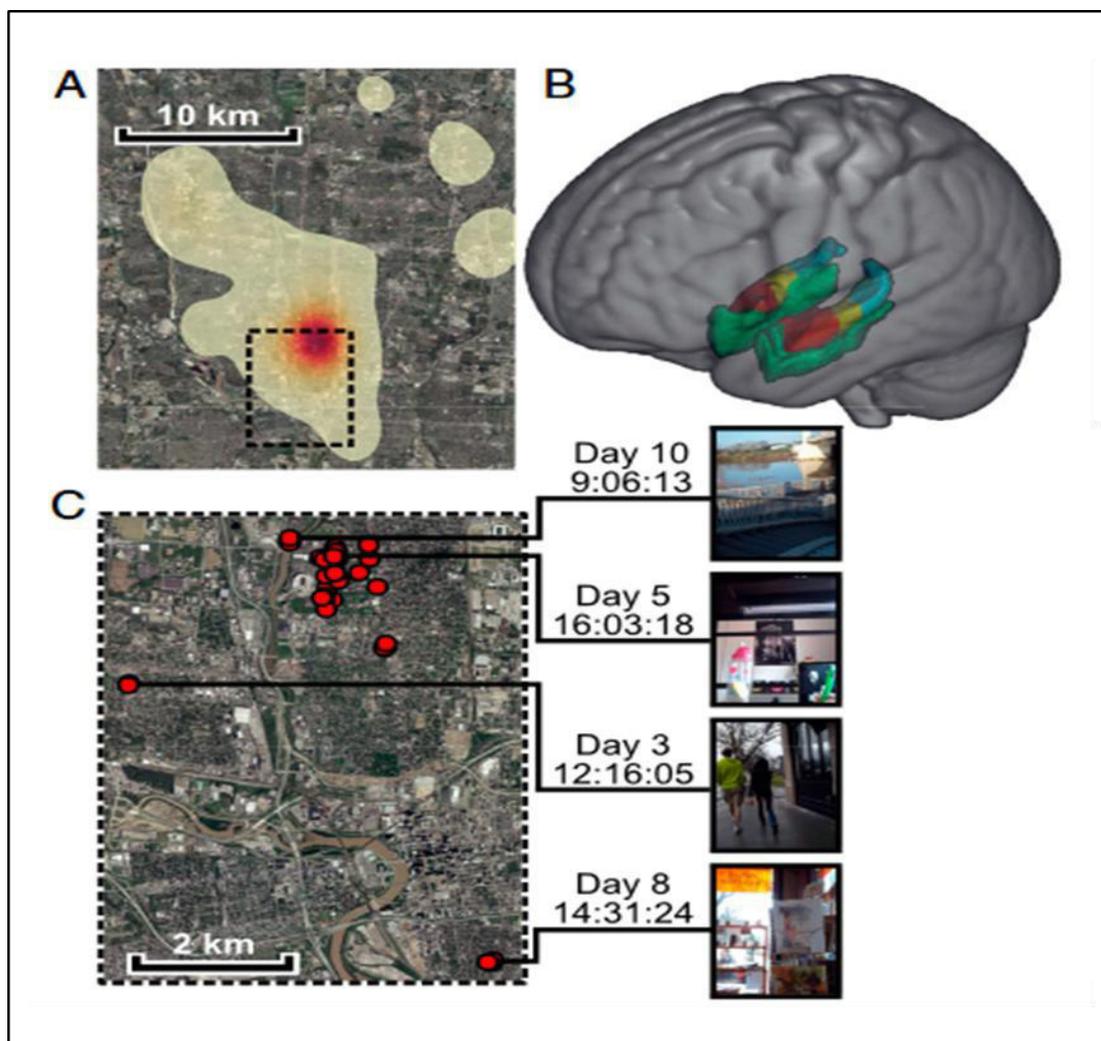


Figure 17 - I.17 : Représentation de l'espace et du temps dans l'hippocampe (Nielson et al. 2015). Aperçu du protocole d'étude. (A) Carte thermique des endroits où les images de tous les sujets ont été prises. (B) Image des régions du MTL (rouge, hippocampe antérieur ; jaune, hippocampe moyen ; bleu, hippocampe postérieur ; vert, para-hippocampe). (C) Sous-ensemble des données recueillies auprès d'un seul participant chaque point rouge sur la carte correspond à une image montrée au participant pendant le scan IRMf. Quatre images-cibles sont affichées, ainsi que le moment, et l'endroit de leur présentation. Les cartes de chaleur montrent le bêta d'un essai unique correspondant à chaque image. Ainsi l'hippocampe contient des informations spatiales s'étendant sur des distances à grande échelle.

En considérant le fait que la mémoire s'étend sur toute une vie, et tout particulièrement la mémoire épisodique des événements personnels. Nielson et al. (2015) ont proposé une étude s'intéressant à caractériser la fonction fine des structures hippocampiques dans les dimensions du temps et l'espace (voir **Figure 17 – I.17**). Ils se sont en effet posé la question de savoir si l'hippocampe représente l'espace et le temps sur des échelles plus longues. Ils ont enregistré l'activité neurale lorsque les participants revivaient leurs propres expériences, à l'aide de photographies prises via un appareil utilisable au quotidien.

Ils ont constaté que l'hippocampe antérieur gauche encode, en mémoire, l'espace et le temps pour une durée d'un mois environ. Les épisodes ainsi mémorisés étaient générés sur des distances pouvant atteindre 30 km. Bien que des études antérieures aient identifié des relations semblables dans la similarité des représentations de l'espace ou du temps sur des échelles de temps relativement brèves (secondes à minutes) qui caractérisent les souvenirs épisodiques individuels, les résultats fournissent des preuves convaincantes qu'un modèle similaire d'organisation spatiotemporelle existe également pour organiser des souvenirs distincts qui sont étendus dans l'espace et le temps.

Ces résultats confirment l'opinion émergente selon laquelle l'hippocampe antérieur, par opposition à l'hippocampe postérieur, intègre des expériences distinctes, fournissant ainsi un support pour le codage et la récupération des épisodes mnésiques personnels tout au long de la vie.

Partie II : Objectifs et hypothèses

L'objectif général de ma thèse est d'étudier le rappel des dimensions multiples qui caractérisent la mémoire épisodique, avec des conditions de l'encodage en contexte riche et écologique. Je combinerai des protocoles innovants (application mobile géolocalisée et réalité virtuelle, voir III.D. Encodage Vie Quotidienne (VQ)) avec des mesures comportementales et d'IRMf chez des volontaires sains pour sonder comment les éléments contextuels exposés en phase d'encodage modulent le comportement et l'activité cérébrale du rappel des épisodes mémorisés.

À l'aide de deux tâches différentes je ciblerai d'une part le rappel des composantes dimensionnelles « *quoi, quand, où* » de la mémoire épisodique (Axe A) et, d'autre part, j'utiliserai une tâche de *jugement de l'ordre temporel* pour étudier plus spécifiquement le rappel de l'information temporelle (Axe B). Au travers de ces études, j'évaluerai les différentes modalités d'encodage suivante : 1) *encodage standard en laboratoire* « NE » ; 2) *encodage avec vidéo* « VI » ; 3) *encodage en réalité virtuelle* « RV » ; 4) *encodage dans la vie quotidienne* « VQ » avec un système et une application mobile que j'ai développés au cours de ma thèse (voir III.D1. Système BREAL).

Pour chaque axe d'études (A et B), j'évaluerai les performances comportementales durant le rappel (les temps de réaction et la précision) des participants par rapport aux éléments contextuels liés à la phase d'encodage. Puis j'identifierai les régions corticales impliquées dans l'élaboration des différentes composantes dimensionnelles Quoi-Quand-Où et de l'information temporelle. Enfin, j'évaluerai comment le contexte d'encodage module l'activité de ces régions.

Je fais l'hypothèse générale d'observer l'activation dans les structures du lobe temporal médian (hippocampe), du cortex pariétal (précuneus) et du cortex préfrontal (latéral et/ou médian) lorsque l'encodage est constitué d'épisodes riches et d'observer la modulation de ces réponses en fonction des conditions contextuelles encodées.

II.A. Hypothèses Axe A

Plus spécifiquement, dans l'axe A je propose une tâche de rappel complet ou partiel d'un épisode mnésique à partir d'une combinaison des paradigmes *Remember / Know* et de *Mémoire Source* pour évaluer le rappel des éléments contextuels du souvenir épisodique (voire I.C. Paradigme). Dans l'étude A1 j'utiliserai une approche comportementale, étudiant les caractéristiques du rappel d'un événement épisodique - et de ces sources - après une phase d'encodage dans 3 différents contextes (LAB, RV, VQ, voir Figure 26 – IV.A1.1). Dans l'étude A2, j'utilise les mêmes tâches pendant le rappel sous l'IRM fonctionnelle, après encodage en RV. Fort de mon paradigme « hybride », j'envisage de cibler spécifiquement les régions cérébrales impliquées dans la mémoire épisodique. Soit le rappel explicite d'un épisode mnésique, avec ses composantes contextuelles spatio-temporelles et selon l'état de conscience autoévalué qui lui est associé. Nous considérons que le rappel d'un épisode, avec un niveau de confiance élevé, constitue l'engagement des processus à l'œuvre dans la reconstruction d'un épisode en mémoire épisodique.

En considérant les modèles BIC et AT/PM et notre ciblage du rappel confiant d'un épisode, je m'attends à une mobilisation des complexes *hippocampique* et *parahippocampique*. L'association des objets constitutifs de l'événement encodé dans l'épisode mnésique devrait être associée, par le rappel de son contexte, à la mobilisation accrue du cortex *entorhinal* remontant vers le cortex *parahippocampique*. Je suppose, en outre, que l'usage de matériaux écologiques, riches et complexes, engagera la mobilisation des régions postérieures médianes du réseau PM incluant, au départ du cortex *parahippocampique*, les régions du cortex *rétrospénial*, le cortex *cingulaire postérieur*, le *gyrus angulaire* et enfin le *précuneus*.

II.B. Hypothèses Axe B

En ce qui concerne le l'axe B, il s'agit d'étudier les relations entre la dimension temporelle et plusieurs dimensions contextuelles. Elle se décline en trois études basées sur des tâches de jugement d'ordre temporel. Le but de la tâche consistant à sélectionner, entre deux éléments d'un épisode (scène de film, image d'objet ou image d'endroit) celui qui est apparu en premier durant l'encodage.

Dans l'étude B1, je propose d'étudier le rappel de l'ordre temporel entre les scènes d'un film qui avait été vu le jour d'avant. L'IRMf a été effectuée pendant la récupération, et j'ai étudié comment la structure de l'intrigue du film affectait l'activité cérébrale associée au rappel de l'ordre temporel des événements du film (voir IV.B. Ordre temporelle (Axe B)). Ensuite, dans l'étude B2 je propose d'étudier le comportement (justesse et temps de réactions) pendant deux tâches de jugement de l'ordre temporel dans trois différents contextes d'encodage avec différents niveaux de richesse et complexité (LAB, RV, VQ). La première tâche est basée sur les images *d'objets*, qui font l'événement des épisodes. La seconde est basée sur les images des *endroits* fréquentés par les participants durant l'encodage. Je manipule l'influence du contexte en proposant des images *d'endroits* associés à une image *d'objet* ou bien des *endroits* non-associés (voir IV.B2). Enfin l'étude B3 s'intéressera à étudier les activités BOLD corrélées aux observations comportementales que j'aurai relevées dans l'étude B2 en reproduisant son protocole dans le contexte RV (voir IV.B3). Par le moyen de ces trois études, j'étudie l'effet de la distance temporelle (DT) entre les épisodes mnésiques encodés. Je souhaite observer une réplique des résultats issus des études antérieures de Kwok et Macaluso (2015); Kwok et al. (2012) qui démontrent que les DT courts réduisent la performance et engagent préférentiellement le *précuneus*.

Je souhaite, en outre, observer la modulation des différentes manipulations de contexte (c.à.d. la structure du film, encodage en LAB/RV/VQ, et jugements temporels à partir des indices spatiaux associés ou non-associés à des objets) sur l'effet de la distance temporelle ainsi observée. Si l'activation du *précuneus* est liée strictement à l'engagement de processus chronologiques, comme le suggère les travaux de Friedman (Friedman, 1996; Friedman, 2001; et voir aussi I.B3.1. Modélisation de la mémoire du Temps), alors je m'attends à observer un effet analogue de la distance temporelle que celui observé dans les travaux de Kwok et Macaluso (2015); Kwok et al. (2012), et cela indépendamment du contexte. Cependant, si - pour la même gamme distances temporelles - l'on observe des activations différentes en fonction des manipulations des contextes, cela implique que le contenu du contexte d'encodage contribue au rappel de l'ordre temporel. Ce qui appuierait l'existence de processus reconstructifs basés sur des représentations qui va au-delà d'une simple représentation chronologique de l'information temporelle dans le *précuneus* (théories reconstructives; Friedman, 2004; Spiers & Maguire, 2007; Zacks et al., 2010 ; voir aussi I.B3.1.

Modélisation de la mémoire du Temps). En résumé, si mes prédictions dans les Axes A-B par rapport aux effets du contexte d'encodage sur les performances et l'activité cérébrale pendant le rappel se vérifient, alors cela impliquera l'idée que l'intégration des dimensions de la mémoire épisodique est tributaire de la richesse et de la complexité du contexte d'encodage et que le cortex pariétal médian (précuneus) est une structure essentielle dans la (re-)construction des épisodes mnésiques.

	Axe A		Axe B		
	Étude A1 <i>Comportement</i>	Étude A2 <i>IRMf</i>	Étude B1 <i>IRMf</i>	Étude B2 <i>Comportement</i>	Étude B3 <i>IRMf</i>
Modalité Phase d'Encodage	Réalité Virtuel (RV) Vie quotidienne (VQ) Laboratoire (LAB)	Réalité Virtuel (RV)	Film (VID)	Réalité Virtuel (RV) Vie quotidienne (VQ) Laboratoire (LAB)	Réalité Virtuel (RV)
Participants	N = 60 (20 pour chaque modalité)	N = 20	N = 19	N = 60 (20 pour chaque modalité)	N = 19
Tâches Phase de Rappel	1. Remember / Know (R/K) <i>A partir d'un indice objet de l'épisode, effectuer le choix Rappel / Familier / Nouveau</i> 2. Mémoire Source (MS) <i>A partir de deux indices source, choisir l'endroit/moment où/quand s'est déroulé l'épisode, puis évaluer sa confiance (certain/incertain).</i>		Jugement de l'ordre temporel (TO) <i>A partir de deux indices scènes, choisir laquelle est apparue en premier lors du visionnage.</i>	Jugement de l'ordre temporel (TO) 1. TOobj <i>A partir de deux indices objets, choisir lequel est apparu en premier lors de l'encodage.</i> 2. Ev-TOloc <i>Les indices sont des lieux associés à un épisode.</i> 3. Noe-TOloc <i>Les indices sont des lieux NON associés à un épisode</i>	

Tableau 1 - II.1 : Tableau récapitulatif des études. Tableau représentant l'ensemble des 5 études réalisées durant la thèse. Elles sont divisées en deux axes. Axe A, qui propose une tâche R/K et MS. L'axe B qui se concentre sur une tâche de jugement d'ordre temporel décliné en 3 conditions. 60 participants ont été recrutés pour réaliser les études A1 et B1 (vert), les phases d'encodages étaient similaires et la phase de rappel comportait les tâches de R/K, MS et TO. Pour les études sous

IRMf, 20 personnes ont été recruté pour réaliser les études A2 et B3. Pour le cas de l'étude B1, les 19 participants ont été recruté avant le début de mes travaux de thèse.

Partie III. Phase d'Encodage

Dans la partie III, je vais présenter les protocoles d'encodage mis au point pour répondre à mes hypothèses (voir *Partie II*). Je propose quatre modalités, ou contexte, d'encodage basés sur l'usage de matériaux écologiques durant l'encodage, avec un niveau de contrôle et de richesse différent d'un point de vue expérimental. Ce sont la modalité Laboratoire (LAB) : l'encodage s'effectue dans un box expérimental standard avec des matériaux simples ; la modalité Vidéo (VI) qui se constitue de matériaux cinématographiques plus riches et complexes ; la modalité en Réalité Virtuelle (RV) qui consiste en l'immersion des participants dans une ville virtuelle durant l'encodage ; et enfin, la modalité Vie Quotidienne (VQ) qui repose sur l'utilisation d'une application mobile géolocalisée par les participants dans la vie de tous les jours (voir **Figure 18 – III.1**). Nous allons donc du plus contrôlé (LAB) au plus écologique (VQ).

Ces protocoles standardisent la création d'épisode mnésique de trois dimensions principales : le **quoi** (Images d'objets ou scène d'un film), le **où** (l'image ou la scène associée à une présentation d'objets ou bien l'endroit de l'occurrence de l'événement, le **quand** (le moment de l'occurrence de l'événement). Par ce moyen, je souhaite observer les apports de ces différentes dimensions aux mécanismes de rappel épisodique, en termes de temps de réaction (TR), de précision (Correct / Incorrecte) et des activations cérébrales sous-jacentes

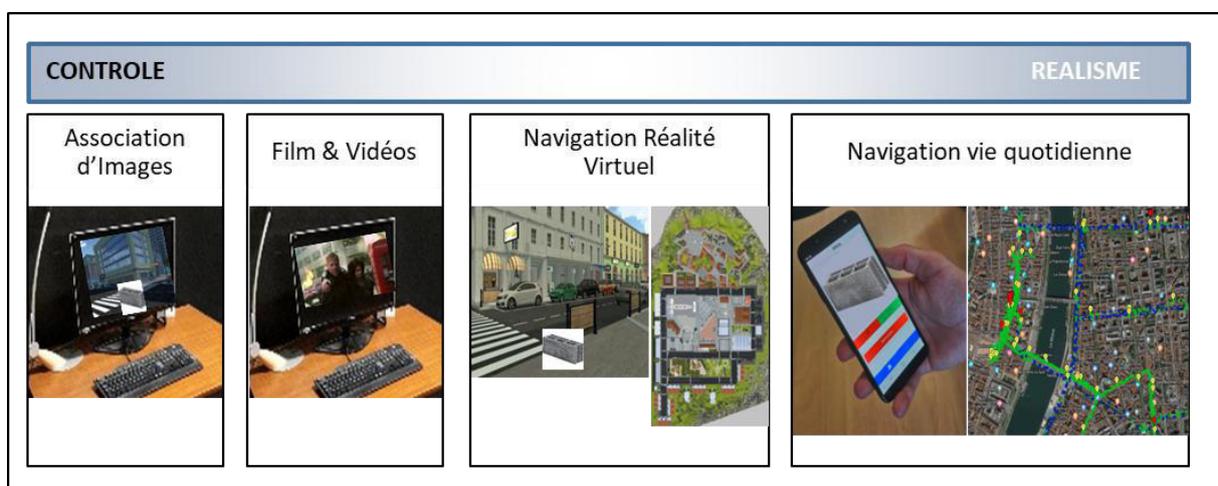


Figure 18 - III.1 : Degrés de contrôle et de réalisme des protocoles d'encodage. Mes travaux reposent sur l'usage de différentes modalités d'encodage qui vont de la plus contrôlée expérimentalement à la plus écologique, dans le sens où elle s'approche au plus près de ce qu'expérimente les participants dans la vie quotidienne.

(voir *Partie IV*, où je décrirai la phase de rappel et les résultats des cinq études que j'ai réalisées au cours de ma thèse).

III.A Encodage Laboratoire (LAB)

Pour la phase d'encodage où le contrôle est maximal et l'écologie limitée, nous avons élaboré un protocole classique d'encodage pour la mémoire épisodique. Je me suis inspiré du protocole de Hannula et al. (2013). Il s'agit d'un encodage nécessitant l'association explicite de l'image d'un objet et d'une scène visuelle.

Dans cette modalité je propose une modification du protocole d'Hannula et al. (2013) en ajoutant une dimension temporelle. Je la considère comme « standard » en termes de matériaux écologiques. La phase d'encodage laboratoire (LAB) consiste donc en la présentation d'une association de stimulus : image d'un objet associé à une image d'une scène spatiale (Fig. III.2). Le tout étant présenté aux participants via un écran d'ordinateur en laboratoire. La phase comprend un total de 120 essais. Parmi lesquels 60 essais avec des images qui correspondent à l'association entre un objet et une scène spatiale. Les 60 essais restants sont uniquement constitués de l'image de la scène spatiale.

Les images des objets utilisées pour former l'occurrence d'un événement sont issues des travaux de Brady et al. (2008) et de Konkle et al. (2010). Il s'agit d'un ensemble de 60 objets appartenant chacun à une catégorie conceptuelle et perceptuelle différente. Nous avons un exemplaire dévolu à l'encodage, et un autre exemplaire d'un objet de la même catégorie qui va être utilisé comme contrôle pendant la tâche de rappel.

Les images des scènes spatiales ont été obtenues à partir des données de la phase d'encodage de l'expérience en réalité virtuelle (voir III.C. Encodage Réalité Virtuelle (RV)), représentant ainsi des instantanés à la première personne de la ville virtuelle. À noter que les participants de l'encodage LAB n'ont aucune connaissance de la ville virtuelle à l'origine. Les stimulations ont été affichées au centre de l'écran pendant six secondes. Lorsque l'essai était la condition d'association, l'image de la scène apparaissait immédiatement tandis que l'objet apparaissait dans la partie inférieure centre de l'écran trois secondes après le début de l'essai. En plus de sa présentation, l'objet était accompagné d'une tâche de jugement à effectuer. Les participants devaient décider s'ils aimaient ou n'aimaient pas l'objet. L'objet et les instructions étaient affichés pour une durée de trois secondes et le participant devait répondre à l'aide des flèches gauche ou droite du clavier du PC. Les essais avec ou sans

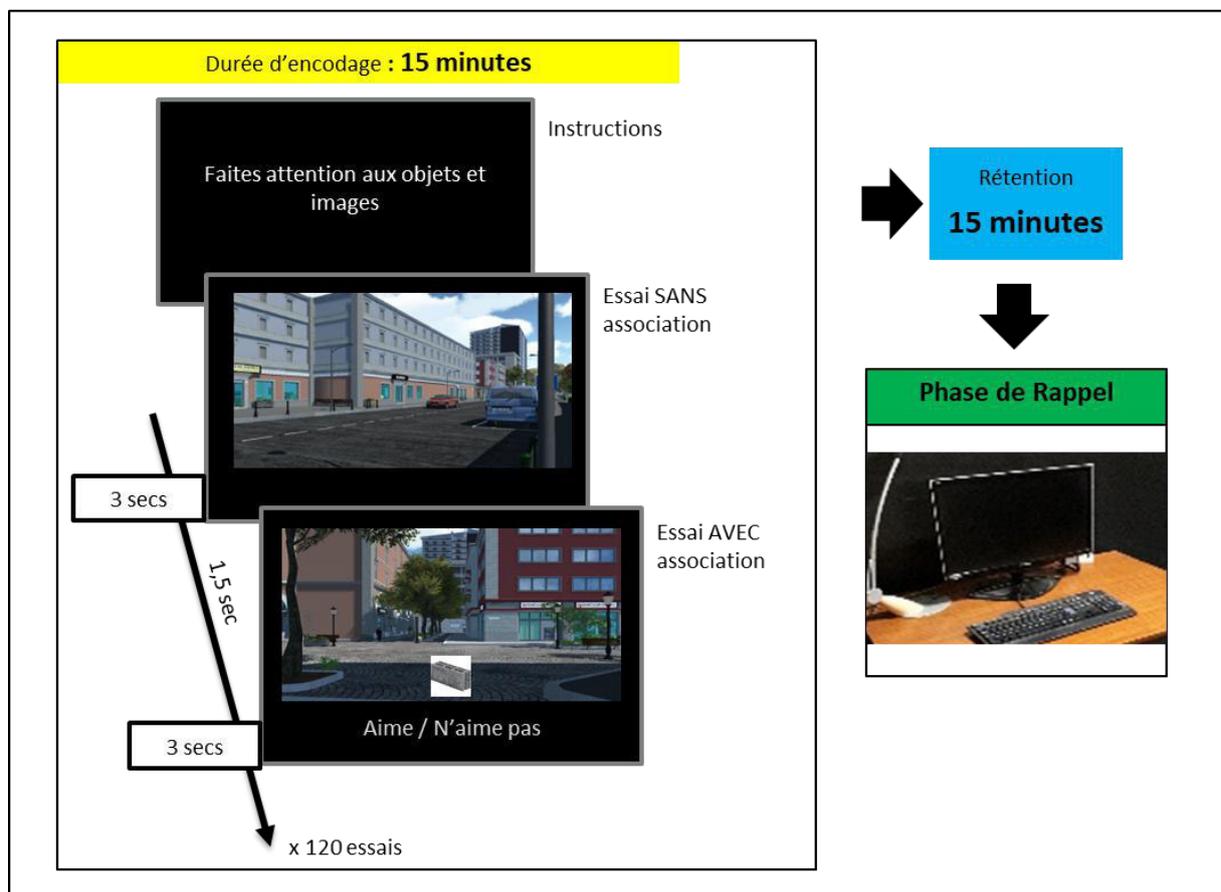


Figure 19 - III.2 : Protocole d'encodage en Laboratoire (LAB). Des images de scènes et d'objets sont présentées 3 secondes les unes à la suite des autres avec un intervalle de 1,5 secondes entre chaque présentation. La durée totale est de 15 minutes. Les stimulations sont constituées d'une image de scène associée à l'image d'un objet (épisode QQO) et une image de scène non associée (épisode contrôle). À la suite de l'encodage, les participants visionnent une vidéo Youtube distrayante durant 15 minutes. Cela correspond au délai de rétention.

association d'objets à mémoriser ont été mélangés au hasard et l'intervalle entre les essais a été fixé à 1500 ms (voir Figure 19 – III.2).

La durée totale de la phase d'encodage était de 15 minutes. La phase de rappel commençait 15 minutes après la fin de la phase d'encodage. Pendant cette période de rétention, les participants ont regardé un court métrage. La modalité de l'encodage LAB produit des épisodes mnésiques de trois dimensions associées explicitement. Un **objet**, formant l'événement (Quel objet j'ai vu ?) avec une scène issue de la réalité virtuelle, formant **l'endroit** (Quelle scène est associée à l'objet ?). La dimension temporelle quant à elle est représentée par le temps du **moment** de l'occurrence d'un objet à associer à sa scène (Quand ai-je vu l'objet et la scène associée ?). Dans la phase de rappel de l'axe A, on demandera le rappel des trois dimensions ci-cités : l'objet, l'endroit et le moment (QQO), tandis que dans l'axe B, à partir d'une paire d'épisodes ainsi encodée, on demandera de produire un jugement de la distance temporelle entre les épisodes.

III.B. Encodage vidéo (VI)

Nous proposons ici d'utiliser des matériaux vidéo, plus écologiques de par la nature dynamique et continue de la stimulation (voir **Figure 20** – III.20). Ils sont pourvus d'une complexité contextuelle accrue tout en nous permettant de conserver un contrôle expérimental raisonnable. La vidéo proposée est un épisode de la série américaine « 24 » (Saison 6, épisode 6, 11 : 00 – 12 : 00). Aucun des participants n'avait regardé un seul épisode de la Saison 6 auparavant. L'épisode contient cinq trames scénaristiques qui se déroulent dans des contextes distincts, chacun incluant différents personnages et événements se déroulant à différents endroits. Les scénarios sont les suivants :

- Le président et son équipe à la Maison Blanche (Contexte 1)
- Des échanges entre détenus dans un centre de détention (Contexte 2)
- Des événements dans le bureau de l'unité antiterroriste (Contexte 3)
- Le personnage principal - l'agent Jack - en déplacement (Contexte 4)
- Un intermédiaire travaillant pour les terroristes et sa petite amie. (Contexte 5)

Il s'agit d'une stimulation continue. En substance, il s'agit de suites d'images contenant des éléments événementiels (l'activité des personnages), associés à une scène spatiale caractéristique (Maison blanche, bureau de l'unité anti-terroriste). La dimension temporelle est le déroulement continue de l'épisode qui est cohérent avec le déroulement réel du temps.

L'épisode dure 45 minutes. À noter que l'acquisition des données comportementales et IRMF de cette modalité d'encodage s'est déroulée avant que je ne débute ma thèse.

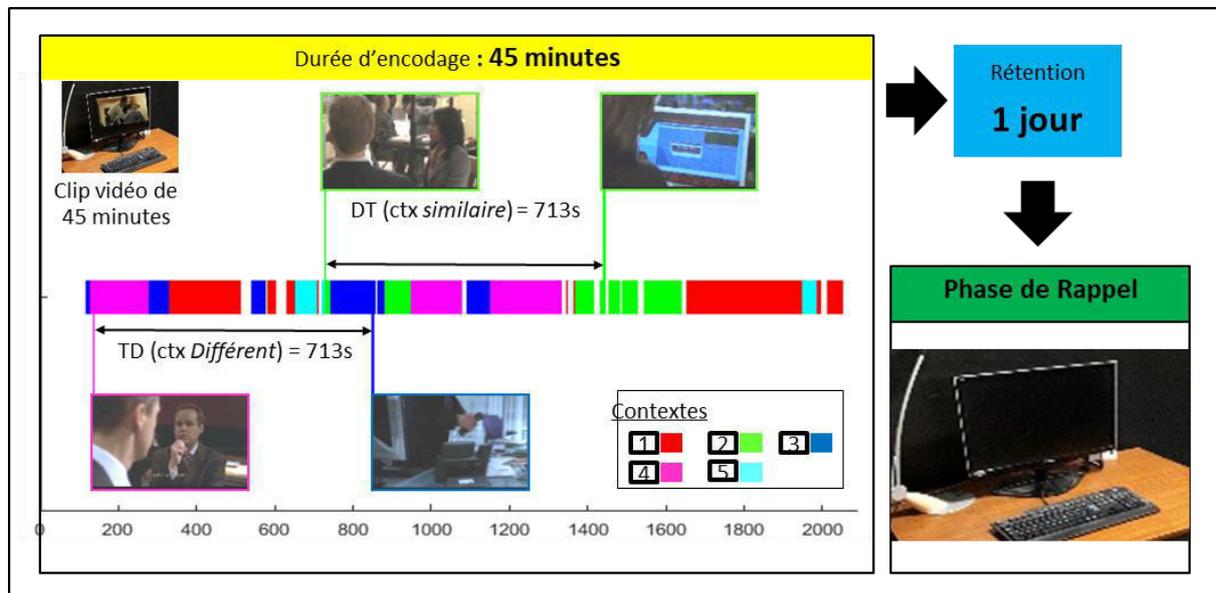


Figure 20 - III.3 : Protocole d'encodage vidéo (VI). Les participants doivent visionner un épisode de la série « 24 » durant 45 minutes. L'épisode est composé de 5 scénarios principaux. Ces scénarios forment un contexte cohérent composé des mêmes personnages dans une situation spatiale et temporelle singulière. Le délai de rétention est de 24h.

III.C. Encodage Réalité Virtuelle (RV)

Je présente ici un protocole aux matériaux hautement écologiques, dans la mesure où il s'agit d'immerger les participants dans la RV, ajoutant par conséquent une dimension subjective et active dans la stimulation. L'encodage RV s'est effectué au cœur d'une ville virtuelle entièrement construite dans le cadre de l'expérience. La construction s'est faite à partir du moteur de jeu Unity 3D (<http://www.unity3D.com>) et comprenait plusieurs composants et fonctionnalités. La ville s'étendait sur une surface de 380 x 280 mètres, comprenant environ 100 bâtiments. Les participants ont utilisé le clavier du PC pour naviguer à l'intérieur de la ville et pour contrôler diverses actions associées à une série de « missions » qu'ils devaient accomplir. L'environnement virtuel est navigable via une interface logicielle qui fournit une vue subjective via un écran PC standard (16 :9).

Les participants devaient accomplir plusieurs missions qui se classent en deux tâches : la mission principale et les missions secondaires. La mission principale consiste à acheter une liste de cinq objets dispersés dans les magasins de la ville. Cette liste d'objet était fournie

avant le début de l'expérience avec une image des objets à récupérer. Les objets spécifiques sont : une galette, un médicament, un poisson, un pot de fleur.

Durant la navigation, selon certaines conditions, des missions secondaires étaient déclenchées. Elles prenaient la forme de personnage non joueur (PNJ) venant interagir verbalement avec les participants pour leur demander d'accomplir une tâche. Les participants recevaient alors les instructions sur un objet à récupérer dans un magasin situé non loin de leur position. Il était également possible de recevoir une mission secondaire sous la forme d'un coup de téléphone.

Au total 15 missions secondaires étaient possibles, chacune associée à un ou plusieurs magasins. Les missions étaient déclenchées en fonction de la position du participant dans la ville, en plus des contraintes supplémentaires (p. ex. s'assurer qu'il y avait au moins 1 min et 30 secondes entre le début de deux missions, à moins que le participant ait réussi la première mission dans ce laps de temps). Avant de débiter l'expérimentation, les participants recevaient toutes les instructions à propos de ces deux types de missions et leur déroulement.

Ainsi, la tâche des participants était d'explorer la ville à la recherche des magasins pertinents où collecter les objets. Cela implique une action spécifique pour acheter un objet. Lorsqu'un participant trouvait un magasin pertinent pour une mission, il devait trouver le comptoir, où un personnage non joueur (PNJ) était positionné. Ils devaient l'approcher suffisamment pour déclencher une interaction. Le PNJ-vendeur l'invitait alors à acheter un objet que le joueur sélectionnait parmi les trois objets placés sur le comptoir.

Parmi les objets que propose le magasin dans lequel est entré le joueur, on peut éventuellement trouver un objet de la mission principale (p. ex. un poisson) et d'autres objets relatifs au magasin (p. ex. pantalon et t-shirt, dans le magasin de vêtements). Cela peut être aussi un des objets qui correspond à une mission secondaire précédemment activée. Si le participant sélectionne un des objets qui correspond à une mission, il reçoit 20 points, tandis que 10 points lui sont soustraits si un objet incorrect a été sélectionné. Le participant pouvait entrer dans n'importe quel magasin et sélectionner n'importe quel objet à n'importe quel moment, mais les 20 points n'étaient attribués que lors de la collecte d'un

objet pertinent dans le cadre d'une mission. Dès qu'un objet cible a été collecté, il n'est plus nécessaire d'en reprendre un du même type. À tout moment, le participant pouvait vérifier le nombre de points, la liste des cinq premiers objets (mission en cours), ainsi que le temps écoulé depuis le début de la navigation. L'environnement comprenait de nombreuses autres caractéristiques visant à accroître le réalisme de l'expérience virtuelle, notamment un grand nombre de PNJs se promenant à travers la ville (environ 250), des voitures qui circulent, des fontaines à eau courante et des sons environnementaux dynamiques (p. ex. de la musique dans un magasin de musique).

Pendant que les participants naviguaient dans la ville et accomplissaient les différentes missions, je présentais les événements pour la tâche de mémoire épisodique. Ceux-ci ont consisté en la présentation des 60 objets utilisés aussi pendant l'encodage LAB (voir Brady et al., 2008; Konkle et al., 2010). Chacun de ces événements comprenait une alerte sonore, suivie de la présentation d'une image de l'objet à mémoriser dans la partie inférieure de l'écran (500px hauteur & 500px largeur). La navigation était bloquée et le participant utilisait les boutons gauche et droite du clavier pour indiquer s'il « aimait ou n'aimait pas » l'objet. On a inclus ce jugement pour s'assurer que le participant prêtait attention aux objets à mémoriser (voir **Figure 21 – III.4**).

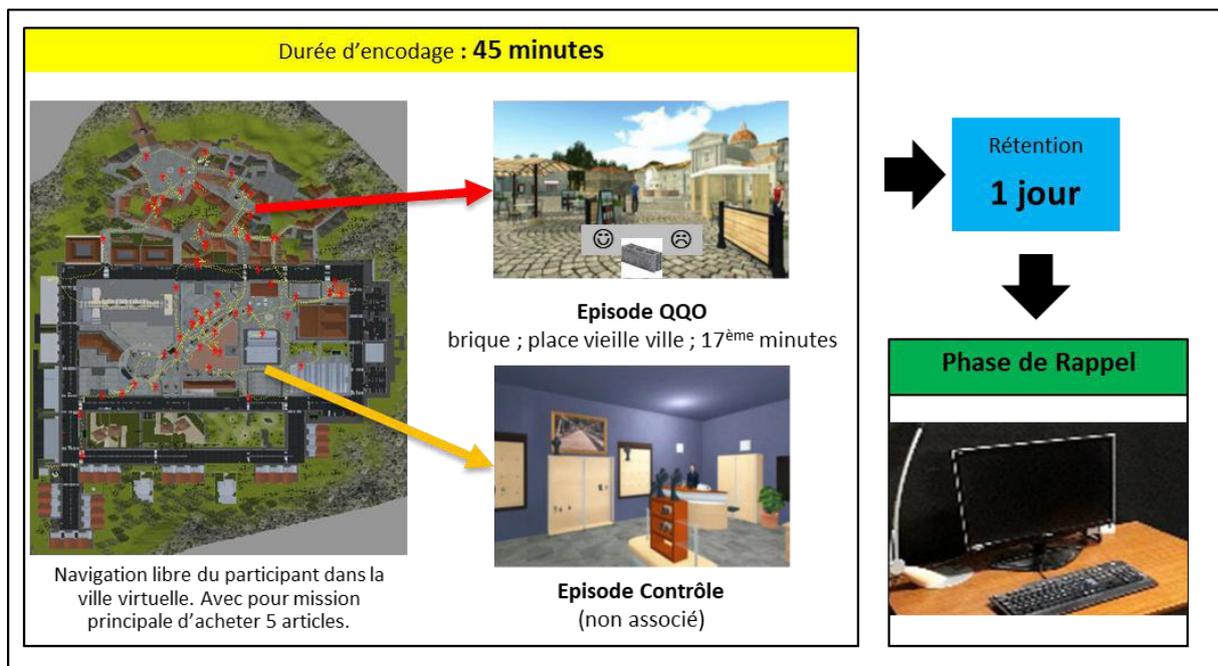


Figure 21 - III.4 : Protocole d'encodage en réalité virtuelle (RV). Les participants sont immergés dans une ville virtuelle construite pour l'expérimentation dédiée à la mémoire épisodique. Ils doivent accomplir des missions qui consistent à rechercher et acheter des articles. Ils peuvent également être interpellés par des Personnages Non Joueurs qui requièrent leur aide pour acheter de nouveaux articles. Durant la navigation, des objets apparaissent à l'écran, pour contrôle l'attention aux stimuli on demande aux participants de juger s'ils aiment ou non l'objet.

L'ordre de présentation des objets a été fixé pour tous les participants, mais le lieu où ces événements se déroulaient était spécifique pour chaque participant en fonction de son parcours d'exploration. Le moment des événements était également à peu près le même pour tous les sujets, mais pouvait varier légèrement selon le comportement des participants. Avant de présenter l'objet à mémoriser, il était vérifié que le participant ne recevait aucune nouvelle instruction venant de déclencheur de missions secondaires, et également, que le participant ne soit pas en train d'acheter un objet dans un des magasins. Si ce cas se présente, la présentation de l'objet à mémoriser était alors retardée de quelques secondes, ce qui entraîne une certaine variabilité dans le déroulement des événements entre les participants.

La durée totale de l'expérience RV durait 45 minutes, chaque participant mémorisait 60 objets. En revanche, le nombre de missions déclenchées et achevées variait d'un participant à l'autre, encore une fois en fonction du comportement individuel. Avant de commencer l'expérience, chaque participant a suivi une formation de trois à quatre minutes dans un environnement virtuel plus restreint. L'objectif était de familiariser les participants avec les différents aspects de l'expérience virtuelle (navigation, présentation des objets à mémoriser, instructions des missions secondaires venant des PNJs ou du téléphone, l'achat des objets de la mission principale, système de points, etc.).

L'environnement virtuel est une réplique de ville Italienne de 2013. Les écritures des devantures des magasins sont en italiens mais les avatars avec lesquels les participants interagissent parlent en français. Lors de la navigation des participants, nous enregistrons au fur et à mesure de sa progression les informations relatives à leur position et leurs actions dans la ville. Des captures d'écran sont opérées à intervalles réguliers. Ces images serviront par la suite durant la phase de rappel (voir **Figure 21** – III.4), et ont aussi été utilisées dans la modalité d'encodage LAB comme matériaux (voir III.A Encodage Laboratoire (LAB)).

A la suite de la session d'encodage, le parcours de la navigation du participant, l'ensemble de ses interactions sont enregistrées. À partir de ces enregistrements, nous procédons à la construction des matériaux expérimentaux pour la phase de rappel. 60 scènes correspondant aux lieux qui ont effectivement été associés à un événement par la présentation d'un objet.

Et 60 « lieux contrôle », qui ont été visités mais n'ont pas fait l'objet d'un événement par présentation d'un objet (voir **Figure 21 – III.4**).

Nous prenons soin d'évaluer les corrélations qui pourraient exister entre les images des scènes des événements encodés et des images des lieux seulement visités. Le choix des images contrôles s'effectue manuellement parmi l'ensemble des images contrôle enregistrées durant la navigation des participants dans l'environnement virtuel. Les critères sur lesquels je me suis basé pour décider de l'image contrôle sont exclusifs : 1) l'image doit contenir un minimum d'informations. Dans le cas où l'instantanée renvoie l'image d'un mur à la couleur unie, j'exclue l'image. 2) l'image est superposée spatialement ou similaire à l'image associée à un événement ; 3) l'image contient l'image d'un autre objet.

III.D. Encodage Vie Quotidienne (VQ)

Je présente ici un protocole totalement nouveau qui présente l'intérêt d'être hautement écologique car il s'intègre dans la vie quotidienne des participants. J'ai conçu un système informatique reposant sur des technologies web et une application mobile dédiée géolocalisée. Il comprend un serveur d'application en ligne 24 heures sur 24 et 7 jours sur 7 totalement autonome, et d'une application mobile installée sur le smartphone des participants. Son objectif est de générer des épisodes mnésiques en fonction de règles protocolaires spécifiques.

L'encodage dans la vie quotidienne repose sur le même principe d'encodage d'épisodes constitués des trois dimensions Quoi, Quand et Où. L'événement est la présentation de l'image d'un objet à évaluer via l'application (les mêmes objets utilisés pour les contextes LAB et RV, avec la question : « Aime / N'aime pas »), à la manière de la réception d'un MMS. Les lieux sont les scènes imagées disponibles via l'application *Google Street View* selon les coordonnées GPS. La disponibilité des images est vérifiée au moment de l'encodage, cependant, elles seront utilisées durant la phase de rappel (Partie IV. Phase de Rappel). Le système enregistre toutes les traces d'interactions entre le serveur et l'application, notamment : la confirmation de la réception de l'image de l'objet, la dimension temporelle soit l'heure et la date quand s'est déroulé l'événement.

III.D1. Système BREAL

Le système de générations d'épisodes mnésiques que je propose pour cette phase d'encodage s'intègre logiquement sur les technologies offertes par les smartphones pour parvenir à proposer des activités cognitives diverses aux utilisateurs au cœur même de leur vie quotidienne (voir **Figure 22 – III.5**). Dans la continuité de l'approche écologique proposée par Neisser (1985), avec une conception de la mémoire et de sa construction impliquant le concept de *self* selon Conway (2005), avec la prise en compte des recherches sur la mémoire en développement et le rôle de l'action dans sa construction de la vie de tous les jours comme décrite par Scribner et Beach (1993). BREAL fournit une réponse

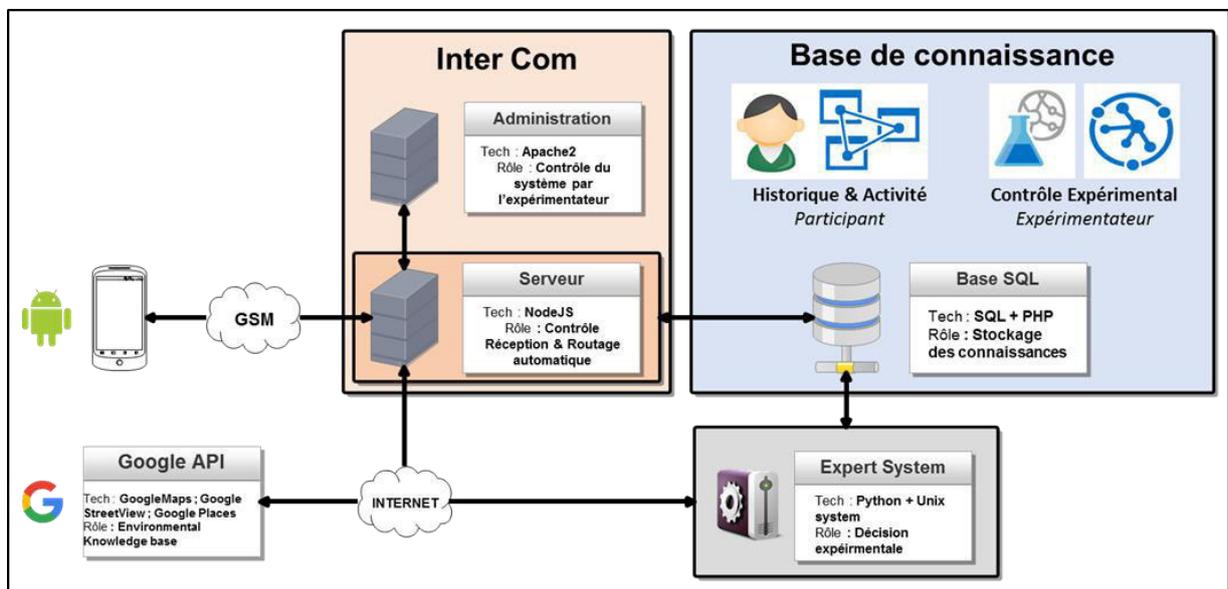


Figure 22 - III.5. : L'architecture globale du système BREAL. Le système conçu pour évaluer les fonctions cognitives humaines en condition naturelle consiste en l'interaction de plusieurs systèmes informatisés qui sont l'InterCom, la base de connaissance, le système expert, l'application mobile. L'application mobile fournit l'interface entre l'utilisateur et le reste du système, l'InterCom contient l'ensemble des programmes d'administration et d'analyse en temps réel des données mais également les programmes de contrôle des variables expérimentales proposées par l'expérimentateur. La base de connaissance contient l'historique des traces d'interaction de l'utilisateur avec le système, lesquelles sont enrichies de données environnementales fournies par les API de Google. Enfin, le système expert est un moteur d'inférence à base de règles qui, à partir du protocole spécifié par l'expérimentateur, prend les décisions d'interagir avec l'utilisateur en distribuant les ordres d'actions à l'InterCom

méthodologique pour le développement de protocoles d'études de la mémoire contrôlant, au mieux les capacités offertes par la technologie, les relations entre les participants et ses différents concepts et contextes.

Le but principal du système est d'acquérir des données contextuelles d'un événement généré par l'expérimentateur, à un moment et à un endroit donné, par le biais d'une application

mobile installée sur le téléphone des participants volontaires. Je présente maintenant les composantes du système informatique BREAL et la modélisation de son utilisation dans le cadre de l'étude des fonctions cognitives humaines. Nous présenterons les composantes de BREAL que sont : le système de communication (**InterCom**); le système expert (**SE** : constitue le cœur applicatif du système BREAL); la base de connaissance de ce système expert (**BC** : correspond aux informations événementielles et de ses éléments contextuels), incluant les interfaces de programmation applicatives (APIs : interface logicielles fournissant les accès aux connaissances Internet); et enfin l'application mobile (**AM** : interface entre le participant et l'ensemble du système).

III.D1.1 InterCom

La base du fonctionnement du système BREAL repose sur un serveur informatique fonctionnant sous Debian 8 (pour la conception du système) puis sous CentOS 7 (pour la phase d'encodage). Les communications s'opèrent via les protocoles standards qui constituent le World Wide Web : HTTPS avec SSL et SHA-256 avec chiffrement RSA. Le certificat d'authentification est détenu par le CRNL (*Centre de Recherche en Neurosciences de Lyon*); l'ensemble des scripts et données sensibles sont sécurisés dans les locaux du service informatique du CRNL selon les spécifications de la CNIL. Le fonctionnement de BREAL dépend de deux logiciels principaux. D'une part d'un serveur Apache 2 pour la partie liée à l'administration, à l'analyse et à la supervision de l'activité en temps réel du système et de ses interactions avec les participants. Cette partie est accessible uniquement sur le réseau interne au laboratoire. D'autre part, BREAL se compose d'un serveur NodeJS positionné comme chef d'orchestre des opérations produites par le système. La force de NodeJS réside dans sa gestion des événements de manière asynchrone. Le système réagit en fonction de l'occurrence des événements et est capable par ce fait de monter en charge tout en conservant des performances remarquables. L'ensemble des fonctions est codé en JavaScript. Le système, que l'on appelle *InterCom* est conçu autour de deux routines de fonctionnement.

La première routine de fonctionnement de *InterCom* est de réceptionner et router les trames d'informations envoyées par les applications mobiles des participants en état d'expérimentation. Ces trames sont analysées puis distribuées vers les processus applicatifs en fonction de leur nature. Par exemple, les trames contenant les informations de connexion

sont gérées par les fonctions de gestion des utilisateurs, les trames des mises à jour du positionnement GPS sont traitées par le Système Expert. Le traitement des trames est indépendant et n'interfère pas entre les trames. La limite de traitement étant matérielle (Processeur & Mémoire vive).

Le deuxième principe de fonctionnement de l'InterCom consiste en la supervision des comportements des sous-systèmes (Système Expert, la Gestion des utilisateurs, les modifications expérimentales) et de l'envoi des réponses élaborées par le Système Expert vers les applications mobiles requérantes. Il enregistre également la réponse à l'activité de mémorisation envoyée par le système expert. Le système InterCom s'assure de l'intégrité de la réception de la requête et de fournir la réponse cohérente et correcte apportée par le Système Expert ou autres. Cette phase est très importante dans le cadre de l'expérimentation car elle envoie les ordres de présentation (ou ne les envoie pas) des images d'objets aux applications mobiles et doit donc être rapide et précise. En effet, le système InterCom s'autorise une marge de réponse de trois secondes au-delà de laquelle la requête et la réponse du Système Expert sont invalidées et supprimées. Ce principe de fonctionnement présente l'intérêt d'assurer une réactivité et un dynamisme des données maximales, cependant cela rend le système très sensible à la qualité des données et leur vitesse de traitement. Pour assurer une performance optimale permettant d'exploiter finement la richesse des comportements des participants dans leur vie quotidienne, l'ensemble des processus de communication sont allégés et font usage d'un minimum de protocoles. Bien que le système se base sur un fonctionnement asynchrone, il présente une performance qui permet une réactivité inférieure à trois secondes.

III.D1.2. Système Expert

Les systèmes experts furent initialement développés dans le cadre de la recherche en intelligence artificielle dans les années 1970 et avaient pour objectif de réaliser des tâches avec un degré d'expertise rivalisant avec celui d'un professionnel humain du domaine dans lequel il est appliqué. Pour BREAL j'ai développé un système expert à base de règles dont l'objectif est de simuler l'expertise de l'expérimentateur et de gérer l'ensemble des contraintes comportementales inhérentes à chaque participant. Un ensemble de règles formant le protocole expérimental sont spécifiées, puis à chaque mise à jour du

comportement du participant, une décision d'action est prise au regard du protocole par le système Expert.

Le fonctionnement de BREAL est étroitement lié à la base de connaissance qui bien que bâtie en amont est modifiée en fonction du comportement des participants. Cela rend le système adapté à chacune des actions des participants, mais généralise cependant la manière dont les images d'objets sont envoyées et mémorisées par les participants. Pour ce qui concerne notre expérience, l'expertise est de choisir le moment opportun durant lequel il faut envoyer un item à observer. Ce qui intéresse le système est d'étudier le contexte dans lequel se trouve le participant, de trouver les accès aux informations requises pour reconstruire l'événement durant la phase d'encodage, et si tous les éléments sont réunis et accessible, envoyer l'objet à mémoriser. Cette étape est cruciale et nécessite des ressources matérielles et logicielles adéquates, car le SE doit, dans une marge de temps de trois secondes, inspecter les informations pertinentes de la base de connaissance, inspecter les informations disponibles pour reconstruire le contexte puis décider à partir des règles s'il est possible

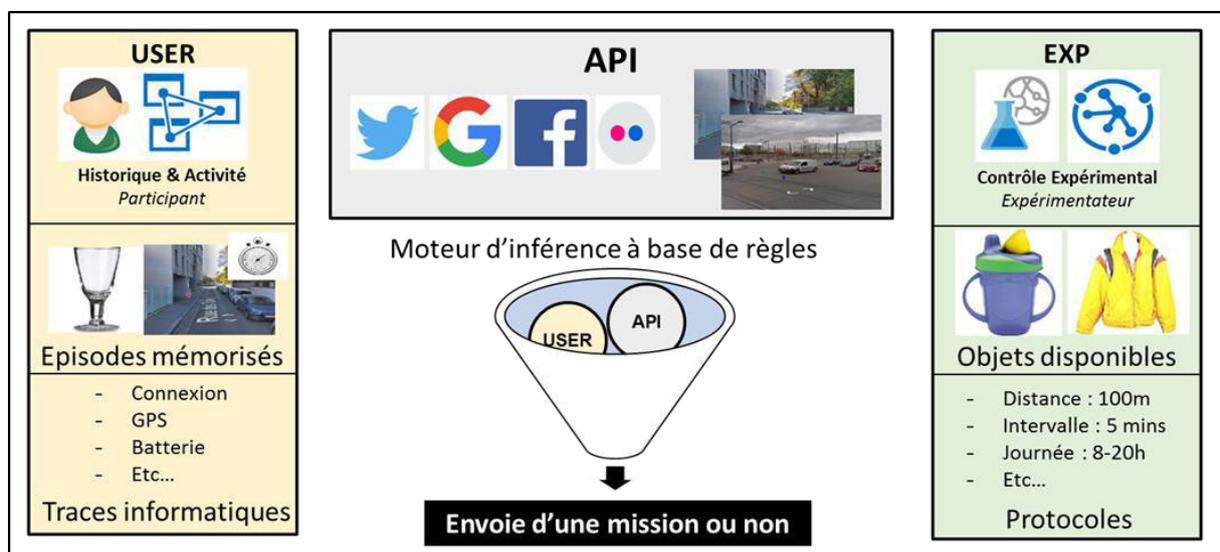


Figure 23 - III.6 : Architecture du système expert. Le fonctionnement du système expert repose sur 3 ensembles de connaissances informatisées que sont l'historique des traces d'interaction de l'utilisateur avec son environnement (tel qu'enregistré par les capteurs de son téléphone portable), les API (Application Program Interface) qui sont les données environnementales et contextuelles mises à disposition en ligne (Google Map ; StreetView ; Flickr ; etc...), le protocole expérimental défini par l'expérimentateur et consistant en un ensemble de règles contraignant le fonctionnement du système et par extension les interactions entre l'utilisateur, le système et son environnement

d'envoyer un objet à mémoriser (voir Figure 23 – III.6).

Le protocole que nous proposons dans l'étude comportementale se base sur des règles strictement techniques qui influencent le comportement para-protocolaire du système. Par exemple, le nombre de trames mises à jour GPS sur lesquelles le système expert rend une décision, ou alors la vérification de la disponibilité des données internet issues de l'API Google (ie : les images Google Street View sont-elles disponibles et exploitables ?). Ces règles sont très nombreuses et ne seront pas explicitées ici. Nous présentons les règles spécifiques au protocole consistant à envoyer les objets à mémoriser ; voici la liste :

<i>Règles</i>	<i>Description</i>	<i>Valeur</i>
<i>Nombre Items</i>	Il s'agit du nombre limite envoyé au participant	60 objets
<i>Vitesse</i>	Vitesse limite durant laquelle le SE autorise l'envoi d'un item	10 km / h
<i>Dernier Objet</i>	Temps limite avant que le SE autorise l'envoi d'un nouvel item, ou du même item si le dernier n'a pas été traité	3 minutes
<i>Début / Fin Journée</i>	Intervalle de temps dans la journée entre lequel le SE envoie les items	Entre 7h du matin et 23h
<i>Distance Objet</i>	Lorsqu'un participant mémorise un objet, le point GPS spécifique à cet épisode nouvellement crée génère un cercle de diamètre X mètre au-dedans duquel le SE n'autorise pas l'envoi d'un objet.	100 mètres
<i>Région</i>	Spécifie la région opérante	Continent Européen
<i>Start / Stop Prot</i>	Il s'agit des dates de début et de fin du protocole. Spécifique à chaque participant.	Limité à 2 semaines
<i>Clear Screen</i>	Le temps d'exposition à partir du moment où l'objet est observé. L'application reprend un affichage standard lorsque le temps est écoulé.	2 minutes

Tableau 2 - III.1 : Règles protocolaires utilisées par le système expert pour décider de l'envoi ou non d'un objet à mémoriser.

Ceci est une sélection des règles les plus importantes dans le cadre de notre protocole. Elle détermine la manière et les dispositions générale pour l'envoi des items à mémoriser.

III.D1.3 Base de connaissance

La base de connaissance contient l'ensemble des informations relatives au protocole expérimentale, aux spécifications techniques qui gouvernent le comportement du système BREAL et de l'historique des traces informatiques produites par l'interaction entre l'application mobile (les participants) et le système. Les connaissances sont organisées selon la nature de leur exploitation. Par exemple les informations protocolaires sont fixes et ne doivent pas être modifiées durant la durée de l'expérience, elles sont exploitées autant par les applications mobiles que par le système expert. Les traces d'interactions, quant à elles,

sont à la fois utilisées et modifiées pour chacun des utilisateurs en temps réel seulement par le système expert. Le cloisonnement conceptuel des données est important dans la mesure où il généralise la réaction du système envers les participants tout en préservant son adaptabilité et son dynamisme.

La base de connaissance est structurée autour de l'activité des participants. Chaque participant (User) est intégré dans un protocole (Config) qui contient les informations relatives au positionnement et aux contraintes associés (Region Control) et les objets et leur modalité d'envoi et de mémorisation (Objet). Le système expert accède à ces informations pour générer une décision qui sera par la suite envoyée via l'InterCom. Le rôle le plus important de la base de connaissance est de consigner les épisodes mnésiques proposés par le SE et effectivement mémorisés par les participants via l'application. Il s'agit là des traces effectives de l'encodage effectué par les participants et sera à la base de la construction des

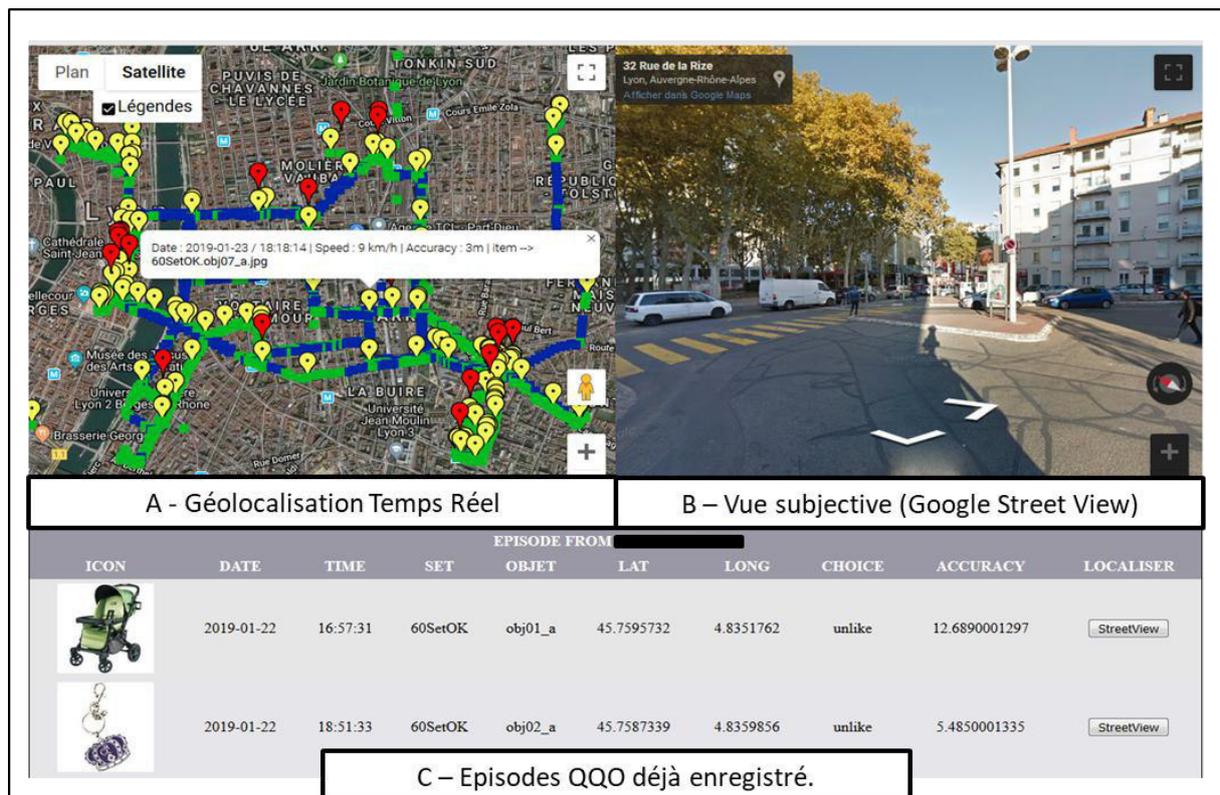


Figure 24 - III.7 : L'interface de contrôle et d'administration. Le système BREAL fournissant la visualisation en temps réel des traces d'activité de l'utilisateur. Le panneau A) présente la représentation des traces géolocalisées sur une carte satellite ; B) une représentation Google Street View de la perspective égocentrique de l'expérience tracée par l'utilisateur en fonction des données envoyées par le gyromètre et l'accéléromètre extraites de l'application mobile ; C) chaque épisode enregistré est affiché de manière à ce qu'on puisse les contrôler en temps réel.

matériaux de rappel pour la suite de l'expérience.

Les images extraites de l'API Google Street View, en fonction des coordonnées GPS, fournissent le contexte spatial (pour un exemple, voir la **Figure 24** – III.7). Dans le processus de décision d'envoi d'un objet opéré par le SE, l'API de Google est interrogée pour savoir si la position GPS fournie par l'application mobile possède une image exploitable. Si c'est le cas, la condition spatiale de l'objet est correcte, l'envoi peut être effectué si les autres conditions sont remplies. Il est également possible que le SE obtienne des images mises à disposition publiquement par des utilisateurs des logiciels Google Maps, Flickr, et autres API publiques.

III.D1.4. L'application mobile

L'application mobile est l'interface à partir de laquelle nous récoltons les matériaux expérimentaux, les éléments contextuels et surtout l'activité mnésique des participants. L'application est développée avec le *framework Ionic/Cordova* qui nous permet de concevoir une application légère, conviviale, hautement réactive et multiplateforme avec *HTML5*, *CSS3* et JavaScript. Nous pouvons utiliser à la fois la technologie Web et les fonctions natives de l'appareil. En tant qu'application Web standard, nous disposons de fichiers *HTML* locaux basés sur *AngularJS* (index.html, etc.) qui offrent des vues dynamiques puissantes et le *framework Ionic 1* qui fournit une grande quantité d'outils d'interface Web dédiés aux téléphones. L'objectif principal de l'application mobile est d'acquérir l'information contextuelle de l'utilisateur (emplacement GPS, vitesse, titre, activité de l'interface utilisateur) et de l'envoyer au serveur dédié au projet sous forme d'épisode. Le système est optimisé pour *Android 6* ou supérieur. Les participants reçoivent les instructions importantes suivantes sur le fonctionnement de l'application.

III.D2. Déroulement

L'objectif de l'encodage durant la vie quotidienne est le même que pour les autres modalités. Il s'agit de recevoir un objet par le biais de l'application mobile, puis de produire un jugement sur ce dernier : j'aime / je n'aime pas. L'application est pilotée par le serveur, elle enregistre les mouvements des participants en analysant les variations de location et l'utilisation de l'accéléromètre. Les téléphones portables de nouvelles générations proposent des précisions

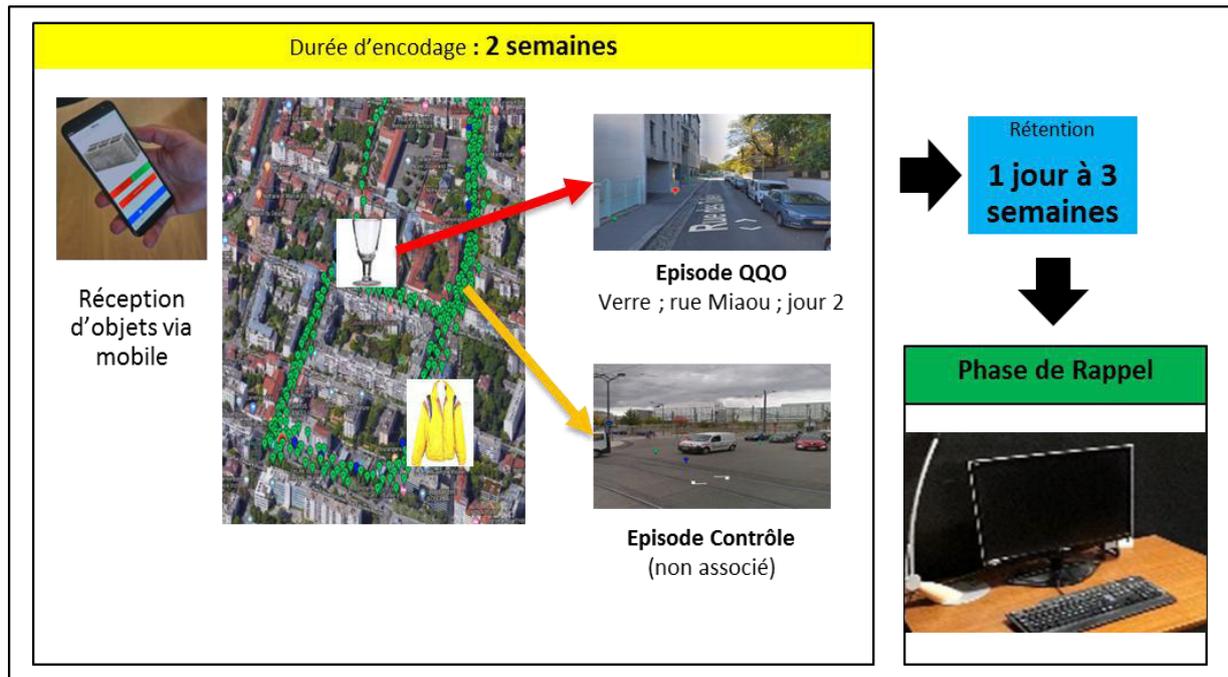


Figure 25 - III.8 : Protocole d'encodage en vie quotidienne (VQ). Les participants installent l'application mobile sur leur téléphone portable, autorisent son fonctionnement en arrière-plan, puis reçoivent l'instruction de vivre leur vie normalement. Des images d'objets sont envoyées selon les conditions définies par le protocole expérimental vers l'application mobile qui renvoie immédiatement les détails contextuelles (GPS, Accéléromètre) au serveur d'application BREAL pour enregistrer l'épisode QQO. Les épisodes contrôles représentent des endroits fréquentés par l'utilisateur mais qui n'ont pas reçu d'image d'objet.

du signal GPS avec une marge d'erreur de cinq mètres en moyenne en extérieur. Le système est opérationnel à l'international et permet de suivre les participants si leur connexion est active (voir Figure 25 – III.8).

Partie IV. Phase de Rappel

J'ai présenté les matériaux et procédures d'encodage que j'ai utilisé dans le cadre de nos travaux. Comme nous l'avons vu, la mesure de la mémoire s'effectue au moment de se rappeler des épisodes encodés. Je présent ici les résultats comportementales et IRMf associés aux deux catégories de tâches de rappel : **Axe A** : rappel des dimensions épisodiques « Quoi, Quand, Où » (voir IV.A. Quoi-Quand-Où (Axe A)); et **Axe B** : rappel de l'ordre temporel des événements épisodiques (voir IV.B. Ordre temporelle (Axe B)).

IV.A. Quoi-Quand-Où (Axe A)

L'objectif de l'Axe A est d'étudier le rappel des éléments contextuels (Quoi, Quand et Où) en fonction du contexte d'encodage ; et d'étudier les liens entre le Rappel ou la Familiarité de l'événement (Quoi) et de ses composantes contextuelles (Quand et Où). Je propose deux études, une étude comportementale (A1) et une étude avec IRMf (A2). L'étude A1 consiste à étudier ces questions en faisant usage de trois modalités d'encodage comme présenté ci-avant : la modalité Laboratoire (LAB), la modalité réalité virtuelle (RV), la modalité vie quotidienne (VQ). La phase d'encodage est de mémoriser 60 objets dans ces modalités. La phase de rappel est un paradigme *Remember / Know* et de *Mémoire Source* que nous allons présenter dans l'étude A1 et qui sera reprise dans l'étude A2. L'étude A2 utilise la modalité d'encodage en réalité virtuelle (RV), maintenant combinée avec les enregistrements IRMf pendant la phase de rappel. Nous reprenons donc le paradigme *Remember / Know* et *Mémoire Source*, souhaitant spécifiquement observer la contribution des régions corticales postérieures médianes (Réseau PM, Inhoff & Ranganath, 2017; Ranganath & Ritchey, 2012; Ritchey et al., 2015, voir I.E3. Modèle AT/PM) dans le rappel des éléments contextuels des épisodes mnésiques riche et complexe.

IV.A1 Rappel d'un événement et de son contexte spatio-temporel en fonction du degré écologique durant l'encodage.

IV.A1.1. Objectifs

L'objectif de la tâche que je propose dans cette étude est d'étudier le rappel des éléments contextuels (Quoi, Quand et Où) et d'étudier les liens entre le Rappel ou la Familiarité de l'événement (Quoi) et de ses composantes contextuelles (Quand et Où), et ce, dans des modalités d'encodage proposant des niveaux écologiques différents (RV, VQ et LAB, voir Partie III. Phase d'Encodage et voir Figure 26 – IV.A1.1.

Je fais l'hypothèse d'observer une influence accrue de la mémoire source (*Endroit et Moment*) lorsque la modalité d'encodage est hautement écologique (VQ > RV > LAB). Je m'attends à ce que cela se traduise par une augmentation des choix « Rappel » par rapport aux choix « Familier », et dans une relation plus forte entre la mémoire pour la dimension « quoi » de l'épisode et la mémoire pour les sources « Quand-Où » correspondantes.

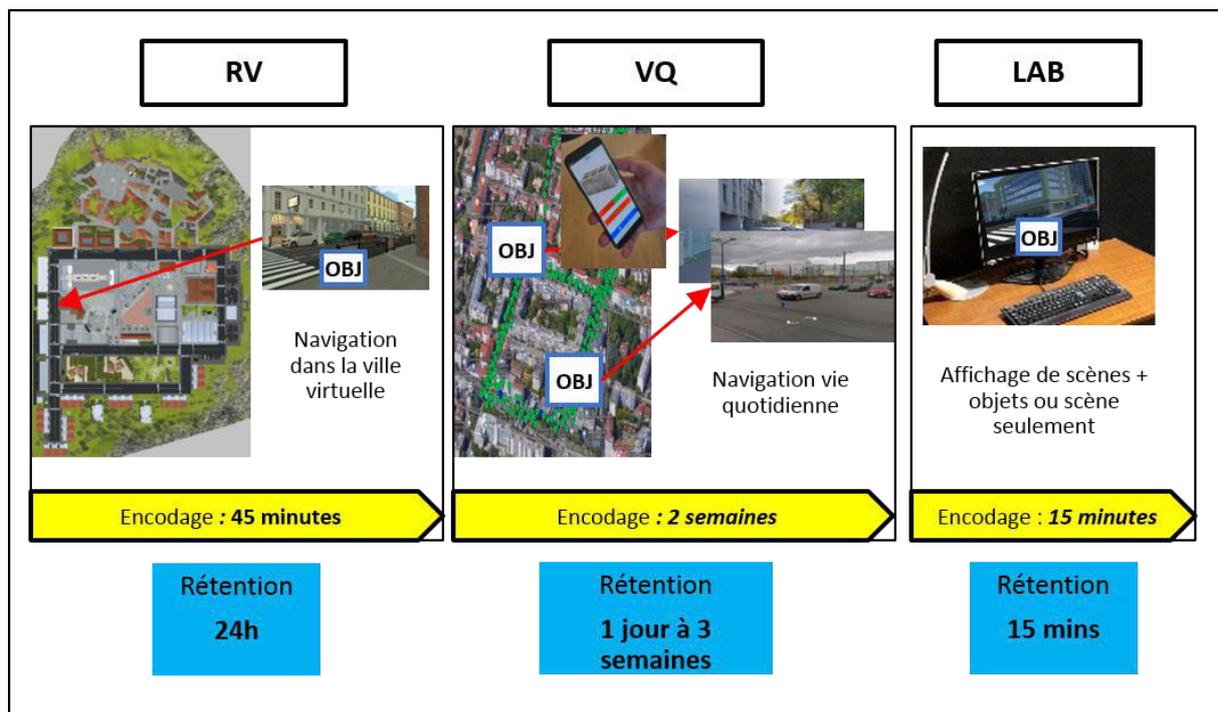


Figure 26 - IV.A1.1. L'ensemble des 3 protocoles d'encodage proposés de l'étude A1 (et B2).

IV.A1.2. Procédure & Participants

L'étude A1 comprend trois modalités d'encodage : la modalité Laboratoire, 15 minutes de présentation d'association d'images et 15 minutes de délai de rétention (III.A Encodage

Laboratoire (LAB)) ; la modalité Réalité Virtuelle, 45 minutes de navigation dans la ville virtuelle suivi de 24 heures de rétention (III.C. Encodage Réalité Virtuelle (RV)); et enfin la modalité Vie Quotidienne, qui se déroule via l'application mobile durant un maximum de deux semaines suivie directement de la phase de rappel (III.D. Encodage Vie Quotidienne (VQ)), voir aussi **Figure 26** – IV.A1.1. À la suite de ces modalités d'encodage, on réalise la phase de rappel contenant une tâche de rappel *Remember / Know* et de *Mémoire Source*.

Pour chaque modalité d'encodage, nous avons recruté 20 participants (soit $3 \times 20 = 60$ participants ; RV : 22 à 40 ans, 9 femmes ; NE : 20 à 32 ans, 15 femmes ; VQ : 18 à 31 ans, 12 femmes). Tous étaient droitiers et avaient une vision normale ou corrigée. Aucune déficience neurologique ou dysfonction cognitive n'a été signalée et tous les participants ont donné leur consentement par écrit. L'étude a été approuvée par le CPP (Comité de protection des personnes) (CPP OUEST II, France, A02558-45), conformément à la Déclaration d'Helsinki, et autorisée par la CNIL (Commission Nationale de l'Informatique et des Libertés (réf. : MMS/OTB/AR186736).

IV.A1.3. Tâche

Pour l'étude A1, nous avons fait usage d'un paradigme jumelant le paradigme *Remember / Know* et un paradigme de *mémoire source* (Gardiner, 2001; Tulving, 1985b). L'objectif étant de tester par ce biais de cibler le rappel (*autonoétique*) en comparaison au sentiment de familiarité (*noétique*) et d'évaluer la qualité du rappel au regard du rappel des éléments contextuels grâce au paradigme de mémoire source, voir **Figure 27** – IV.A1.2.

Durant la phase de rappel, chaque essai commence par la présentation de l'image d'un objet. Dans le cas de 60 essais (objets vus), l'image de l'objet présenté est identique à une de celle observée/envoyée lors de l'encodage, tandis que dans 60 autres essais, l'image représentait un objet de la même catégorie que l'un des objets mémorisés, mais représentant un autre exemplaire (objets nouveaux/contrôles). La tâche du participant consistait à choisir l'une des trois réponses possibles : a) *J'ai vu cet objet et j'ai un certain souvenir du moment et/ou de l'endroit où cela s'est produit* ; b) *J'ai vu l'objet, mais je ne suis pas certain de l'endroit et du moment.* c) *Je n'ai pas vu cet objet.*

Ces trois types de réponses sont appelées « Rappel » (Rapp), « Familier » (Fam) et « Nouveau » (Nou). Si l'objet a effectivement été vu pendant l'encodage et que le participant répond *Rapp* ou *Fam*, l'essai se poursuit pour déterminer à quel *moment* et à quel *endroit* il a vu l'objet. Après chacune des questions relatives à la *mémoire source*, on propose aux participants d'évaluer leur niveau de confiance selon deux critères : 1) *Je suis certain de mon choix* ; 2) *j'ai des doutes sur mon choix* (voir **Figure 27** – IV.A1.2). Si l'objet n'a pas été vu pendant l'encodage ou si le participant a répondu « Nouveau » à un objet vu, l'essai est terminé et passe au suivant. L'image de l'objet reste à l'écran pour une durée de trois secondes, et ce, indépendamment de la vitesse de réponse du participant. Les intervalles entre essais sont de deux à trois secondes entre les essais. Le participant répond en utilisant

les boutons gauche/haut/droit du clavier du PC. Le test de *Mémoire Source* comprend quatre affichages : le test de rappel de l'endroit (où ?) suivi immédiatement du test de confiance à propos de l'endroit précédemment choisi, de la même manière que pour le test du *moment*

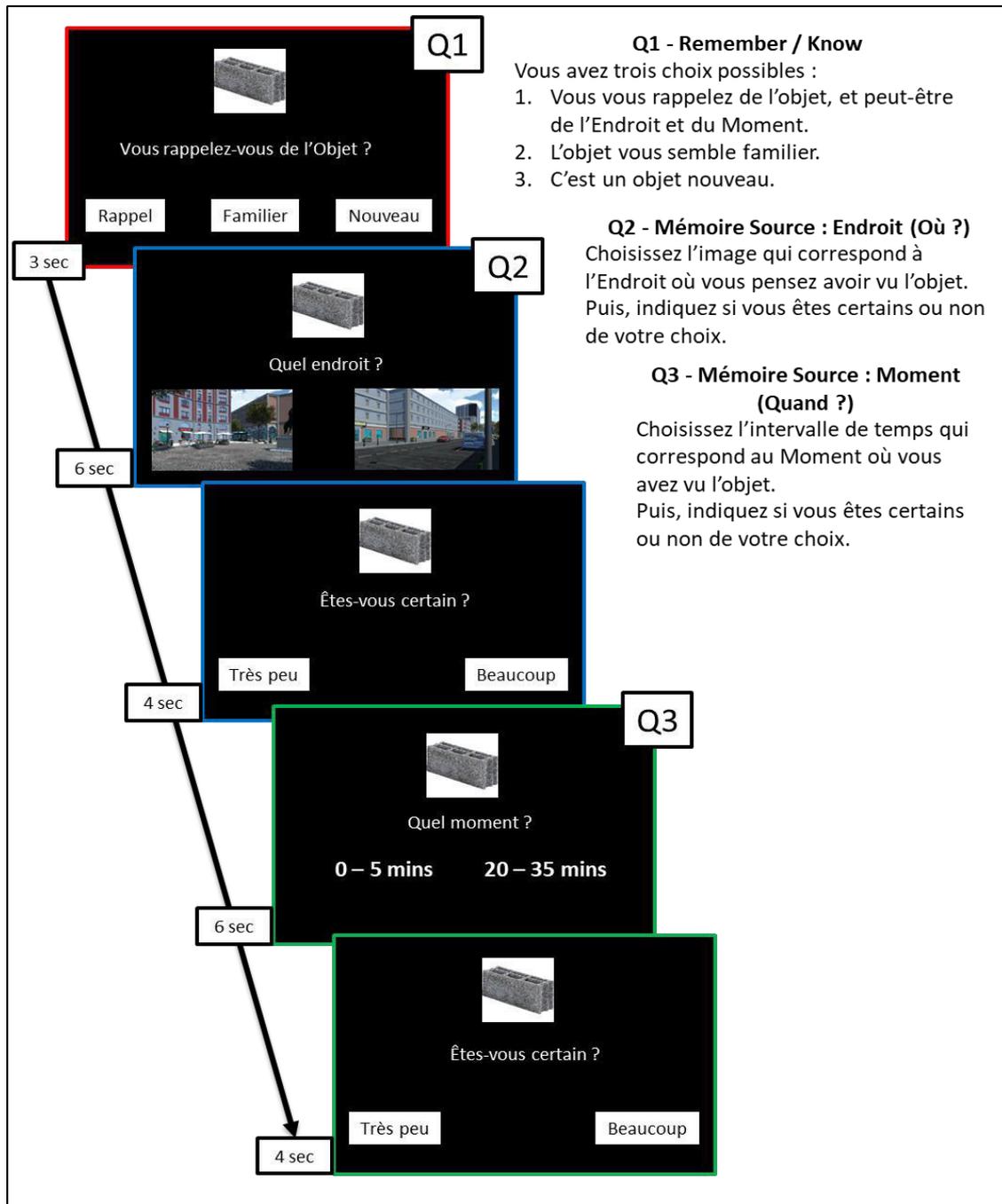


Figure 27 - IV.A1.2: Protocole Remember / Know (R/K) et Mémoire Source (MS). Protocole utilisé pour la phase de rappel des études A1, A2. Le quadrant rouge (Q1) correspond au paradigme R/K à trois choix forcé « Rappel » ; « Familier » ; « Nouveau ». Le choix rappel devait être effectué lorsque les participants étaient sûrs d'avoir vu l'objet avec l'endroit et/ou le moment. Le choix familier lorsque l'objet est effectivement familier ou n'est pas rappelé avec son contexte. Le choix nouveau lorsqu'ils étaient certains de ne jamais avoir l'objet. Les questions sources (Q2 : bleu et Q3 : vert) suivent après si la réponse Rappel / Familier a été donnée. On affichait deux endroits/moments, un contrôle et une cible. Les participants devaient choisir lequel avait effectivement été vu en association avec l'objet. Puis, on demandait aux participants de statuer sur le niveau de confiance qu'il avait à propos de leur choix (Q2 et Q3 second panneau).

(quand ?) et le test de confiance relatif au *moment*. Dans la moitié des essais, le test de *l'endroit* (suivi du test de confiance) a été proposé en premier, et dans l'autre moitié, le test à propos du *moment* (et de la confiance dans le temps) s'effectue en premier. Le test de choix de *l'endroit* comprend la présentation de deux images de deux *endroits* (lieux) montrées côte à côte.

Pour les expériences avec la modalité RV et LAB, l'une des deux images (la cible) correspondait exactement à la scène vue par le participant au moment où il a encodé l'objet. La deuxième image correspondait également à une scène qu'il avait vue pendant la phase d'encodage : pour l'expérience RV, il s'agissait d'une image de la scène prise durant la navigation, mais non associée à un événement ; pour l'expérience LAB, c'était l'une des 60 images de scène de navigation présentées sans aucun objet associé (voir **Figure 21** – III.4, voir aussi III.C. Encodage Réalité Virtuelle (RV)).

Pour l'expérience VQ, les images des scènes spatiales ont été extraites de l'interface de programmation (API) fournie par l'application *Google Street View* et représentent les lieux réels où le participant a reçu l'objet sur son téléphone mobile. Les images contrôles étaient choisies parmi celles extraites de la navigation des participants durant laquelle aucun objet n'a été envoyé. Pour chaque image extraite, nous avons utilisé les données d'orientation du téléphone pour obtenir l'angle de vue spécifique à disposition des participants. Dans le cas du choix de l'image cible, nous vérifions que cela correspondait à un endroit reconnaissable (par exemple, si nous avons une image d'un mur à la couleur unie, nous avons dans ce cas modifié manuellement l'angle de vue).

À noter que les images disponibles sur *Google Street View* représentent l'emplacement à un moment précis qui ne correspond pas à l'époque où le participant était présent. Cela varie en fonction de la mise à jour des bases de données cartographiques de Google. Dans le cas de Lyon durant la réalisation de nos expériences, nous avons des images anciennes d'une année. Ainsi, les images présentées lors du rappel comprennent des objets/personnes différents par rapport à ce que le participant a vécu pendant l'encodage, et pouvaient aussi afficher une heure différente de la journée, une saison et des conditions météorologiques différentes. Néanmoins, les lieux du monde réel - qui étaient généralement familiers aux participants - étaient clairement reconnaissables. De plus, dans chaque essai cible (associé à un objet) et

essai contrôle, les images sont éloignées de 100 mètres au minimum des images proches d'un épisode encodé, de manière à minimiser les similarités de la situation géographique, et la distance temporelle minimale était de un jour.

Les images des deux emplacements sont affichées pendant trois secondes, avec aussi l'image de l'objet actuellement testé, avec l'instruction textuelle : « Quel endroit ? », voir **Figure 27 – IV.A1.2**. Le participant a indiqué à quel endroit il avait reçu l'objet en appuyant sur les boutons gauche/droite du clavier. Après un court intervalle (écran vide, 2-3 secondes), la question « Êtes-vous sûr (lieu) ? » apparaît à l'écran et le participant a dû choisir entre les deux réponses : « peu » ou « beaucoup », à l'aide des flèches gauche/droit du clavier. L'écran du jugement de confiance a été présenté pendant deux secondes, suivi d'un intervalle de deux à trois secondes entre les essais.

Le test de *mémoire source* pour le rappel du *moment* de l'encodage de l'épisode suit une procédure similaire, comprenant d'abord un choix forcé de deux alternatives entre deux intervalles temporels possibles, suivi par le jugement de confiance sur le choix. Les durées des phases d'encodage étaient très différentes dans les trois expériences (voir **Figure 26 – IV.A1.1**), ce qui implique des intervalles temporels différents d'une expérience à l'autre pour le rappel du *moment* de l'épisode. Pour la modalité RV, nous avons défini 10 intervalles de cinq minutes chacun (ex : 25 - 30 min) ; pour la modalité VQ, les intervalles temporels correspondaient aux jours de l'encodage de l'épisode cible par rapport à tous les jours de l'expérience (ex : jour 3) ; pour la modalité LAB, nous avons défini cinq intervalles de trois minutes chacun (ex : 6 - 9 min). Le test du rappel du *moment* commence par un affichage des deux intervalles de temps : l'un étant un intervalle qui correspond effectivement au *moment* de la présentation de l'objet pendant la phase d'encodage et l'autre correspondant au *moment* où une image instantanée contrôle a été prise (voir **Figure 27 – IV.A1.2**).

Ainsi, les indices à propos de « où » et de « quand » s'est déroulé l'épisode sont congruent/corrects, autant pour la cible que pour l'élément contrôle. Le point temporel du moment du contrôle (et l'image de l'emplacement correspondante) a été sélectionné de sorte que l'intervalle temporel correspondant ne soit pas adjacente à l'intervalle temporel cible. C'est-à-dire que la distance temporelle minimale entre la cible et les contrôles était de cinq minutes pour la VR, de un jour pour le VQ et de trois minutes dans la modalité LAB.

Le texte avec les deux intervalles de temps est affiché pendant trois secondes, ainsi que l'image de l'objet actuellement concerné et l'instruction texte : « Quel moment ? ». Le participant a appuyé sur les flèches gauche/droite du clavier pour indiquer l'intervalle qu'il pense être correspondant à l'heure d'encodage de l'objet reçu. Après un court intervalle (écran vide, deux-trois secondes), la question « Êtes-vous sûr ? » est apparue à l'écran et le participant a dû choisir entre les deux réponses : « peu » ou « beaucoup », à l'aide des boutons gauche/droite. L'écran du jugement de confiance a été présenté pendant deux secondes, suivi d'un intervalle de deux à trois secondes entre les essais.

En conséquence de quoi, pour chaque objet présenté qui a été reconnu comme « Rappel » ou « Familier », nous avons obtenu cinq réponses indiquant : 1) *l'état subjectif de la mémoire de l'événement (Rapp/Fam)* ; 2) *le rappel de l'endroit où s'est déroulé l'événement (bon/mauvais endroit)* ; 3) *la confiance du rappel de l'endroit (certain/incertain)* ; 4) *le rappel du moment où s'est déroulé l'événement (bon/mauvais intervalle de temps)* ; 5) *la confiance du rappel du moment (certain/incertain)*.

Ces réponses nous ont permis de comparer l'exactitude du rappel des objets et du rappel des sources de l'épisode dans trois contextes d'encodage très différents et, plus précisément, d'évaluer comment la disponibilité (et la confiance) de l'information source a contribué à l'état de la mémoire subjective de l'objet (choix « Rapp » vs. « Fam », voir la section « analyse » ci-dessous).

IV.A1.4. Analyse

Tout d'abord, j'ai observé si la grande différence dans les contextes d'encodage (RV, VQ, LAB) affectait le processus de rappel de l'objet. J'ai calculé un pourcentage de réussite, indépendamment des réponses *Rapp* et *Fam*, sur les objets vus dans les trois modalités d'encodage. Une analyse de variance entre groupes a été utilisée pour comparer la précision du rappel des objets.

Ensuite, je me suis intéressé de savoir si les contextes d'encodage affectaient le processus de rappel subjectif de l'objet. J'ai donc calculé le nombre de choix *Rapp* par rapport à la totalité des choix *Rapp* et *Fam* effectués (cela uniquement dans le cas des choix corrects des objets

cibles). Une analyse de variance entre groupes a été utilisée pour comparer ces rapports en fonction du contexte.

Puis j'ai évalué la précision du rappel des sources : soit la précision du rappel de l'endroit et du moment de l'épisode. Cet examen de la mémoire source s'effectue indépendamment de l'étude de la mémoire subjective pour l'objet (*Rapp* ou *Fam*). Une analyse de variance ANOVA mixte a été utilisée pour tester la contribution de la confiance sur la précision du rappel de la mémoire source, et si celle-ci était affectée par le contexte d'encodage. Ainsi, l'analyse de variance comprenait les facteurs de la *mémoire source* (*endroit / moment* : intra-sujet), la « confiance » (*Certain / Incertain* : intra-sujet) et par « modalité » (RV, VQ, LAB : entre-groupes), avec la précision du rappel de la mémoire source comme mesure dépendante. Toutes les analyses de variance ont été effectuées à l'aide de SPSS (v.21, IBM).

Enfin, je me suis concentré sur notre question principale en évaluant comment la mémoire de *l'endroit* et/ou du *moment* est liée à l'état de mémoire subjectif de l'objet, et si une telle relation existe dans les différents contextes d'encodage. Pour cela, j'ai utilisé des régressions logistiques binomiales à effets mixtes, implémentées dans Matlab R2017a.

Séparément, pour les trois expériences, le modèle logistique a pris en compte tous les essais individuels lorsqu'un objet vu était correctement associé à un rappel *Rapp* ou *Fam*. La variable dépendante était l'état subjectif de la mémoire, et les quatre prédicteurs d'intérêt comprenaient la précision du rappel de *l'endroit* et du *moment* (sans égard par rapport à la confiance) et l'interaction entre la précision et la confiance pour les deux sources *endroit / moment*. Le facteur « sujet » a été inclus comme un effet aléatoire.

J'ai aussi effectué un ensemble supplémentaire de modèles pour tester les interactions possibles entre les deux sources. Compte tenu des résultats des principaux modèles, qui ont montré que seules des réponses sources correctes et fiables prédisent la réponse « Rapp », j'ai produit un modèle logistique pour décrire les relations entre les réponses correctes et fiables (=1 pour les réponses correct et fiable, vs toutes les autres combinaisons précision/confiance = 0) et pour les deux sources, ajoutant à cela l'interaction entre les deux sources. L'étude de l'interaction devrait mettre en évidence si la capacité de récupérer les

deux sources (correctes et avec une grande confiance) conduit à une augmentation supplémentaire de la probabilité de répondre « Rapp » à la question initiale de rappel d'objet.

IV.A1.5. Résultats

Précision du rappel des événements (Quoi)

Sur le plan comportemental, nous avons étudié les résultats de l'analyse de la variance dans la précision du rappel des objets vus dans les trois modalités RV, VQ et NE (voir **Figure 28** – IV.A1.3). Nous observons qu'il existe une différence significative de la précision du rappel des objets en fonction du contexte ($F(2,59) = 7.225$; $p < 0.002$).

Nous avons produit une analyse Post Hoc (Tukey HSD) pour déterminer lequel des contextes affichait une différence de précision du rappel par rapport aux autres contextes. Nous avons trouvé que le contexte en RV ne présentait pas de précision moyenne significativement accrue par rapport aux contextes VQ et LAB (voir **Tableau 3** – IV.A1.1 : $p < 0.125$ RV vs VQ ; $p < 0.174$ RV vs LAB). Le contexte VQ en revanche, présente une différence de précision

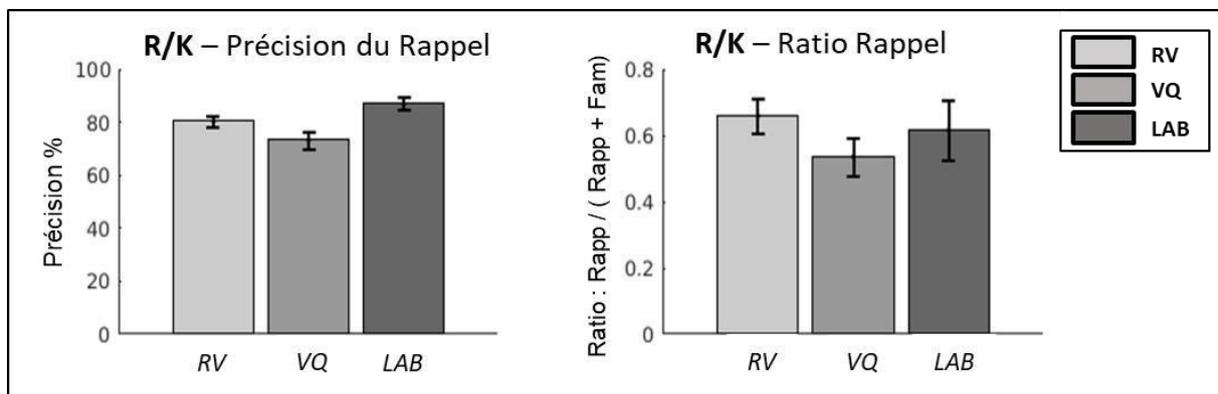


Figure 28 - IV.A1.3 : Résultats comportementaux R/K de l'étude A1. Les graphiques présentent les résultats de la précision du rappel des objets dans l'étude A1. Le premier graphique du panel de gauche présente la moyenne de performances de la précision en % de réussite des participants pour les objets vus pendant l'encodage selon les contextes d'encodage en Réalité Virtuelle (RV), Vie Quotidienne (VQ) et Laboratoire (LAB). Le panel de droite représente le ratio de choix Rappel effectué par les participants selon les trois contextes d'encodage.

moyenne par rapport au contexte LAB spécifiquement ($p < 0.001$ VQ vs LAB). La précision du rappel des objets dans le contexte VQ est inférieure, ce qui peut s'expliquer par le délai de rétention fort différent des contextes VQ (de plus de 3 semaines) et LAB (15 minutes), voir **Figure 26** – IV.A1.1.

Concernant le choix *Rappel* ou *Familier* effectué par les participants. Nous avons analysé le ratio des réponses (essais corrects seulement) en fonction du contexte. Les résultats ne démontrent aucune différence significative entre les contextes. Cela contredit ma première hypothèse. Les participants n'ont pas effectué des choix *Rappel* spécifiquement plus élevés dans les contextes hautement écologiques que sont la Vie Quotidienne et la Réalité Virtuelle comparativement à la modalité en Laboratoire ($F(2,59) = 0.838$; $p < 0.438$).

Analyses résultats comportement R/K				
ANOVA				
		<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
	<i>R/K Précision du Rappel des objets</i>	(2,59)	7.225	0.002
	<i>R/K Ratio du choix Rappel</i>	(2,59)	0.838	0.438
R/K - Comparaison Multiple (Tukey HSD) entre Contexte				
<i>Précision du Rappel des objets</i>				
	<i>Contexte</i>		<i>Std. Erreur</i>	<i>Sig.</i>
	RV	<i>Vs. VQ</i> <i>Vs. LAB</i>	3.589	0.125 0.174
	VQ	<i>Vs. LAB</i>	3.589	0.001

Tableau 3 - IV.A1.1. Précision du rappel des événements (Quoi). Le tableau se divise en deux parties. La partie de l'analyse ANOVA des performances de rappel R/K qui énonce les résultats de la précision et du ratio du rappel en R/K. Puis le second tableau est une comparaison multiple qui évalue l'incidence du rappel des objets en fonction du contexte (RV, VQ, LAB).

Précision du rappel des sources (Quand, Où)

En considérant les 4 variables suivantes : 1) *Endroit/Certain*, taux de précision du rappel certain de l'endroit ; 2) *Endroit/Incertain*, taux de précision du rappel incertain de l'endroit ; 3) *Moment/Certain*, taux de précision du rappel certain de l'intervalle temporel ; 4) *Moment/Incertain*, taux de précision du rappel incertain de l'intervalle temporel; j'ai comparé la justesse et la confiance du rappel des sources dans les trois modalités d'encodage RV, VQ et LAB (**Figure 29 – IV.A1.4**).

J'observe que les participants présentent une précision accrue du rappel des endroits et des moments dans le cas où ils sont certains du choix qu'ils ont fait (Effet principal de la confiance : $F(1,56) = 68.017$; $p < 0.001$), comparativement au rappel des sources *Incertaines*. De plus, en considérant la précision relative du rappel des endroits et des moments par rapport à la chance (au-delà de 50% de réussite), nous observons des différences

significatives pour les deux sources seulement quand le sujet était *certain* de ses réponses (tous les T-Tests : $p < 0.050$). En revanche, le rappel des sources incertaines ne se distinguent pas d'une performance plus grande que la chance (tous les T-Tests : $p > 0.050$), à l'exception

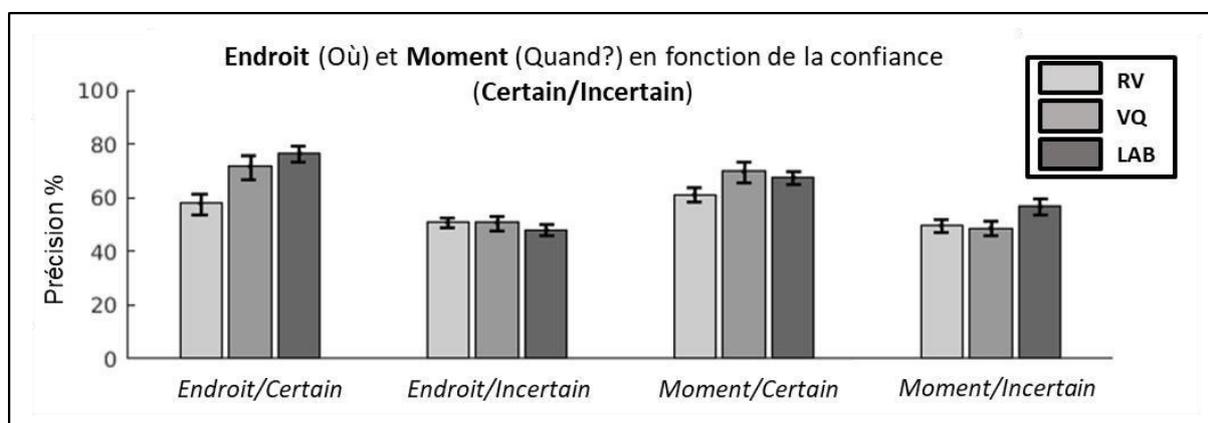


Figure 29 - IV.A1.4: Précision du rappel de la source. Le graphique présente les résultats de la précision du rappel en mémoire source de l'étude A1. Il se divise en 4 histogrammes. Le premier est la précision moyenne en % selon que les participants se rappellent de l'endroit de l'épisode et attestent le fait qu'il soit certains de leur rappel. Le second est la précision du rappel de l'endroit sans que les participants ne soient certains. De la même manière pour les deux derniers graphiques, on a la précision du rappel du moment certain et du moment incertain. Chaque panel présente les résultats issus des contextes RV, VQ et LAB

de la mémoire source du temps dans la modalité LAB : $p < 0.016$.

En ce qui concerne les deux dimensions de la mémoire source, on ne constate aucune différence significative dans le rappel de l'*Endroit* et du *Moment* ($F(1,56) = 0.036$; $p < 0.849$). Toutefois, j'observe un effet d'interaction entre les sources (*Endroit* et *Moment*), la confiance (*Certain* et *Incertain*) et le Contexte ($F(2,56) = 5.199$; $p < 0.008$). Cela semble s'expliquer par l'effet particulièrement plus prégnant dans le contexte LAB de l'*Endroit/Certain* par rapport à l'*Endroit/Incertain*, voir (Figure 29 – IV.A1.4).

	ANOVA à mesure répétée des réponses en mémoire source		
	<i>df</i>	<i>F-value</i>	<i>p-value</i>
Source	(1,56)	0.036	0.849
Source * Contexte	(2,56)	0.277	0.759
Confiance	(1,56)	68.017	0.001
Confiance * Contexte	(2,56)	3.293	0.044
Source * Confiance	(1,56)	2.009	0.162
Source * Confiance * Contexte	(2,56)	5.199	0.008

Tableau 4 - IV.A1.2. ANOVA précision du rappel de la source. Analyse ANOVA des performances de rappel de la mémoire source (Endroit/Moment) en fonction du contexte (RV, VQ, LAB) et en fonction des réponses relatives à la confiance (Certain / Incertain) et des interactions entre ces facteurs.

Régression logistique

J'ai recherché l'existence de relations entre la mémoire subjective des choix Rapp/Fam pour l'objet (Quoi), et la précision/confiance de la mémoire source (Où et Quand). Pour cela j'ai utilisé une régression logistique qui permet de mesurer la probabilité d'une réponse binaire en tant que valeur descriptive de la réponse basée sur l'équation mathématique qui la relie aux variables prédictes.

$$Y = \frac{1}{(1 + e^{-(a + b_1 \times 1 + b_2 \times 2 + b_3 \times 3 + \dots)})}$$

Où Y est la réponse étudiée. X le prédictes et A et B les coefficients qui sont des constantes numériques. Le modèle de régression sera généré à partir du modèle linéaire généralisé (GLM). Pour déterminer les prédictes qui expliquent au mieux l'observation du choix *Rappel* effectué par les participants, j'ai produit un modèle comprenant les variables : 1) *Endroit & Moment*, indépendamment de la confiance ; 2) *Endroit/Certain & Moment/Certain*. De cette manière, il nous est possible de connaître si le choix Rappel du paradigme

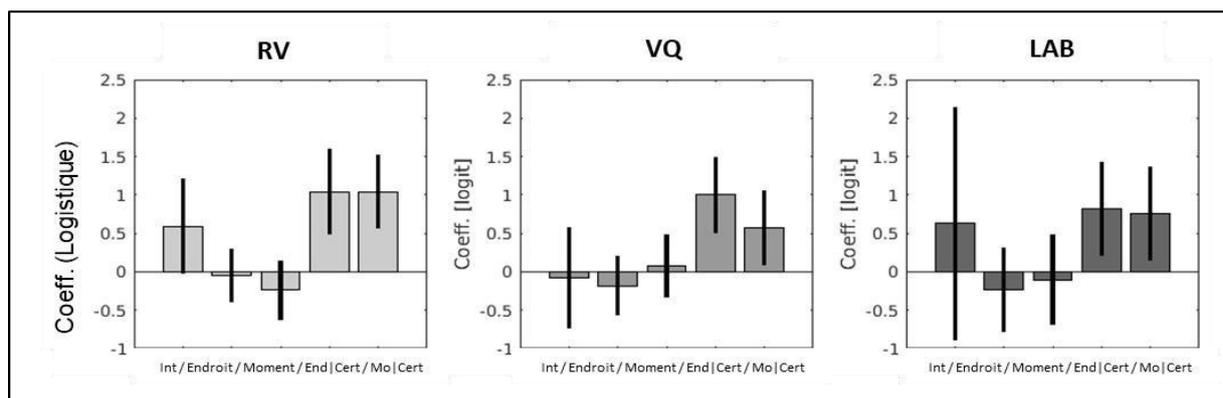


Figure 30 - IV.A1.5 : Résultats des régressions logistiques linéaires selon le contexte en Réalité Virtuelle (RV), Vie Quotidienne (VQ) et Laboratoire (LAB). Le graph présente les résultats des modèles de régression logistique appliquée pour chaque contexte RV, VQ et LAB. Le modèle contient cinq variables, la première (int) correspond à la probabilité du choix rappel. Les deux suivantes (Endroit/Moment) sont représentatives des réponses de la mémoire source indépendamment de la confiance. Les deux dernières sont les réponses sources selon que les participants sont confiant de leur rappel.

Remember / Know est corrélé à une précision accrue dans la *Mémoire Source*.

Les résultats démontrent que les réponses correctes vis-à-vis de *l'Endroit* et du *Moment* mènent à une augmentation de la probabilité de la réponse Rapp, mais seulement dans le cas où les participants sont certains du choix qu'ils effectuent en mémoire source, et cela se vérifie dans l'ensemble des trois modalités d'encodage **RV** (*Endroit/certain* : $T(867) = 3.663$; $p < 0.001$; *Moment/Certain* : $T(867) = 4.266$; $p < 0.001$), **VQ** (*Endroit/Certain* : $T(748) = 3.916$; $p < 0.001$; *Moment/Certain* : $T(748) = 3.916$; $p < 0.021$) et **LAB** (*Endroit/certain* : $T(923) = 2.602$; $p < 0.001$; *Moment/Certain* : $T(923) = 2.413$; $p < 0.016$), voir **Figure 30 – IV.A1.5**.

Valeur Régression Logistique			
Prédicteurs	df	T-value	p-value
Modalité Réalité Virtuelle			
<i>qLoc</i>	867	-0.287	0.775
<i>qTim</i>		-1.206	0.229
<i>qLoc :cLoc</i>		3.663	0.001
<i>qTim :cTim</i>		4.266	0.001
Modalité Vie Quotidienne			
<i>qLoc</i>	748	-0.941	0.348
<i>qTim</i>		-0.359	0.719
<i>qLoc :cLoc</i>		3.916	0.001
<i>qTim :cTim</i>		2.299	0.022
Modalité Laboratoire			
<i>qLoc</i>	923	-0.820	0.412
<i>qTim</i>		-0.353	0.725
<i>qLoc :cLoc</i>		2.602	0.009
<i>qTim :cTim</i>		2.413	0.016

Tableau 5 - IV.A1.3. Régression logistique. Analyse de régression logistique des modèles proposés pour évaluer les relations entre la mémoire source et les réponses en R/K. Les facteurs *qLoc* et *qTim* sont les réponses effectuées par les participants indépendamment de la confiance. Les facteurs *qLoc :cLoc* sont les réponses *Endroit/Certain* et *qTim :cTim* *Moment/Certain* effectué par les participants.

C'est-à-dire que le rappel confiant de l'endroit et du moment sont des prédicteurs du rappel de l'épisode mnésique. Tandis que, en soi, la justesse du choix *Endroit* et *Moment* (indépendamment de la confiance) ne prédit pas significativement le choix *Rappel* ($p > 0.050$). Cela confirme que le protocole *Remember / Know* engage effectivement le processus de rappel des épisodes mnésiques avec ces sources, et ce dans les trois modalités d'encodage.

En conclusion, dans l'étude A1 je m'attendais à un taux plus élevé de réponses *Rapp* dans les modalités d'encodage écologique (RV, VQ) comparativement à la modalité en Laboratoire, et possiblement des liens plus forts entre la *mémoire source* et les rappels *Remember / Know*, (voir régression logistique), mais je constate que ce n'est pas le cas. Les résultats globaux étaient similaires pour les trois contextes, en particulier en montrant que le choix *Rapp* (évaluation personnelle / conscience) de la mémoire de l'objet (Quoi), est expliqué par une confiance certaine dans la mémoire de la source (*Endroit et/ou Moment : Où et/ou Quand*). Bien que les résultats ne correspondent pas à l'attente initiale (voir Partie V : Discussion pour une explication possible), mes résultats confirment le rôle de la mémoire source pour le Rappel selon un degré de confiance élevé (*autonoétique* Gardiner, 2001; Tulving, 1985b) et l'étendent pour la première fois aux contextes hautement écologiques, comprenant des modalités d'encodage s'étendant sur de larges plages spatiales et temporelles (jusqu'à trois semaines et 100 Km dans le monde réel pour le protocole VQ).

IV.A2 Contribution du précuneus dans le rappel de l'événement (Quoi) et de la source (Où et Quand) d'un épisode mnésique selon un encodage écologique.

IV.A2.1. Objectifs

D'après les observations et les résultats comportementaux de l'étude A1, je soutiens l'idée que la mémoire épisodique est effectivement ciblée par mes paradigmes naturalistes. En effet, notre capacité de rappel subjectif correct et confiant du contexte, est corrélée à notre capacité de rappel de l'objet spécifiquement dans le cas où les participants effectuent le choix *Rappel* plutôt que *Familier*.

Ce qui suppose que le choix opéré dans le paradigme *Remember / Know* cible effectivement le rappel de l'épisode mnésique encodé avec l'objet comme événement selon un état de conscience autoéotique pour le participant (Tulving, 1985b; Yonelinas, 2002, voir I.C2. Le *Remember / Know*). Par conséquent, nous souhaitons étudier ici l'activité BOLD du cerveau durant la réalisation de phase de rappel. Nous nous concentrons sur une étude réalisée avec une modalité d'encodage en RV. La modalité Réalité Virtuelle est le compromis idéal entre les facteurs contrôle et écologique expérimental.

Je fais l'hypothèse que les régions engagées dans le processus du rappel *Remember* fourniront les données décrivant les réseaux corticaux responsables de la mémoire épisodique lorsque cette dernière est encodée dans un milieu écologique riche et complexe. En effet, je m'attends à observer les réseaux neuronaux responsable de l'état de conscience autoéotique associé au rappel de l'objet-événement et ses éléments contextuels (voir résultats de l'étude A1). D'après les observations et les modèles décrits dans la littérature, nous nous attendons à une activité accrue dans le lobe temporal médian, le cortex préfrontal et pariétal, mais surtout un engagement du réseau PM (parahippocampique, RSC, gyrus Angulaire, précuneus) du fait de l'usage de matériaux écologiques (voir I.E3. Modèle AT/PM et voir Ranganath et al. 2012).

IV.A2.2. Procédure & Participants

L'étude A2 comprend donc une unique modalité d'encodage qui est suivie par la tâche de rappel *Remember / Know & Mémoire Source* effectuée avec scans IRMf. Nous avons recruté 20 participants (Âge : 19 à 31 ans, 13 femmes). Tous étaient droitiers et avaient une vision

normale ou corrigée. Tous les participants ont été nouvellement recrutés et n'ont pas participé l'étude A1. Aucune déficience neurologique ou dysfonction cognitive n'a été signalée et tous les participants ont donné leur consentement par écrit. L'étude a été approuvée par le CPP (CPP OUEST II, France, A02558-45), conformément à la Déclaration d'Helsinki, et autorisée par la CNIL (réf. : MMS/OTB/AR186736).

IV.A2.3. Tâche

L'étude A2 repose sur le même paradigme utilisé dans l'étude A1. En revanche, seule la modalité d'encodage RV est proposée. Les participants effectuent donc 45 minutes d'encodage dans la ville virtuelle, suivis de 24 heures de rétention. Durant la phase de rappel sous IRMf, les tâches *Remember / Know* et *Mémoire source* sont reprises de la même manière. Chaque essai commence par la présentation de l'image d'un objet. Pour le cas de 60 essais, l'image de l'objet présenté est identique à l'une de celles observées/envoyées lors de l'encodage, tandis que dans 60 autres essais, l'image représentait un objet de la même catégorie que l'un des objets mémorisés, mais représentant un autre exemplaire. La tâche du participant consistait à choisir l'une des trois réponses possibles : a) *J'ai vu cet objet et j'ai un certain souvenir du moment et/ou de l'endroit où cela s'est produit* ; b) *J'ai vu l'objet, mais je ne sais plus quand et où* ; c) *Je n'ai pas vu cet objet*.

Nous avons donc encore trois types de réponses possibles : « Rappel » (*Rapp*), « Familier » (*Fam*) et « Nouveau » (*Nou*) qui nous fourniront les contrastes d'intérêt dans nos analyses IRMf. Si le participant se souvient de l'objet, il répond *Rapp* ou *Fam*, et on lui demande de déterminer à quel *moment* et à quel *endroit* il a vu l'objet. Cela en contrôlant le niveau de confiance relatif à la *mémoire source* selon les critères : 1) *Je suis certains de mon choix* ; 2) *j'ai des doutes sur mon choix* (voir **Figure 27** – IV.A1.2). Si l'objet n'a pas été vu pendant l'encodage ou si le participant a répondu « Nouveau » à un objet vu, l'essai est terminé et passe au suivant. L'image de l'objet reste à l'écran pour une durée de 3 secondes, et ce, indépendamment de la vitesse de réponse du participant. Les intervalles entre essais sont de 3 à 5 secondes entre les essais. Le participant répond en utilisant un boîtier compatible avec l'IRM et à quatre boutons étoiles, il lui est donné l'instruction que seuls trois boutons sont actifs et qu'il répond à l'aide des flèches gauche/haut/droite.

IV.A2.4. Analyse

IV.A2.4a. Comportement

Nous souhaitons contrôler la réplication des résultats que nous avons produits dans l'étude A1. Pour se faire nous procédons aux mêmes analyses spécifiques à la modalité RV : 1) nous produisons une analyse de la précision du rappel des objets vus. 2) Nous étudions le ratio du choix effectué entre *Rappel* et *Familier*. 3) Nous enchaînons ensuite avec une régression logistique binomiales à effets mixtes pour déterminer si le choix *Rapp* est corrélé aux choix confiants effectué sur la mémoire source. Nous avons produit les ANOVA, avec SPSS, et les régressions logistiques implémentées dans Matlab R2017a.

IV.A2.4b. IRMf

Preprocessing

Les acquisitions IRMf se sont effectuées avec un scanner Siemens Magnetom Prisma (Siemens Medical systems, Erlangen, Allemagne) 3T équipé pour l'imagerie écho-planaire (EPI), utilisé pour acquérir des images par résonance magnétique fonctionnelle (IRM). Les données ont été acquises à l'aide de l'imagerie écho-planaire à écho à gradient d'écho (40 coupes transversales contiguës, couvrant tout le cortex cérébral ; TR=2.20 s, temps d'écho = 30 msec, angle de basculement = 90°, matrice 64×56, taille du voxel = 3×3 mm en plan, épaisseur des tranches = 2.5 mm ; gap 20%). Pour chaque participant, nous avons acquis quatre séries d'IRMf. Nous présentons ici les données des deux sessions d'acquisition IRMf que les participants ont effectué pour la tâche *Remember / Know* et de *mémoire source*, comprenant chacune un maximum de 600 volumes. À la suite de quoi, les participants ont continué les acquisitions de deux autres sessions qui sont reportées dans l'étude B3 (voir IV.B3.5. Résultats).

De plus, un scan structural MPRAGE T1 haute résolution de chaque participant a également été acquis (résolution isotropique 1 mm ; TR = 3 sec, TE = 3.8 msec, TI = 1100 msec, angle de basculement = 7°, résolution en plan 256 mm × 224 mm, 192 tranches).

Le prétraitement des données a été réalisé en SPM12 (Wellcome Department of Cognitive Neurology) tel qu'implémenté sur Matlab 2017a. Les quatre premiers scans de chaque session IRMf ont été éliminés pour permettre au signal de se stabiliser. Les autres scans ont

été corrigés pour tenir compte du mouvement entre les coupes (réalignement spatial) et des différences d'acquisition du temps de coupe en utilisant la coupe du milieu comme référence. Les images ont été normalisées à l'espace standard de l'Institut Neurologique de Montréal (MNI) et ré-échantillonnées à 3 x 3 x 2.5 mm voxels. Les paramètres de normalisation ont été estimés à l'aide d'images structurales T1 propre au sujet, puis appliqués à toutes les images fonctionnelles. Pour les analyses univariées, les images ont été lissées dans l'espace avec un noyau gaussien isotrope de 8 mm FWHM (demi-maximum sur toute la largeur).

Analyse

Les analyses des données d'imagerie ont suivi une approche standard en deux étapes : des analyses de premier niveau estimant les effets d'intérêt pour chaque sujet, suivies d'analyses de deuxième niveau pour inférence statistique au niveau du groupe (Friston et al., 2002a; Friston et al., 2002b; Penny & Holmes, 2007).

L'analyse de premier niveau a modélisé 5 conditions d'intérêt : 1) *OR*, objets rappelés ; 2) *OF*, objets familiers ; 3) *OE*, Objets erreur ; 4) *NC*, Objets non-vus discriminés correctement ; 5) *NE*, objets non-vus non discriminés (i.e., réponse : *Rem* or *Fam*). À quoi s'ajoute les réponses du paradigme de mémoire source qui sont modélisés ainsi : 6) *EC*, l'endroit correctement discriminé ; 7) *EE*, l'endroit erreur ; 8) *MC*, le moment correct ; 9) *ME* ; le moment erreur et enfin 10) les choix de confiance. Le modèle contient un total de 10 prédicteurs pour chaque session IRMf.

Chaque condition a été modélisée sous la forme d'un ensemble d'événements chacun situé dans le temps au début de chaque essai et d'une durée de trois secondes dans le paradigme *Remember / Know* (présentation de l'image d'objet), de six secondes dans le paradigme *Mémoire Source* (choix de *l'Endroit* et du *Moment*) et enfin de quatre secondes dans le choix de la confiance. La modélisation des événements étant convoluée avec la fonction de réponse hémodynamique d'SPM12. Les six paramètres des mouvements de la tête résultant du réaligement du corps ont été inclus comme covariables sans intérêts. Les séries temporelles de chaque voxel ont été filtrées avec un *high-pass filter* à 128 secondes et pré-blanchies au moyen du modèle autorégressif AR(1).

Pour chaque sujet, des contrastes linéaires ont été utilisés pour faire la moyenne des images bêta des cinq conditions de la tâche Remember / Know entre les deux sessions d'IRMF ; les autres conditions n'étant pas analysées dans l'analyse de groupe de second niveau. Ce qui donne cinq images pour chaque participant au second niveau.

Pour l'inférence statistique au niveau du groupe, les images de contraste ont été saisies dans une analyse de variance à mesures répétées des cinq conditions ci-décrites. La correction de la sphéricité a été appliquée pour tenir compte des différences possibles dans la variance des erreurs entre les conditions et de tout terme d'erreur non indépendant pour les mesures répétées (Friston et al., 2002a). Nous présentons les activations corrigées pour tenir compte des comparaisons multiples au niveau des clusters, en considérant l'ensemble du cerveau comme le volume d'intérêt (FWE p-corr. < 0.050; taille du cluster estimé à un seuil voxel de p-unc. < 0.005).

IV.A2.5. Résultats

IV.A2.5a. Comportement

Nous avons reproduit les analyses effectuées dans la modalité RV de l'étude A1. La précision du rappel des objets vus est similaires à l'étude A1, soit supérieure à la chance (> 50% : $T(19) = 39.7$; $p < 0.001$). Nous avons également examiné le ratio de choix Rappel et Familier. Les résultats sont également similaires à ceux de l'étude A1. Le ratio du choix Rappel sur l'ensemble des choix *Rappel* et *Familier* est également supérieur à la chance (> 50% : $T(19) =$

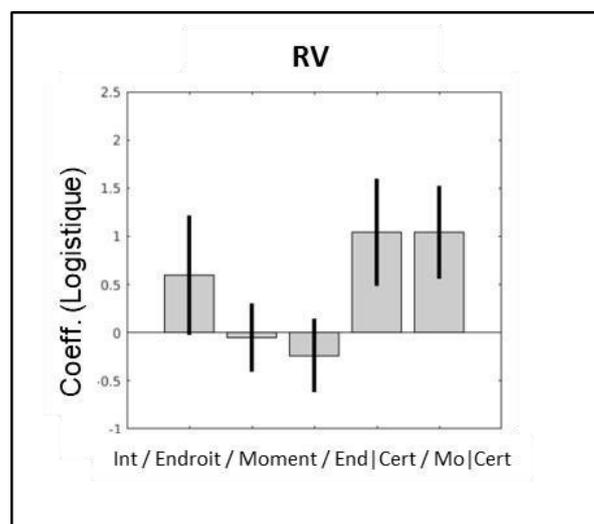


Figure 31 - IV.A2.1 : Modèle de régression logistique linéaire. Le graph présente le résultat du modèle de régression logistique appliquée dans le contexte RV. Le résultat corrobore celui de l'étude A1.

12.6 ; $p < 0.001$).

Comme nous l'avons observé dans l'étude A1, nous nous attendons à ce que le choix *Rappel* soit expliqué par le rappel de la mémoire source confiant des événements : le rappel certain de l'endroit (*Endroit/certain*) et le rappel certain du moment (*Moment/certain*). Nous avons utilisé une régression logistique binomiale à effets mixtes, avec les mêmes prédicteurs, et nous observons que nous répliquons les résultats dans A1. Les résultats démontrent que les variables *Endroit/Certain* ($T(867) = 3.6$; $p < 0.001$) et ou *Moment/Certain* ($T(867) = 4.2$; $p < 0.001$) prédisent le choix *Rappel* de l'épisode mnésique (voir **Figure 31** – IV.A2.1). Tandis que les prédicteurs sources *Endroit* et *Moment* ne prédisent pas significativement le choix *Rappel* ($p > 0.050$). Cela réplique donc les résultats observés dans l'étude A1 et l'efficacité du protocole *Remember / Know* suivi de l'étude en *mémoire source* pour caractériser la mémoire épisodique.

IV.A2.5b IRMf

Sur la base des résultats comportementaux, j'ai concentré l'analyse sur les réponses de la question Q1 (paradigme *Remember / Know*). Soit les conditions que nous avons décrites plus haut : 1) *OR*, objets rappelés ; 2) *OF*, objets familiers ; 3) *OE*, Objets erreur ; 4) *NC*, Objets non-vus discriminés correctement ; 5) *NE*, objets non-vus non discriminés.

Objets Rappelés VS. Objets Familiers (Correct seulement) : OR > OF

Le contraste principal auquel je me suis intéressé propose d'étudier les différences d'activité BOLD entre la condition OR et la condition OF. Considérant les résultats comportementaux mettant en avant la relation entre le choix *Rapp* et la mémoire source (de l'Endroit et/ou du Moment), ce contraste permettra d'élucider les régions spécifiquement engagées dans le rappel de l'événement (Quoi) et de son contexte associé (Où / Quand). Nous pouvons observer des clusters d'activité fortement significatifs dans les régions du réseau PM : du complexe hippocampique, du *gyrus angulaire* et avec une concentration dans le *précuneus* ($T(76) = 6.920$; $p\text{-FWE-corr} < 0.001$). Nous avons également une activité significative dans le *cortex fronto-médian* ($T(76) = 6.520$; $p\text{-FWE-corr} < 0.001$). Enfin, nous constatons une

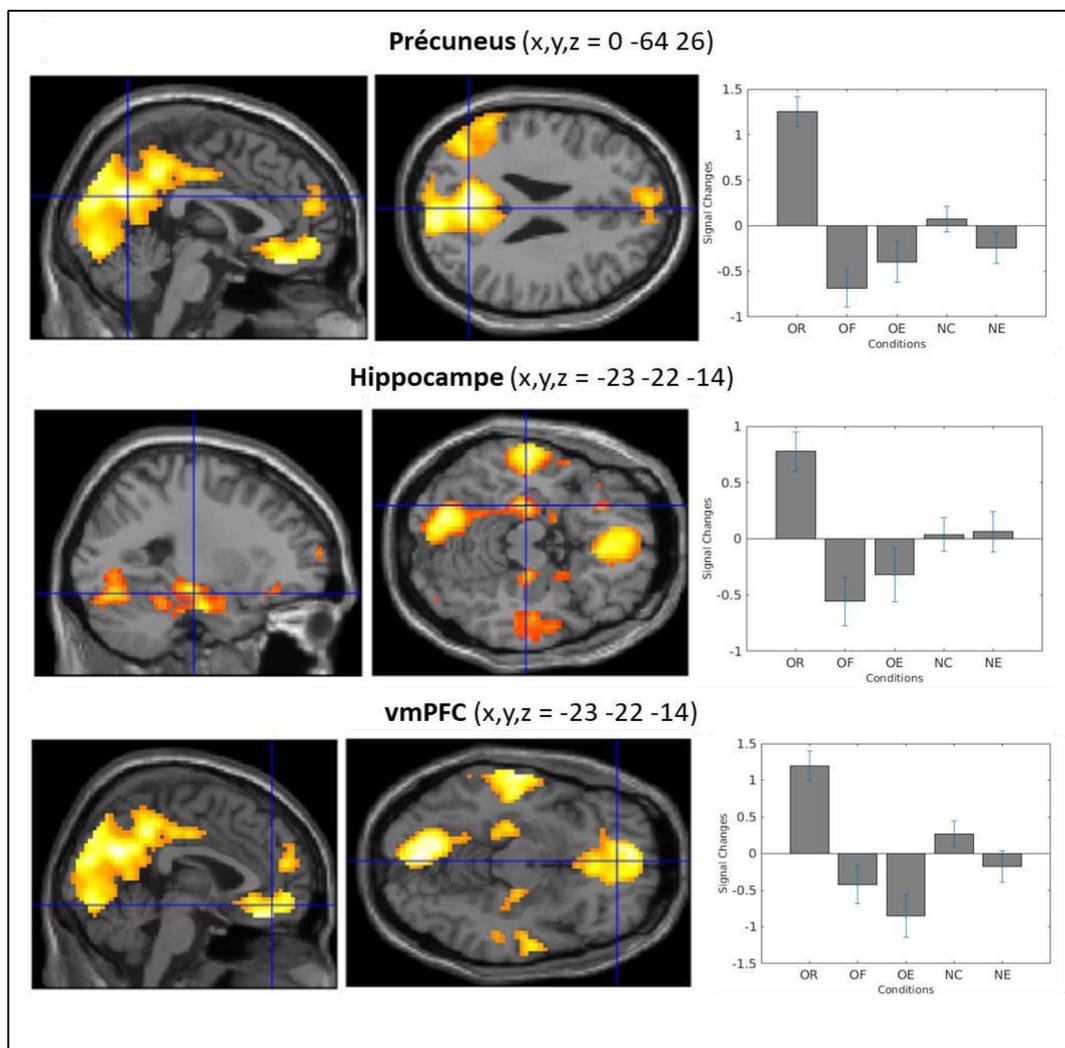


Figure 32 - IV.A2.2: Résultats univariés du contraste OR > OF. On compare ici les objets Rappelés avec les objets Familiers. (Height threshold $T = 3.2$ ($p < 0.001$ (unc.) ; $k = 150$). Les trois contrastes mettent en évidence les clusters d'activation principaux du contraste. Il met en évidence un cluster comprenant les régions de l'hippocampe et remontant vers le précuneus et un autre cluster (pannel du bas) comprenant les régions du vmPFC.

activité significative aussi dans les régions hippocampiques ($T(76) = 5.32$; $p\text{-FWE-corr} < 0.011$; voir **Tableau 6 – IV.A2**). Dans toutes ces régions l'activité BOLD est particulièrement prononcée dans la condition OR (objets rappelés) par rapport à toutes les autres conditions (objets familiers, et objets non-vus) voir **Figure 32 – IV.A2.2**.

	<i>p-FWE corrigé</i>	<i>Taille Cluster</i>	<i>x</i>	<i>y</i>	<i>z</i>	<i>Z-valeur</i>
OR > OF						
Precuneus	< 0.001	3677	0	-64	26	6.92
Hippocampe	0.011	3677	-24	-22	-13	4.89
Cortex Prefrontal Ventro médian	< 0.001	509	3	35	-19	5.85
OR + OF > OE						
Precuneus	0.041	1256	-9	-67	53	4.57
Hippocampe gauche	0.029	883	-18	-34	-4	4.66

Tableau 6 - IV.A2 : Résultats d'Imagerie fonctionnelle de l'étude A2. Les valeurs de P sont corrigées pour les comparaisons multiples au niveau du cerveau entier (correction au niveau des clusters, la taille des clusters étant définie au niveau des voxels $p\text{-unc.} = 0.001$). La taille des clusters est exprimée en voxels. OR : objets vus et avec choix Rappel ; OF : objets vus et avec choix Familier; OE : erreurs.

Rappel Correct VS Rappel Incorrect des objets encodés : OR + OF > OE

Le contraste suivant propose d'étudier les différences d'activité entre les conditions d'OR et d'OF par rapport à l'erreur du rappel des objets vus d'un épisode mnésique. Nous observons des activités significatives dans les réseaux similaires comprenant les structures *hippocampiques, parahippocampiques, le gyrus angulaire, le précuneus* (voir **Tableau 6 – IV.A2**). Nous observons aussi une activité éparse dans les régions frontales. Il est intéressant de noter que l'effet d'une performance correcte était spécifique pour les objets vus (comparer les barres "1+2 vs 3", vs "4 vs 5", dans la **Figure 33 – IV.A2.3**). Cela indique que l'activité dans ces régions reflète un processus spécifiquement lié à l'extraction de l'information stockée en mémoire, plutôt que simplement l'exécution correcte de la tâche en général.

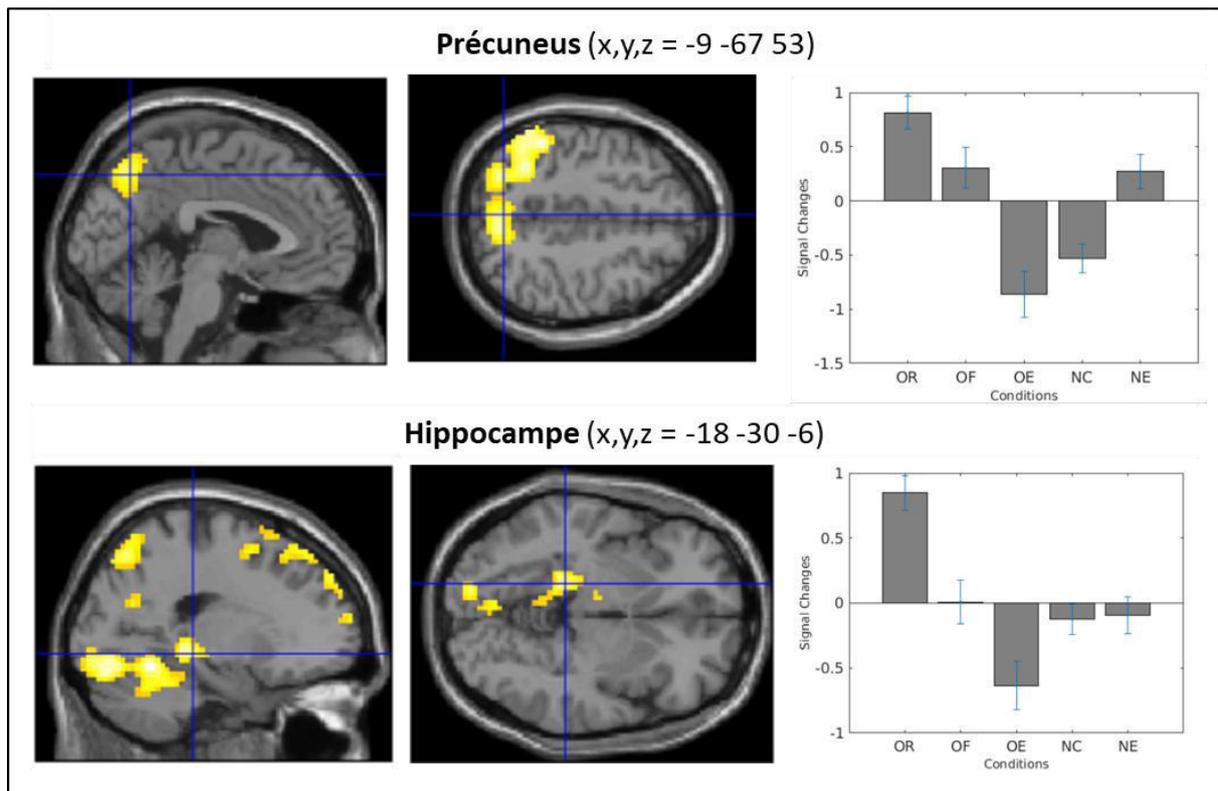


Figure 33 - IV.A2.3: Résultats du contraste OR + OF > OE. On compare ici les objets Rappelés ET Familiers avec les objets non rappelés (Height threshold $T = 3,2$ ($p < 0.001$ (unc.) ; $k = 150$). On constate une plus faible concentration d'activation que dans le contraste OR > OF cependant on conserve des activités dans les régions de l'hippocampe et du précuneus.

Les résultats de l'étude A2 nous démontrent donc que le rappel subjectif d'un épisodique mnésique dans sa totalité (Quoi, Quand, Où) est corrélé à une activité accrue dans le précuneus. Ce qui confirme les prédictions à la fois du modèle BIC, du fait de l'implication également des régions hippocampiques. Mais cela appuie également les prédictions du modèle AT/PM qui engagent les parties postérieures au départ des régions hippocampiques antérieures, remontant vers le parahippocampe jusqu'au précuneus.

IV.A3. Conclusions Axe A

Dans l'axe A, nous avons produit un ensemble d'observations sur les relations qui existent entre notre capacité de rappel d'un épisode mnésique et ses composantes contextuelles spatiale et temporelles suivant un état de *conscience autoéotique*. Cependant, on n'observe pas de différence significative dans les paradigmes *Remember / Know* et *Mémoire Source* concernant l'usage de modalité hautement écologique (voir résultats comportementaux de l'étude A1). En outre, on remarque que les processus de rappel des épisodes mnésiques sont similaires : la relation entre le choix *Rappel* d'un objet formant l'événement d'un épisode et

en lien avec le rappel confiant de son contexte spatiale et/ou temporel a été observée dans les trois contextes. Ces relations sont répliquées dans étude A2, en Réalité Virtuelle sous IRMf. Ici, les analyses de l'activité BOLD mettent en évidence une activité accrue dans le MTL associée à une forte activité dans le précuneus. Ce qui est cohérent avec les prédictions du modèle théoriques AT/PM (Inhoff & Ranganath, 2017; Ranganath & Ritchey, 2012; Ritchey et al., 2015) et BIC (Eichenbaum et al., 2007). Je suggère que l'activité du précuneus est liée aux éléments contextuels d'un épisode mnésique, mais aussi à la nature de l'état de conscience auto-néotique spécifique de la mémoire épisodique (ce qui est initialement l'objectif du paradigme Remember / Know).

IV.B. Ordre temporelle (Axe B)

L'axe B se concentre à étudier l'organisation temporelle de la mémoire épisodique et les processus de rappel associés. Mon objectif est de poursuivre l'étude de l'influence des éléments contextuels d'un épisode mnésique sur le rappel de ce même épisode, en ciblant ici spécifiquement la mémoire temporelle (Quand). Je vais évaluer de nouveau la contribution de modalité écologique durant l'encodage (voir étude IV.B2) et utiliser une analyse sous IRMf pour tester l'hypothèse selon laquelle les informations contextuelles contribuent à l'activation du réseau PM dans les études IV.B1 et B3. Je formule l'hypothèse que la richesse et la complexité du contexte d'encodage renforcera l'intégration entre la dimension temporelle « Quand » et les autres éléments contextuels (dimension Quoi-Où dans les études B2 et B3, et la congruence sémantique en B1) et modulera l'activité dans le réseau PM pendant le rappel des informations temporelles.

Je propose de répondre aux hypothèses par rapport à la mémoire de la dimension temporelle au moyen de la tâche de *jugement de l'ordre temporelle* (voir I.C4. Le jugement de l'ordre temporel), à l'aide de matériaux écologiques différents (Film dans l'étude B1 ; les modalités RV, VQ et LAB dans l'étude B2 ; et RV dans la B3). La tâche consiste en l'évaluation de la distance temporelle entre deux épisodes issus de la phase d'encodage et de produire un choix. La distance temporelle sera manipulée entre les indices des épisodes encodés, puis des comparaisons seront opérées dans les analyses comportementales et IRMf entre les mêmes distances temporelles dans des contextes différents. Cela renseignera par

conséquent les effets qu'apporte avec lui le contexte sur la dimension temporelle des événements.

Dans l'étude B1, on fait un usage de matériaux cinématographiques qui contiennent des trames scénaristiques diverses. Chaque trame constitue un contexte. Le contexte sera manipulé selon deux conditions ; on parle de contexte SIMILAIRE (SIM) lorsque le contexte proposé durant l'encodage est congruent et continu entre les indices utilisés pour la tâche de jugement de l'ordre temporel ; on parle de contexte DIFFERENT (DIFF) lorsqu'il est incongruent et discontinu.

Dans l'étude B2, le contexte est manipulé selon la modalité proposée durant l'encodage : RV, VQ et LAB. On élucidera l'apport de la richesse de ces différents contextes sur les performances comportementales du jugement de l'ordre temporelle. En plus, on va s'intéresser aux jugements temporels à partir de indices spatiaux : images/lieux vus pendant l'encodage, qui - dans différentes conditions - correspondent à des images/lieux *associés* à un *Objet* (événement épisodique) ou pas (images/lieux *non associés*). Cela va nous procurer des éléments supplémentaires par rapport à la question de l'intégration des dimensions Quoi-Où-Quand (voir Axe A), mais ici spécifiquement pendant le rappel de l'ordre temporel.

Dans l'étude B3, qui propose un encodage en RV uniquement, je vais approfondir la relation entre la mémoire d'informations temporelles et les éléments contextuels qui y sont liés. L'expérience utilisera les mêmes conditions de récupération proposées en B2 : c'est-à-dire un jugement d'ordre temporel basé sur des objets ou des lieux associés/non associés, mais maintenant sous IRMf. Ici encore, je vais cibler principalement le réseau PM, en analysant comment les différents types de repères (objets/ lieux) affectent toute activité liée au jugement de la dimension temporelle.

IV.B1. Codage de la distance temporelle dépendant du contexte entre les épisodes mnésiques cinématographiques dans le précuneus.

[Étude acceptée pour publication in ***The Journal of Neuroscience***]

Foudil S., Kwok S.C., Macaluso E. (in press) *Context-dependent coding of temporal distance between cinematic events in the human precuneus*

IV.B1.1. Objectifs

Les études précédentes démontrent que la modulation de la *Distance Temporelle* (TD) est corrélée à une activité accrue dans le précuneus, ce qui suggère un processus restructif plutôt que chronologique (Kwok et al., 2012; St Jacques et al., 2008, voir I.F2. La situation temporelle). Dans cette étude il s'agit de tester directement l'effet que produirait une structure organisée de connaissance à propos d'épisodes encodés à partir d'une même stimulation (film « 24 heures ») lors du rappel. Le film contenant plusieurs trames scénaristiques, constituant chacune des contextes différents, permet de comparer le rappel de l'ordre des événements à l'intérieur d'un même contexte comparativement à un contexte différent (SIM vs DIFF trames scénaristiques), voir description détaillée de l'encodage en modalité Vidéo (VI) voir III.B. Encodage vidéo (VI). Les corrélats neuronaux de ces processus seront examinés à l'aide de l'IRMf.

On s'attend à observer une modulation de l'activité dans le précuneus, ainsi que dans les réponses comportementales, de façon significative en fonction du contexte (trames scénaristiques SIM ou DIFF). Cela soutiendrait la contribution du contexte selon une approche reconstructive de la mémoire épisodique. À contrario, si aucun effet du contexte n'est observé, cela soutiendrait plutôt un codage chronologique en mémoire des épisodes indépendamment du contexte (Friedman, 2004 ; voir I.B3.1. Modélisation de la mémoire du Temps).

IV.B1.2. Procédure & Participants

Les données ont été acquise avant le début de ma thèse, j'ai conduit l'ensemble des analyses. Cette étude inclut un total de 19 droitiers, ayant comme langue maternelle l'italien (âgés de 21 à 34 ans, dont 7 hommes). Tous avaient une vision normale ou corrigée et aucune

déficience neurologique ou dysfonction cognitive n'a été signalée. L'étude a été approuvée par le Comité Ethnique Indépendant de la *Fondazione Santa Lucia* (Institut Scientifique de Recherche Hospitalisation et Soins de Santé ; Rome), conformément à la Déclaration d'Helsinki. Tous les participants ont donné leur consentement par écrit.

IV.B1.3. Tâche

Comme dans les travaux de Kwok et al. (2012), l'encodage était basé sur un film, deux images extraites de l'épisode « 24 » de la saison 6 ont été présentées côte à côte. Les participants devaient indiquer lequel des deux événements s'était produit le premier dans le film qu'ils avaient vu la veille. Dans l'ensemble des essais, la *Distance Temporelle* (TD) entre les deux événements a été manipulée de façon paramétrique, de manière à obtenir une TD comprise entre 30 s et 30 min environ. Selon deux conditions, les indices de rappel ont été extraits soit de la même trame scénaristique (condition SIM) soit de trames différentes (condition DIFF). À noter que les TD ont été exactement appariés dans les deux conditions : c'est-à-dire que nous avons étudié le rappel de l'ordre temporel d'événements séparés par des distances

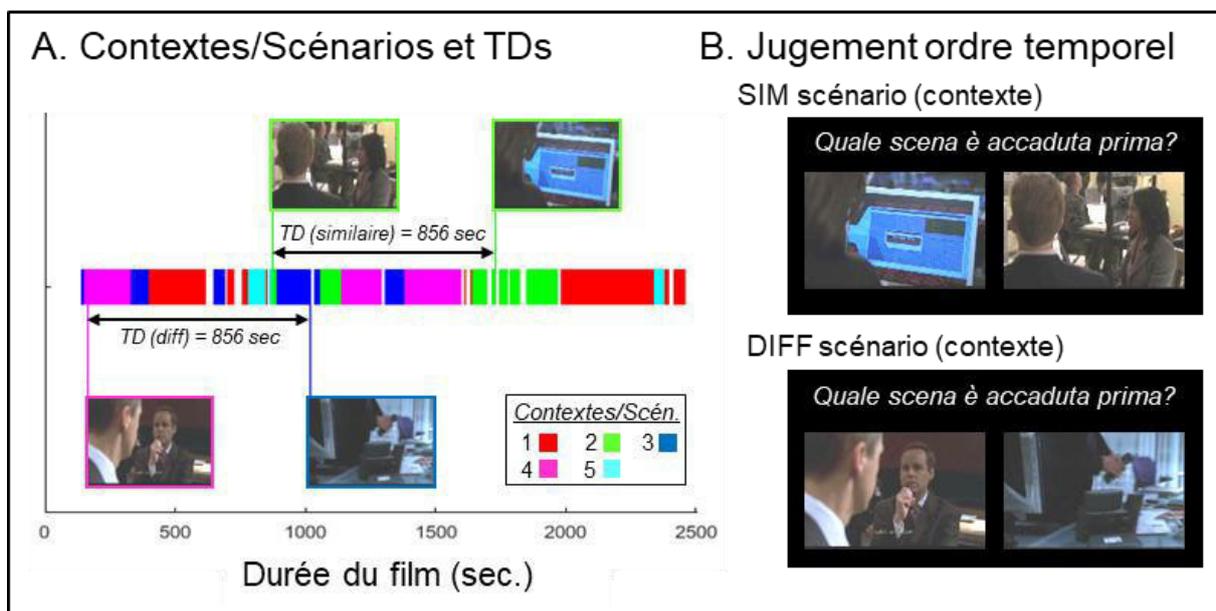


Figure 34 - IV.B1.1 : Variables contextes et Tâches. A) Illustration schématique de la segmentation de l'épisode TV en contextes/scénarios différents. Des paires d'images appartenant soit au même scénario, soit à des scénarios différents (conditions SIM vs DIFF) ont été extraites pour la tâche de jugement d'ordre temporel subséquente. Dans l'ensemble de essais, la distance temporelle (TD) entre les deux images a été modifiée de façon paramétrique, mais des TD identiques ont été sélectionnés pour les deux conditions contextuelles, voir l'exemple de 856 s dans l'illustration. B) Deux exemples d'essai issus de la tâche de jugement d'ordre temporel. Pendant l'IRMf, on a présenté aux participants des paires d'images extraite du film qu'ils avaient vu la veille et on leur a demandé de signaler quelle scène s'était produite en premier dans le film. L'exemple du haut correspond à essai SIM (les deux images issues du contexte/scénario 2), tandis que le panneau inférieur montre un essai de la condition DIFF (une image appartenant au contexte 4 et l'autre au 3).

temporelles identiques pendant l'encodage, voir **Figure 20 – III.3**.

L'appariement des images pour la tâche de rappel était basé sur la segmentation détaillée de l'épisode TV en 161 époques, définies comme des trames comprenant le même scénario, soit le même contexte (voir aussi Kwok & Macaluso, 2015; Kwok et al., 2014, pour plus de détails). Chaque paire d'images appartenait à des époques différentes, soit de la même trame scénaristique, soit de trames différentes. Au total, nous avons créé 128 paires d'images / essais uniques pour chaque condition. Les 128 essais ont été triés en fonction de la TD et regroupés, les TD se situant entre 0.6 (TD 1) et 32 minutes (TD 32).

Chaque participant a passé deux sessions IRMf. Chaque session comprenait 32 essais de la condition SIM et 32 essais de la condition DIFF. Lors du rappel, chaque essai a commencé par la présentation d'une croix de fixation centrale (durée = 500 ms). Ensuite, les deux images d'essai (extraite du film et présentées un jour auparavant) sont restées affichées à l'écran pendant 5 secondes. Les participants devaient juger laquelle des deux scènes correspondait à l'événement qui s'était produit en premier dans le film. Ils ont répondu en appuyant sur l'un des deux boutons (gauche/droite) avec leur main droite. Ils avaient jusqu'à deux secondes après la fin d'affichage des images pour répondre. Au bout de ces deux secondes, la fixation centrale était retirée. Les 32 TDs et les essais appartenant aux conditions SIM/DIFF ont été présentés dans un ordre aléatoire. L'intervalle entre les essais se situait entre 4 et 12.5 secondes, avec une distribution exponentielle (Dale, 1999).

IV.B1.4. Analyses

IV.B1.4a. Comportement

Sur le plan comportemental, nous avons examiné le changement des temps de réaction (TR) en fonction de la distance temporelle (TD) et étudié toute modulation de cette relation en fonction du contexte (SIM et DIFF). En cherchant à reproduire les résultats de Kwok et al (2012), nous avons d'abord effectué une régression linéaire simple entre les TR moyens (des participants) et les TD dans la même condition. Cependant, des analyses plus poussées de régression ont été nécessaires pour expliquer plus finement la relation entre les TR et le TD. Par conséquent, une analyse de régression multiple hiérarchique qui s'ajuste progressivement aux fonctions d'ordre supérieur de la régression des TR a été effectuée.

Cela a permis d'étudier l'apport des modèles de régression quadratique (TR-rQuad), et cubique (TR-rCub). Cette opération a été reproduite dans les deux contextes SIM et DIFF. Puis une étude de comparaison entre les effets de la TD sur les TR dans les conditions SIM et DIFF ont été effectuée, tout en étudiant les relations linéaire (TR-rLin), quadratique (TR-rQuad) et cubique (TR-rCub).

IV.B1.4b. IRMf

Un scanner Siemens Allegra (Siemens Medical systems, Erlangen, Allemagne) 3T équipé pour l'imagerie écho-planaire (EPI) a été utilisé pour acquérir des images par résonance magnétique fonctionnelle (RM). Les données ont été acquises à l'aide de l'imagerie écho-planaire à écho à gradient d'écho (32 coupes transversales contiguës, couvrant tout le cortex cérébral ; TR=2.08 s, temps d'écho = 30 msec, angle de bascule = 70°, matrice 64×64, taille du voxel = 3×3 mm en plan, épaisseur des tranches = 2.5 mm ; facteur de distance 50%). Pour chaque participant, deux séries d'IRMf ont été acquises, comprenant chacune 311 volumes. De plus, un scan structural MPAGE pondéré T1 haute résolution de chaque participant a également été acquis (résolution isotrope 1 mm ; TR = 2 sec, TE = 4,38 msec, TI = 910 msec, angle de basculement = 8°, résolution en plan 256 mm × 256 mm, 176 tranches de 1 mm d'épaisseur sans espaces).

Le prétraitement des données a été réalisé avec SPM12 (Wellcome Department of Cognitive Neurology) tel qu'implémenté sur Matlab 2017a. Les quatre premiers scans de chaque session IRMf ont été éliminés pour permettre au signal de se stabiliser. Les autres scans ont été corrigés pour tenir compte du mouvement entre les coupes (réalignement spatial) et des différences d'acquisition du temps de coupe en utilisant la coupe du milieu comme référence. Les images ont été normalisées à l'espace standard de l'Institut neurologique de Montréal (MNI) et ré-échantillonnées à 3 x 3 x 3 mm voxels. Les paramètres de normalisation ont été estimés à l'aide d'images structurales T1 propres au sujet, puis appliqués à toutes les images fonctionnelles. Pour les analyses univariées, les images ont été lissées dans l'espace avec un noyau gaussien isotrope de 8 mm FWHM (demi-maximum sur toute la largeur) ; les images non lissées ont été utilisées pour les analyses multivariées.

IV.B1.4b.1. Analyse univariée de l'IRMf

Les analyses des données d'imagerie ont suivi une approche standard en deux étapes : des analyses de premier niveau estimant les effets d'intérêt pour chaque sujet, suivies d'analyses de deuxième niveau pour inférence statistique au niveau du groupe (Friston et al., 2002a; Friston et al., 2002b; Penny & Holmes, 2007).

Afin de tester différents types de relations entre la TD et l'activité cérébrale (par le moyen des relations linéaires (TR-rLin) et quadratiques (TR-rQuad), cf. résultats comportementaux), l'analyse de premier niveau a modélisé chaque TD avec un prédicteur individuel, donnant 64 prédicteurs pour chaque session IRMf (c'est-à-dire 32 TD x 2 SIM/DIFF conditions).

Chaque essai a été modélisé sous la forme d'un événement verrouillé dans le temps au début de l'image et d'une durée de cinq secondes (égale à la durée de la présentation de l'image), convolué avec la fonction de réponse hémodynamique SPM12. Les six paramètres des mouvements de la tête résultant du réalignement du corps ont été inclus comme covariables sans intérêt. Les séries temporelles de chaque voxel ont été filtrées *high-pass* à 128 s et pré-blanchies au moyen du modèle autorégressif AR(1).

Des contrastes linéaires ont été utilisés pour faire la moyenne des images bêta des TD correspondantes entre les deux séries d'IRMf, ce qui a donné 64 images contrastées pour chaque participant (32 TD x contexte SIM / DIFF). Pour l'inférence statistique au niveau du groupe, les images de contraste ont été saisies dans une analyse de variance à mesures répétées avec 64 conditions. La correction de la sphéricité a été appliquée pour tenir compte des différences possibles dans la variance des erreurs entre les conditions et de tout terme d'erreur non indépendant pour les mesures répétées (Friston et al., 2002a).

Dans le cadre de l'analyse de variance au niveau du groupe, nous avons abordé notre principale question liée aux distances temporelles (TD) et à l'interaction entre les TD et le contexte (SIM vs DIFF contexte / scénario). Sur la base des résultats des données comportementales (voir **Figure 34** – IV.B1.1), nous avons testé à la fois l'effet linéaire et quadratique des TD sur l'activité IRMf.

Les contrastes linéaires et quadratiques ont d'abord été évalués séparément pour les conditions SIM et DIFF. Ensuite, nous avons testé l'impact du contexte sur les TD (interaction TD x contexte) en multipliant par «-1» les coefficients de contraste de la condition DIFF (voir **Figure 36** – IV.B1.3 panel A, illustrant les contrastes pertinents). Avec le même modèle ANOVA, nous avons également testé l'effet principal du scénario en comparant les 32 TD de la condition SIM moins 32 DT de la condition DIFF.

Nous présentons les activations corrigées pour tenir compte des comparaisons multiples au niveau des clusters, en considérant l'ensemble du cerveau comme le volume d'intérêt (FWE p-corr. < 0.050, taille des clusters estimée à un seuil voxel de p-unc. = 0.005).

IV.B1.4b.2. Analyse multivariée de l'IRMf

Au-delà de tout changement de l'activité locale en fonction de la DT, nous avons émis l'hypothèse que l'information temporelle concernant le traitement des DT peut être spécifiquement représentée dans le cerveau. Par conséquent, nous avons utilisé une analyse de similarité de représentation (RSA, Kriegeskorte & Kievit, 2013) pour vérifier l'hypothèse selon laquelle les DT seraient différenciables par la représentation de leur modèle d'activité d'IRMf. Les analyses RSA ont été réalisées avec la *toolbox* CoSMo MVPA (<http://www.cosmomvpa.org/> ; Oosterhof et al., 2016).

Sur la base de nos résultats comportementaux et univariés en IRMf, nous avons construit deux matrices de dissimilarité représentationnelle (RDM). Celles-ci ont été codées pour les différences par paires entre les TDs (RDM-linéaire) et les différences entre les TDs au carré ayant d'abord régressé l'effet linéaire (RDM-quadratique ; cf. analyses comportementales et univariées IRMf), voir **Figure 37** – IV.B1.4.

Pour chaque participant, nous avons adapté le même modèle de premier niveau que celui décrit ci-dessus (64 TD par condition : 32 TD x contexte SIM/DIFF, avec six paramètres de mouvements), mais en utilisant maintenant des séries temporelles fMRI non lissées (voir Kriegeskorte et al., 2008).

Des images de contraste ont été utilisées pour faire la moyenne des estimations des paramètres de chaque TD entre les deux IRMf. Les 32 images contrastées de la condition SIM

ont d'abord été utilisées pour estimer la RSA individuelle à l'aide de la méthode *searchlight* sur l'ensemble du cerveau (calcul d'une sphère d'un rayon de 3 voxels, comprenant 100 voxels, centré et analysé à partir de l'ensemble des voxels du cerveau).

Les coefficients de corrélation résultants (coefficients de classement de Spearman) ont été corrigés par la *transformé de Fisher* pour les analyses de groupe. Deux T-tests distincts sur le résultat des modèles (RDM linéaire et RDM-quadratique) ont été utilisés pour identifier toute représentation des DT au niveau du groupe à l'aide de SPM12. Le seuil statistique a été fixé à p -corr, FWE cluster $p. < 0.050$, corrigé pour tenir compte des comparaisons multiples considérant l'ensemble du cerveau comme le volume d'intérêt (taille des clusters estimée à un seuil voxel de p -unc. = 0.005).

L'analyse de l'ensemble du cerveau dans la condition SIM a révélé un effet significatif dans le précuneus pour la RDM linéaire (voir **Figure 37** – IV.B1.4) Par conséquent, nous nous sommes demandé si cette région contenait une représentation analogue des TD (Linéaire) également pour la condition DIFF. Pour chaque sujet, nous avons évalué les modèles multivariés pour la condition DIFF à l'aide du même ensemble de 100 voxels qui sont les plus significatifs dans la même condition au niveau du groupe (analyse ROI, sphère centrée à $x,y,z = [9 -61 54]$). Le RDM linéaire était identique à celui utilisé pour la condition SIM, parce que les TD étaient les mêmes dans les deux conditions. Un T-test unilatéral sur les coefficients de corrélation corrigé par une *transformé de Fisher* a été utilisé pour évaluer l'importance du RSA pour la condition DIFF au niveau du groupe.

IV.B1.5. Résultats

IV.B1.5a. Comportement

Nos analyses comportementales ont révélé l'effet attendu des TD sur la performance et, surtout, que cette relation changeait selon le contexte (voir **Figure 35** – IV.B1.2). La régression linéaire simple corrobore les résultats obtenus précédemment (Kwok et al., 2012). On observe une diminution des TR avec l'augmentation des TD.

Au regard des résultats obtenus, l'analyse poussée des régressions démontrent que la TR-rQuad est grandement plus ajustée aux TR, tandis que la régression cubique (TR-rCub) n'apporte pas de gain supplémentaire ; voir **Tableau 7** – IV.B1.1. La même analyse a été

effectuée dans la condition DIFF pour constater que seule la régression linéaire (TR-rLin) était proche du seuil significatif ($p < 0.057$) tandis que la quadratique n'explique pas plus ($p > 0.050$). En effet, on constate des effets différentiels en comparant directement les conditions SIM et DIFF révèle la spécificité de l'effet quadratique dans la condition SIM (voir **Figure 35 – IV.B1.2** le panel A ; et **Tableau 7 – IV.B1.1**). La même analyse de régression hiérarchique a été répétée en utilisant les données de précision du rappel. Ceci corrobore les résultats de l'analyse avec TRs, montrant encore un effet non linéaire des TD (exprimées par la rQuad) sur la précision dans la condition SIM (voir **Figure 35 – IV.B1.2** le panel B ; et **Tableau 7 – IV.B1.1**).

Ainsi, les résultats du modèle de régression hiérarchique ont souligné que, dans la condition SIMILAIRE, les TR et la précision ne changeaient pas uniquement de façon linéaire en fonction des TD. Cette composante non linéaire est importante (représentée par la TR-rQuad)

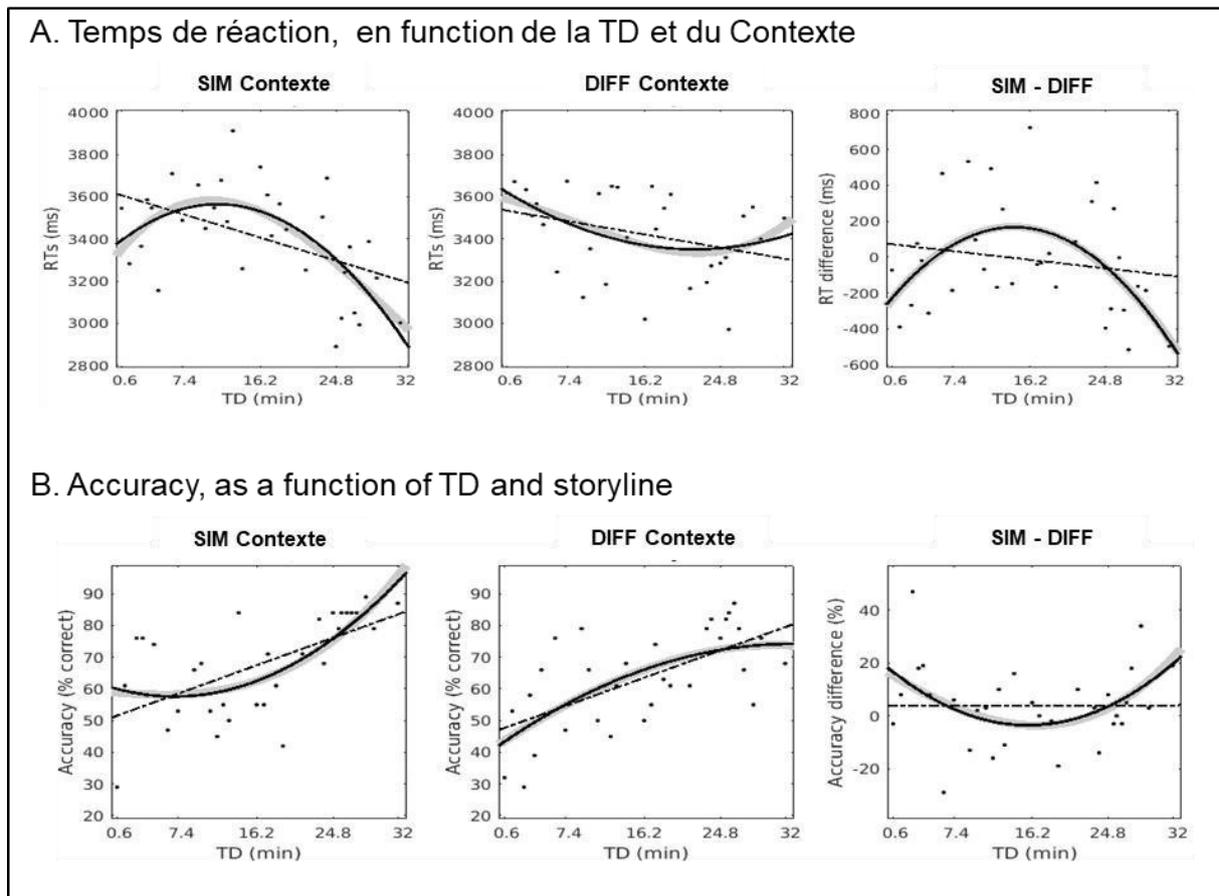


Figure 35 - IV.B1.2 : Résultats des analyses du comportement. Résultats de l'étude B1. Effets non linéaires de la distance temporelle sur : A) les temps de réaction et B) la précision du rappel modulée par le contexte. On a produit un ajustement des données à l'aide de modèles linéaires (ligne pointillée noire), quadratiques (ligne continue noire) et cubique (ligne grise). Les régressions multiples hiérarchiques ont mis en évidence une contribution significative de la relation quadratique pour la condition SIM seulement et ont confirmé cette spécificité contextuelle lors de l'ajustement des données SIM – DIFF (différence entre les conditions), voir les panneaux de droite. SIM/DIFF : contextes identiques/différents ; TD distance temporelle.

modulant la performance : les participants étaient plus lents et moins précis non pas avec les TD les plus courtes (c.-à-d. < 5 min) mais à certaines distances temporelles intermédiaires (environ 10-15 min). De plus, nous avons constaté que le contexte modulait spécifiquement le non linéaire. Les analyses qui vont suivre en IRMf tiendront compte de la présence d'effets à la fois linéaires et non linéaires des TR/précision et ont cherché à identifier leurs corrélats en utilisant des approches univariées et multivariées.

Model	Variation de F et valeurs de P			
	df	SIM	DIFF	SIM-DIFF
Temps de réaction				
TD	(1,30)	9.09 ; p = 0.005	3.93 ; p = 0.057	0.86 ; p = 0.363
TD+TD ²	(1,29)	9.59 ; p = 0.004	1.74 ; p = 0.198	9.53 ; p = 0.004
TD+TD ² +TD ³	(1,29)	0.32 ; p = 0.579	0.24 ; p = 0.629	0.00 ; p = 0.951
Précision				
TD	(1,30)	17.87 ; p < 0.000	19.83 ; p < 0.000	0.00 ; p = 0.982
TD+TD ²	(1,29)	3.95 ; p = 0.056	1.03 ; p = 0.319	6.69 ; p = 0.015
TD+TD ² +TD ³	(1,29)	0.06 ; p = 0.809	0.00 ; p = 0.996	0.05 ; p = 0.831

Tableau 7 - IV.B1.1. Étude de régression hiérarchique. Résultats de comportement obtenus par régression hiérarchique multiple sur la TR ou la précision en fonction de la TD. TD : distance temporelle ; SIM/DIFF : contexte identique / différent ; df. : degrés de liberté.

IV.B1.5b. IRMf

IV.B1.5b.1 Analyses univariées

Sur la base des résultats comportementaux, j'ai étudié l'effet de la TD sur l'activité cérébrale dans la condition SIM, en utilisant deux contrastes différents. Ceux-ci correspondaient à l'effet linéaire de la TD et à l'effet de la composante quadratique uniquement. Les poids de contraste sont illustrés dans les deux premiers graphiques de la **Figure 36 – IV.B1.3 panel A**. Le contraste linéaire n'a révélé aucune activation significative, tandis que le contraste quadratique n'a mis en évidence que deux clusters d'activation significatifs. Ceux-ci étaient situés dans le précuneus et dans le sillon temporal supérieur postérieur droit (pSTS).

Les panels B-C de la **Figure 36 – IV.B1.3** montrent l'emplacement anatomique des deux clusters et les estimations des paramètres correspondants pour les 32 TD dans la même condition.

Dans les deux régions, le signal BOLD affichait un profil en forme de U inversé, avec les activations les plus important dans les TD intermédiaires (correspondant à environ 10-15 min), tandis que l'activité était plus faible avec des TD longs (>20 min) et dans les TD courts (< 5 min).

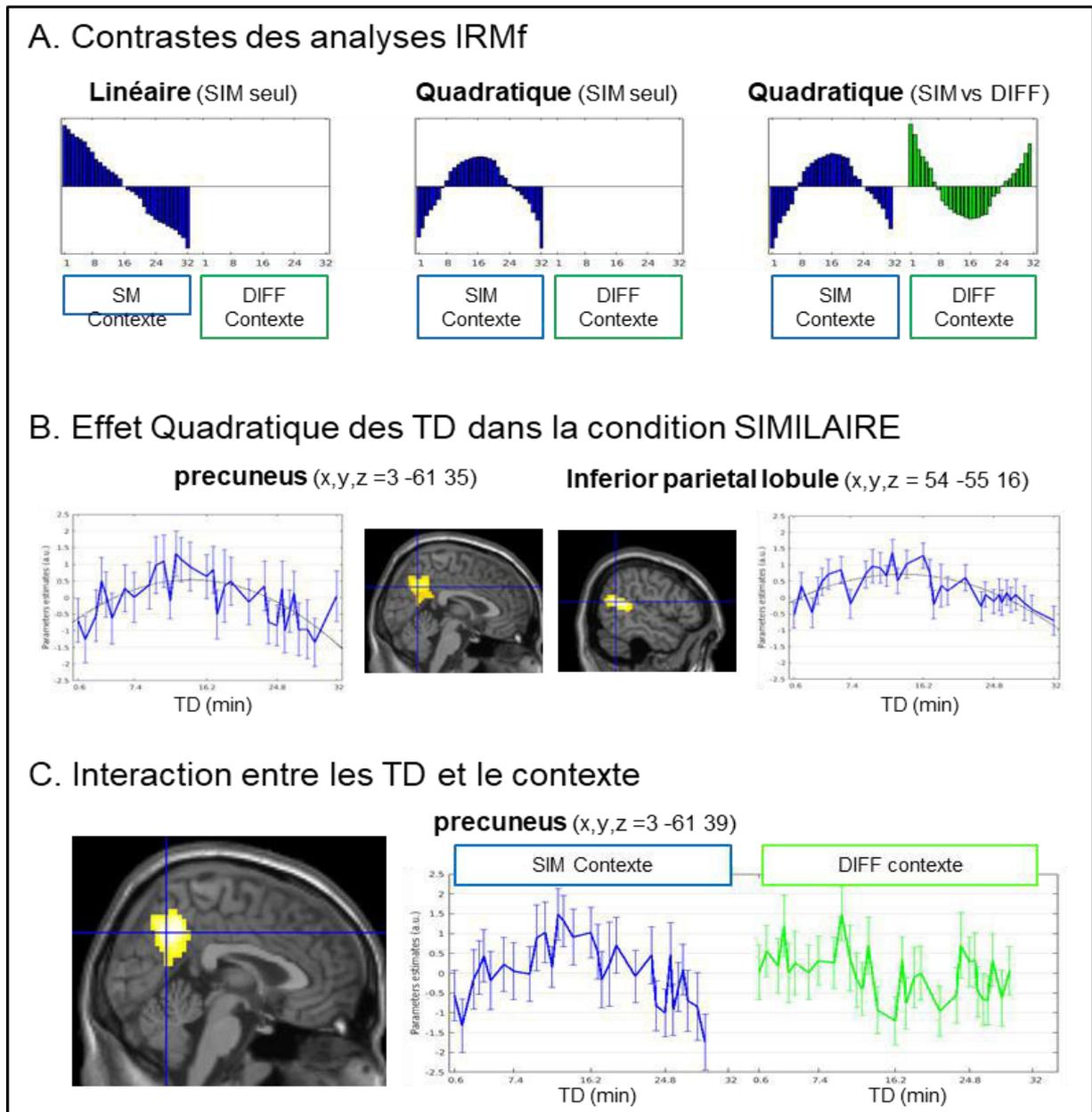


Figure 36 - IV.B1.3: Contrastes et Résultats IRMf univariées. Résultats IRMf de l'étude B1. A) Les graphiques présentent une illustration des contrastes utilisés pour étudier l'effet de la TD (distance temporelle) : selon la composante linéaire dans la condition SIM seulement ; composante quadratique (SIM seulement), en enlevant la composante linéaire ; et le contraste différentiel utilisé pour comparer l'effet quadratique de la TD dans les conditions SIM et DIFF. Il convient de noter que le dernier contraste (cf. également encadrer C) ne prenait en compte que 31 TD pour chaque condition de scénario (c'est-à-dire que les pondérations de la TD la plus longue étaient fixées à zéro ; voir aussi le texte principal). B) Effets significatifs de TD quadratique pour la SIM condition, dans le précuneus et le sillon temporal supérieur postérieur droit (pSTS), et les diagrammes de signaux correspondants en fonction de la TD (ajustement quadratique indiqué par des lignes pointillées noires) C) Interaction entre le TD quadratique et le scénario dans le précuneus, considérant 31 TD pour chaque ligne de scénario. Les clusters sont affichés au niveau $p\text{-FWE-corr.} = 0.050$ (la taille du cluster étant définie au niveau voxel $p\text{-unc.} : 0.005$).

Les graphiques montrent également la courbe non linéaire, qui est la mieux adaptée pour les TD (voir ligne pointillée noire). Cela a mis en évidence que, dans le précuneus, les données BOLD s'écartaient sensiblement de l'ajustement quadratique dans la toute dernière case (c.-à-d. la TD la plus longue). Ceci a été confirmé par l'examen de l'ajustement quadratique qui a révélé que dans le dernier intervalle, l'erreur était supérieure à deux fois l'écart-type des résidus. Sur la base de cette observation, la dernière TD a été exclue de l'analyse qui suivait lors de la vérification de l'interaction entre la TD et les contextes.

J'ai ensuite comparé l'effet de la TD entre les deux conditions SIM et DIFF en multipliant par « 1 » les poids des contrastes linéaire et quadratique (Figure 36 – IV.B1.3, panel A, graphique sur la droite montrant le contraste « d'interaction quadratique »). La comparaison à l'aide de la TD linéaire n'a pas révélé d'effet significatif, tandis que le contraste considérant la quadratique a montré un effet significatif dans le précuneus. Cet effet est illustré à la Figure 36 – IV.B1.3 panel C, qui montre le cluster significatif dans le précuneus et la courbe de signal avec l'effet de la TD dans les deux conditions SIM et DIFF. Les estimations des paramètres soulignent que l'effet quadratique trouvé dans la condition SIM n'était pas présent dans la condition DIFF.

		<i>p-FWE corrigé</i>	<i>Taille Cluster</i>	<i>x</i>	<i>y</i>	<i>z</i>	<i>Z-valeur</i>
Analyses univariées							
TD – Quadratique (SIM)	Precuneus	0.001	267	3	-61	35	3.70
	AG/pSTS droit	0.003	228	54	-55	16	4.71
TD – Quadratique x Contexte	Precuneus	< 0.001	380	3	-61	39	4.00
Effet du contexte (SIM > DIFF)	AG/pSTS droit	0.001	277	57	-52	16	6.10
	IFG droit	< 0.001	338	42	11	28	5.78
Analyses multivariées							
TD – Linéaire (SIM)	Precuneus	0.002	189	9	-61	54	4.43

	AG/pSTS droit	0.053	99	60	-52	12	3.71
--	---------------	-------	----	----	-----	----	------

Tableau 8 - IV.B1.2. : Résultats d’Imagerie fonctionnelle. Analyses univariées et multivariées. Les valeurs *p* sont corrigées pour les comparaisons multiples au niveau du cerveau entier (correction au niveau des clusters, la taille des clusters étant définie au niveau des voxels *p*-unc. = 0,005). La taille des clusters est exprimée en voxels. TD : distance temporelle ; SIM/DIFF : même contexte / contextes différents. pSTS : sillon temporal postérieur supérieur ; AG : gyrus angulaire ; IFG : gyrus frontal inférieur.

Afin d'examiner plus avant l'implication du contexte dans la récupération de la distance temporelle, j'ai aussi testé l'effet principal du contexte SIM et DIFF, sans tenir compte des TD. J'ai d'abord comparé les conditions SIM > DIFF et révélé deux clusters significatifs situés dans la partie postérieure du sillon temporal supérieur droit (pSTS) et dans la partie postérieure du gyrus frontal inférieur droit (IFG), **Tableau 8 – IV.B1.2.** Le contraste inverse (DIFF > SIM) n'a révélé aucune activation significative.

Ces résultats montrent que les distances temporelles influent à la fois sur l'activité dans le précuneus et sur le comportement (TR et précision), y compris les effets non linéaires analogues sélectivement dans la condition SIM (voir **Figure 35 – IV.B1.2** et **Figure 36 – IV.B1.3**). Il est donc possible que les résultats dans le précuneus reflètent simplement des performances de récupération différentes, en fonction des TD et du contexte. Par conséquent, en tant qu'analyse de contrôle, nous avons généré de nouveaux contrastes basés sur l'exactitude de la récupération, pour chaque TD et pour les deux scénarios, et nous avons vérifié toute relation linéaire (positive ou négative) entre le BOLD et la précision. Ces contrastes de contrôle n'ont pas montré d'activation significative, ce qui indique que la performance comportementale différentielle est une explication peu probable des effets que nous rapportons dans le précuneus.

En résumé, ces analyses IRMf univariées ont révélé que l'activité dans le précuneus - et, dans une certaine mesure, dans le pSTS droit - correspondait étroitement aux effets observés au niveau comportemental, avec un effet non linéaire reflétant une interaction « TD x contexte », avec une activation maximale des TD intermédiaires et en particulier dans la condition identique (SIM).

IV.B1.5b.2. Analyses multivariées

Pour approfondir l'étude de l'impact de la TD sur l'activité BOLD, nous avons utilisé une approche multivariée (RSA : *Representational Similarity Analysis*) pour évaluer si l'encodage des distances temporelles est représenté en termes de pattern d'activité dans le cerveau.

En premier, nous avons étudié les modèles multi-voxels dans la condition identique (SIM). Contrairement aux analyses univariées présentées ci-dessus, les effets significatifs ont été trouvés pour le modèle basé sur la représentation linéaire des distances (linéaire RDM), alors que le modèle basé sur la représentation quadratique n'a montré aucun effet significatif après correction pour des comparaisons multiples. L'analyse RDM linéaire a révélé un cluster significatif situé dans le précuneus (voir **Figure 37** – IV.B1.4), ainsi qu'un effet dans le pSTS droit (voir **Tableau 8** – IV.B1.2)

Étant donné l'effet significatif dans le précuneus pour la condition identique (SIM), nous avons vérifié si cette même région contient une représentation connexe (c.-à-d. linéaire) des patterns d'activité pour la condition DIFF. Nous avons examiné les patterns d'activité des 32 TD de la condition DIFF, en ciblant spécifiquement les 100 voxels où nous avons détecté l'effet le plus significatif dans la condition SIM (analyse ROI, en utilisant la méthode linéaire RDM). Au niveau du groupe, le T-test unilatéral sur les coefficients transformés de Fisher a révélé une tendance statistique ($T(18) = 1.35$; $p = 0.097$), qui appuie la notion de

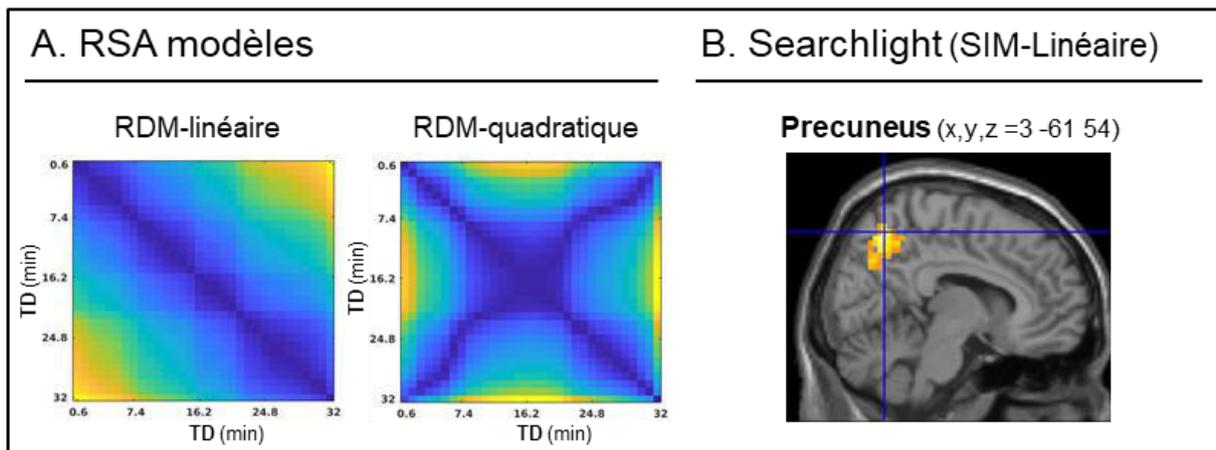


Figure 37 - IV.B1.4 : Résultats IRMf multivariée. A droite, l'illustration des deux RDM (*Representation Dissimilarity Matrix*) utilisés pour évaluer l'activité multivariée liée soit au TD linéaire, soit au TD quadratique, ayant supprimé la composante linéaire (voir aussi comportement et IRMf univariée). B) L'analyse de la RSA avec le searchlight sur le cerveau entier à l'aide du modèle linéaire-RDM a révélé un cluster d'activation significatif dans le précuneus pour la même condition. Une analyse ciblée du précuneus, qui tient maintenant compte de la condition DIFF, suggère que cette représentation linéaire des TDs est indépendante du contexte/scénario (tendance statistique seulement, voir texte principal). Cluster significatif affiché à p -FWE-corr. = 0.050 (niveau cluster, niveau voxel p -unc. = 0.005).

représentation indépendante du contexte des TD dans le précuneus.

En résumé, l'étude démontre que l'effet de la distance temporelle (TD) dépend du contexte / scénario. Ce qui est conforme à la contribution et l'intégration de la sémantique de haut niveau durant le rappel du moment (dimension : « Quand »), appuyant la perspective constructiviste de la mémoire. Cela affecte l'activité dans précuneus (conforme au modèle situationnel du réseau PM ; Inhoff & Ranganath, 2017; Ranganath & Ritchey, 2012; Ritchey et al., 2015 et voir I.E3. Modèle AT/PM). Cependant, les analyses MVPA montrent également un effet de revêtement indépendant du contexte, qui est plutôt conforme à une perspective chronologique (Friedman, 1993, 2004). Des interprétations possibles des effets temporels/chronologiques et contextuels vont être ciblées dans la discussion générale de la thèses (voir Partie V. Discussion Générale)

IV.B2. Effet du contexte sur le rappel de la distance temporelle dans des modalités d'encodage écologique

IV.B2.1. Objectifs

La tâche de *jugement de l'ordre temporel* appliqué sur des matériaux écologiques met en avant des processus de rappel de nature à la fois restructurants et chronologiques lorsque le contexte est cohérent et similaire spécifiquement (voir résultats de l'étude B1). De plus, l'activité BOLD corrélée pointe l'engagement spécifique du précuneus (Réseau PM ; Inhoff & Ranganath, 2017; Ranganath & Ritchey, 2012; Ritchey et al., 2015; voir I.E3. Modèle AT/PM). Dans l'optique d'étudier finement l'impact des contextes d'encodage écologiques dans les processus de rappel de la dimension temporelle, l'étude B2 propose de manipuler et comparer les réponses comportementales des matériaux écologiques d'une part et « classiques » d'autre part en reprenant le paradigme de jugement de l'ordre temporel. La manipulation expérimentale de « contexte » est donc représentée par la modalité d'encodage : Réalité Virtuelle (III.C. Encodage Réalité Virtuelle (RV)), Vie Quotidienne (III.D. Encodage Vie Quotidienne (VQ)) et Laboratoire (III.A Encodage Laboratoire (LAB)).

En considérant que la richesse et la complexité des modalités d'encodage renforcent les liens inter-dimensionnelle du souvenir, je suppose que le rappel de l'ordre temporel (« **Quand** ») des objets (« **Quoi** ») sera modulé dans un contexte riche et écologique (RV et VQ) comparativement à un contexte plus simple (LAB). Dans la même optique, je suppose que le rappel d'un *Endroit associé* à un événement *Objet* d'un épisode présentera une performance de jugement accrue, en conséquence du fait que les éléments contextuels différents sont intégrés en un même épisode comparativement au rappel d'un *Endroit non associé*. Cela plus encore dans les modalités d'encodage écologique (RV et VQ comparativement à LAB). On propose donc une tâche de jugement de l'ordre temporel (« **Quand** ») basée sur la présentation d'Endroits (« **Où** ») représentatifs des épisodes plutôt que présenter les Objets, dans les trois contextes d'encodage composés de la présentation d'*Endroits associés* à un objet (« **Où associés** ») et d'*Endroits non associés* (« **Où non-associés** »).

Si les performances des réponses comportementales sont modulées en fonction du niveau de naturalisme du contexte d'encodage, cela soutient l'implication du contexte dans la reconstruction multidimensionnelle des épisodes mnésiques. La tâche avec scènes associées

ou non-associées à un objet précisera l'impact des relations inter-dimensionnelles dans le rappel des épisodes selon des processus reconstructifs.

IV.B2.2. Procédure & Participants

L'étude B2 est composée de trois modalités d'encodage, Réalité Virtuelle (RV), Vie Quotidienne (VQ) et Laboratoire (LAB), voir **Figure 18** – III.1. Elle est composée des mêmes participants de l'étude A1. Les tâches présentées ici ont été effectuées directement à la suite des tâches de l'étude A1. Pour chaque modalité d'encodage, on a donc 20 participants différents pour trois modalités d'encodage (soit $3 \times 20 = 60$ participants ; RV : 22 à 40 ans, 9 femmes ; VQ : 18 à 31 ans, 12 femmes ; LAB : 20 à 32 ans, 15 femmes), voir aussi Fig. II.1. Tous étaient droitiers et avaient une vision normale ou corrigée. Aucune déficience neurologique ou dysfonction cognitive n'a été signalée et tous les participants ont donné leur consentement par écrit. L'étude a été approuvée par le CPP (CPP OUEST II, France, A02558-45), conformément à la Déclaration d'Helsinki, et autorisée par la CNIL (réf. : MMS/OTB/AR186736).

L'expérience comprend deux tâches de jugement de l'ordre temporel des événements qu'on nomme **TOobj** et **TOloc** : « TOobj » propose d'étudier la distance temporelle entre les *Objets (Quoi)* d'un épisode mnésique et la tâche « TOloc » est également une tâche de jugement de l'ordre temporel basé sur les Endroits (**Où**), et contenant deux conditions décrites ci-après (ev-TOloc / noe-TOloc : endroits associé/non-associé). Les deux épisodes à évaluer sont distancés l'un de l'autre par des distances temporelles variables, que nous désignons comme « TD » (voir aussi étude B1).

IV.B2.3. Tâche

Les participants ont donc effectué les deux tâches de *jugement de l'ordre temporel* l'un à la suite de l'autre (4 minutes TOobj et 8 minutes TOloc).

TOobj – Distance Temporelle entre Objets

La tâche TObj consiste à décider lequel des deux objets présentés pendant la phase de rappel est apparu en premier lors de la phase d'encodage. La tâche comprenait 30 essais. À chaque essai, on a présenté au participant les images de deux objets qu'il avait vus lors de l'encodage (voir **Figure 38** – IV.B2.1). Les images ont été montrées côte à côte et le participant devait décider lequel des deux objets avait été vu en premier pendant l'encodage. L'instruction de tâche (« Vu en premier ? ») était affichée au-dessus des deux objets et les réponses étaient faites avec les boutons gauche et droite du clavier. L'affichage a été présenté pendant quatre secondes, suivi d'un intervalle variable entre les essais (deux-trois secondes). En outre, la distance temporelle entre les deux objets (TD) présentés lors du rappel a varié de façon paramétrique entre les essais (voir la section « analyse » ci-dessous).

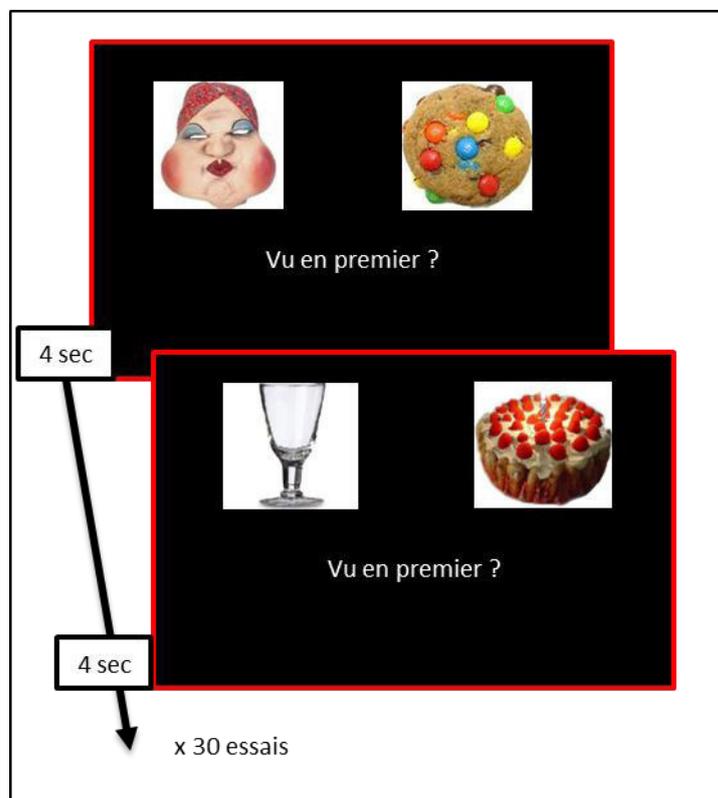


Figure 38 - IV.B2.1 : Tâche de jugement de l'ordre temporel des objets (TOObj). Deux images d'objets (Quoi ?) sont présentées, votre tâche est de décider lequel des deux objets vous avez vu en premier durant la phase d'encodage. Le premier des deux protocoles utilisés pour la phase de rappel de les études B2 et B3. Il s'agit d'une tâche de jugement de l'ordre temporel des épisodes. Les indices présentés sont des objets associés à un épisode encodé.

TOloc – Distance Temporelle entre Endroits (associés ou non-associés avec les objets)

La tâche est similaire, mais basée sur deux types de lieux fréquentés durant la phase d'encodage. Deux *Endroits* étaient présentés, un *Endroit* était *associé* à l'occurrence d'un événement (présentation d'un objet, condition : ev-TOloc) pendant la phase d'encodage,

tandis que l'autre était un *Endroit* associé à aucun événement (condition : noe-TOloc), voir **Figure 39** – IV.B2.2. À noter que les deux endroits ont été fréquentés / vus durant la phase d'encodage.

Les 60 essais de la tâche TOloc proposaient la présentation de deux images de lieux affichées côte à côte. Dans les différentes groupes, pendant le rappel les images présentées varient selon la modalité d'encodage : RV, un instantané pris durant la navigation dans la ville virtuelle ; LAB : également des images de la ville virtuelle (mais ces sujets n'avaient pas exploré la ville; simple appariement des images de lieux et d'objets lors de l'encodage); VQ : des images issues de l'application Google Street View ; voir aussi la Partie III. Phase d'Encodage pour les détails des procédures d'encodage.

Pour la moitié des essais, les deux images représentaient des lieux associés à un événement (**ev-TOloc**), tandis que dans les 30 autres essais, elles représentaient des lieux fréquentés durant l'encodage qui n'étaient associés à aucune présentation d'objet (**noe-TOloc**). La différence entre la condition ev-TOloc et noe-TOloc constitue une manipulation du rappel d'événements à la fois dans un contexte enrichi, mais permet également d'étudier le rappel d'association contextuelle : En l'occurrence, « Quoi et Où » en fonction de « Quand ».

Pour les 30 essais de la condition ev-TOloc, la distance temporelle entre les événements encodés était la même que celle utilisée pour la tâche TOobj. Pour les essais noe-TOloc, la sélection des paires d'images a été faite dans le but d'obtenir une gamme de distances temporelles comparables à celles utilisées pour les essais ev-TOloc. Pour cela, pour chaque sujet, l'appariement entre les images de lieu sans événement a été répété jusqu'à ce que l'ensemble des distances temporelles correspondantes ne soient pas significativement différentes de celles obtenues pour les essais ev-TOloc ($p > 0,5$). L'ordre de présentation des essais ev-TOloc et noe-TOloc a été mélangé et randomisé. Les images des lieux ont été affichées pendant quatre secondes, ainsi que l'instruction de tâche (« Vu en premier ? »). Les

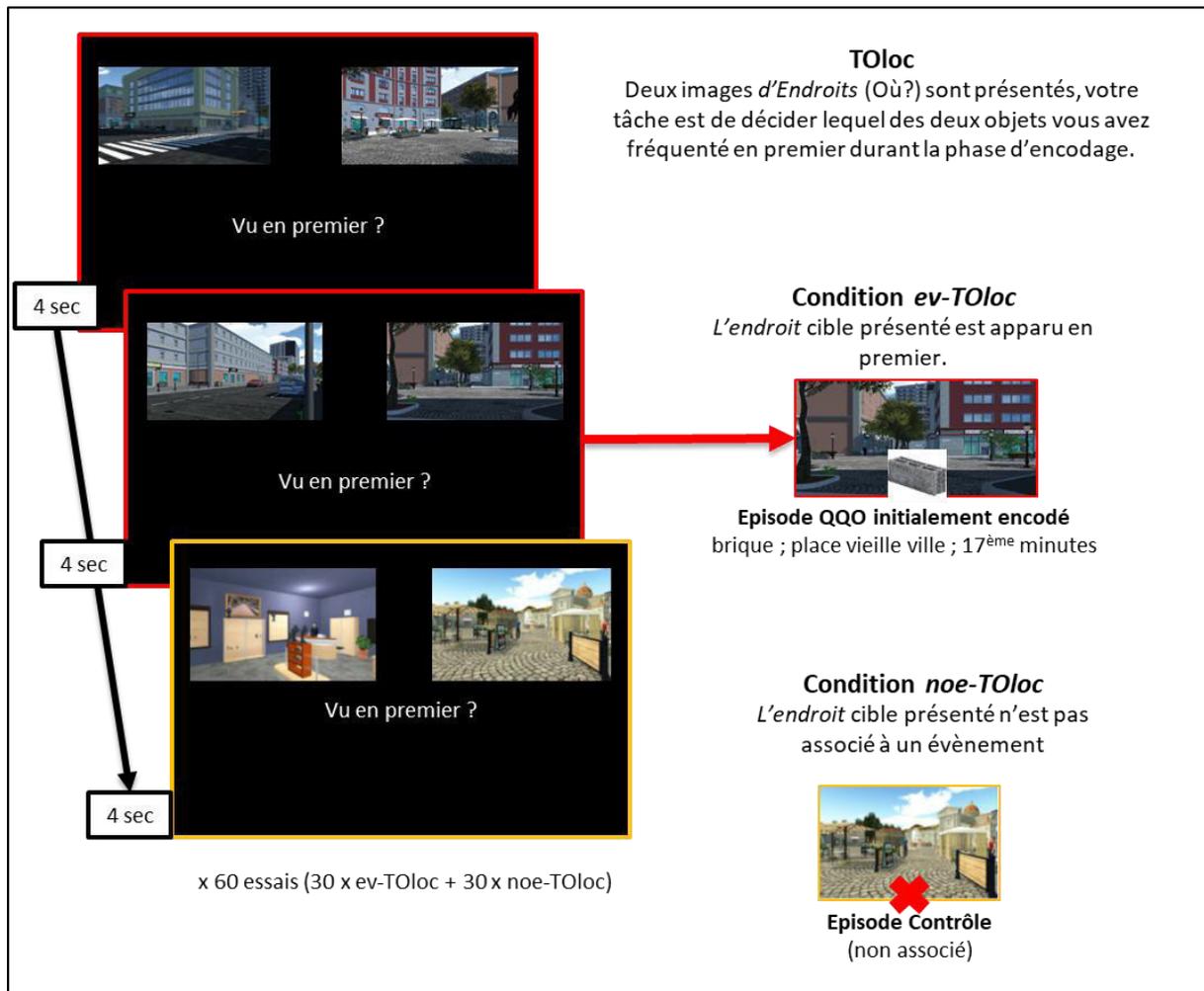


Figure 39 - IV.B2.2: Tâche de jugement de l'ordre temporel des lieux (TOLoc). Le second protocole des deux subis par les participants dans les études B2 et B3. Il s'agit également d'une tâche de jugement de l'ordre temporel qui présente deux images de lieux qu'il faut discriminer en fonction de celui qui a été fréquenté en premier. Elle se décline en deux conditions : ev-Toloc qui présente deux lieux qui correspondent chacun à un épisode effectivement encodé durant la phase d'encodage, puis la condition noe-Toloc qui présentent des lieux non associés à l'occurrence d'un objet

participants ont répondu en appuyant sur les boutons gauche/droite. L'intervalle entre les essais était de 2 à 3 secondes.

IV.B2.4. Analyses

Précision & Performance

Nous avons d'abord comparé la précision des participants dans les deux tâches : TOobj, ev-Toloc et noe-Toloc, et ce, dans les trois contextes d'encodage. Nous avons produit une analyse de la variance de la moyenne sur la récupération correcte de l'ordre temporel entre les modalités RV, VQ et LAB. Les analyses de la variance ont été effectuées à l'aide de SPSS v21.

Similarité Temporelle

Pour chaque participant, nous avons évalué la relation entre les temps de réaction lors du jugement de l'ordre temporel (TR) et la « *similarité temporelle* » (ST) des deux épisodes. Le but étant de pouvoir comparer les études ayant chacune une très grande différence de délai de rétention entre l'encodage et la phase de rappel. La *similarité temporelle* tient compte à la fois de la distance temporelle entre les deux épisodes durant l'encodage, ainsi que du temps écoulé entre l'encodage des épisodes et leur rappel (voir **Tableau 9** – IV.B2.1).

Modalité d'Encodage	Durée d'Encodage	Intervalle de rétention	TO tâches	
			TD	ST
RV	42 mins	22 h - 30 h	30 sec - 42 mins	0.33 - 0.98
VQ	3 days - 17 jours	3 h - 13 jours	6 mins - 17 jours	0.26 - 0.99
LAB	15 mins	12 mins - 23 mins	7 sec - 15 mins	0.33 - 0.99

Tableau 9 - IV.B2.1. Durées d'encodage et de rétention en RV, VQ et LAB. Résumé des durées d'encodage, de rétention et valeurs de la similarité temporelle (ST) des épisodes, calculées à partir des distances temporelles (TD) et des intervalles de rétention, pour les trois différents contextes d'encodage.

Par exemple, deux événements séparés par une distance temporelle fixe (p. ex. 10 min) seront plus « similaires » (ST élevé) s'ils se sont produits longtemps avant le rappel, comparativement à deux événements ayant la même distance mais se produisant plus près du moment du rappel (ST inférieur). Les ST ont été calculés selon le modèle SIMPLE (Brown et al., 2007; Neath & Brown, 2006) :

$$ST_{i,j} = \left(\frac{T_i}{T_j}\right)^c \text{ avec } T_i < T_j$$

Où T_i et T_j sont les délais de rétention entre l'encodage et la récupération pour la paire d'épisodes présentés « i » et « j ». « c » est une constante de puissance qui a été calculée ici comme l'inverse de la plage de T_i et T_j transformés en logarithme (voir Neath & Brown, 2006). Les ST prennent des valeurs comprises entre 0 et 1 indépendamment de la plage des distances temporelles et des délais de rétention. Cela nous a permis de comparer directement la relation entre TR et ST (pentes de régression) dans les plages de temps très différentes qui caractérisent les trois modalités d'encodage. Après le calcul du ST associé à chaque essai, j'ai utilisé une régression robuste implémentée dans Matlab 2017a pour

obtenir la relation entre la similarité temporelle et les temps de réaction pour chaque participant de chaque modalité.

Enfin, on se demande si, dans l'ensemble, il y avait un effet de la TD au niveau du groupe en mettant en commun les données des trois expériences. Nous avons évalué la moyenne des pentes de régression linéaire dans chaque modalité (différente de 0). Nous avons produit des analyses de la variance comparant l'effet de ST dans les différents contextes (RV, VQ et LAB), pour les différentes tâches (Toobj, ev-TOloc, noe-TOloc).

IV.B2.5. Résultats

Nous comparons d'abord la précision des participants de la tâche dans les trois contextes d'encodage, dans la condition TObj, puis dans les conditions ev-Toloc et noe-Toloc.

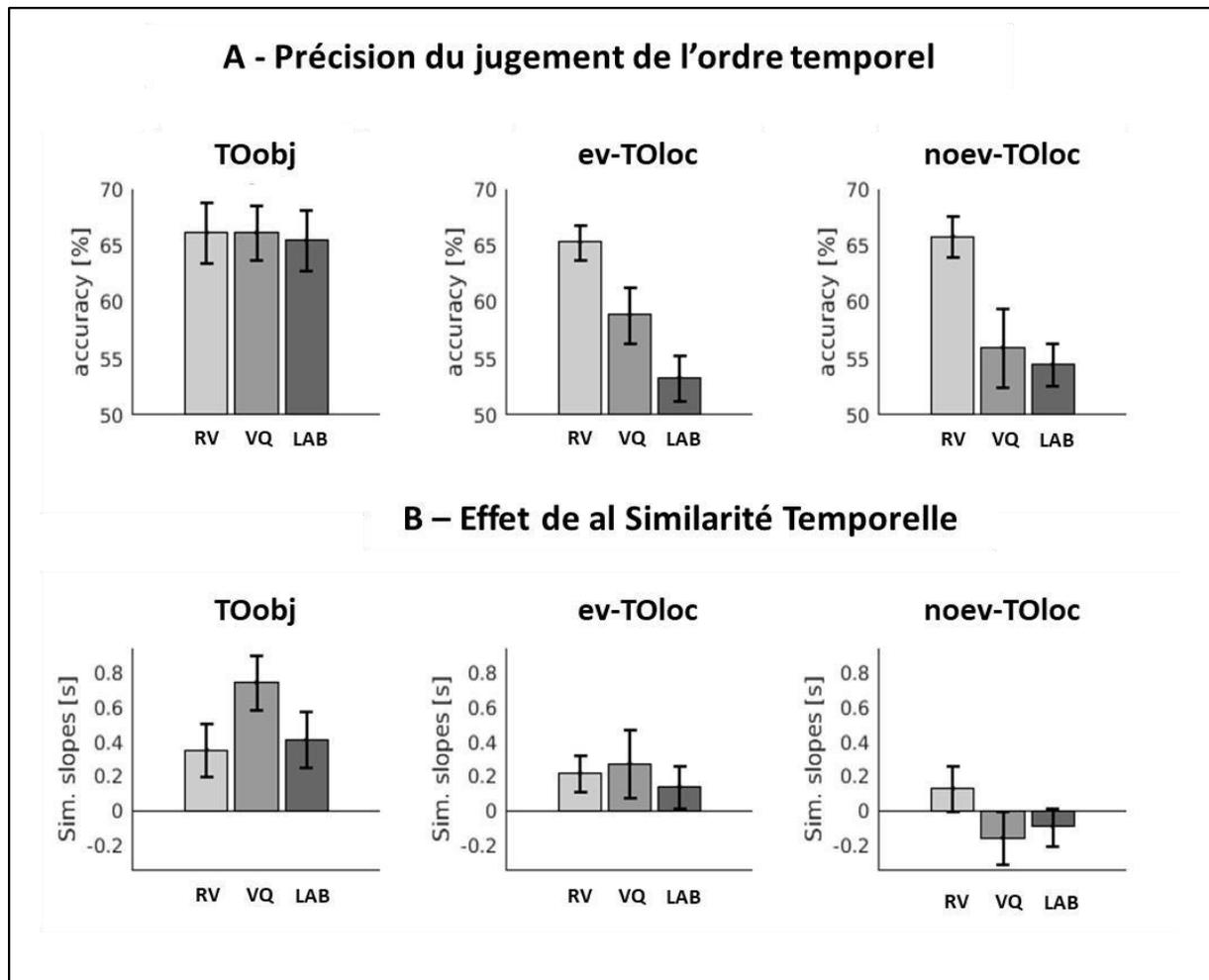


Figure 40 - IV.B2.3: Précision et Similarité Temporelle. La première colonne présente les résultats de la précision moyenne du rappel des objets (% réussite) et la valeur moyenne des pentes (similarité temporelle) dans la tâche de jugement de l'ordre temporel avec les indices objets (TObj). Les deux colonnes suivantes présentent les résultats dans les deux conditions de la tâche TLoc. La colonne du milieu présente les résultats lorsque les endroits présentés sont associés à un épisode, et la dernière colonne à ceux qui ne sont pas associés.

TObj : Précision

Dans la tâche TObj, le taux de précision des participants pour le rappel de l'ordre temporel des Objets de l'épisode sont tous au-dessus du seuil 50% de la chance ($p < 0.050$) dans l'ensemble des trois contextes d'encodage. Cependant les résultats de l'analyse de la variance de la moyenne sur le rappel correct de l'ordre temporel ne sont pas significativement différents entre les modalités RV, VQ et LAB ($F(2.59) = 0.021$; $p < 0.979$). Le contexte d'encodage ne démontre pas d'influence sur la précision du rappel de l'ordre temporel de

l'objet d'un épisode mnésique (voir **Figure 40** – IV.B2.3, panel A, premier graphique sur la gauche).

TOloc : Précision

De la même manière que pour TOobj, on se demande si les performances sont au-delà de la chance dans les trois contextes d'encodage et dans les deux conditions ev-TOloc et noe-TOloc. En moyenne, les performances sont effectivement supérieures à la chance dans les deux conditions et les trois contextes (**Tableau 10** – IV.B2.2).

Dans la condition ev-TOloc, on constate des différences significatives des performances de la précision du rappel de l'ordre temporel en fonction du contexte d'une part et en fonction de l'association de l'endroit à un objet d'autre part (**Figure 40** – IV.B2-3, panel A, graphique au centre). La modalité RV démontre une performance de la précision accrue comparativement à la modalité LAB ($F(2,59) = 8.640$; $p < 0.001$), mais présente une différence limitée non significative par rapport à la modalité VQ ($p < 0.140$). Ce qui démontre un apport du contexte d'encodage riche et complexe comparativement à la condition en laboratoire (LAB). La modalité VQ ne présente pas de différence significative ni avec la RV, ni avec LAB ($p > 0.050$; **Tableau 10** – IV.B2.2).

Dans la condition noe-TOloc (**Figure 40** – IV.B2-3, panel A, graphique sur la droite), les résultats de l'analyse de la variance mettent à jour une différence significative dans la précision du rappel entre les contextes ($F(2,59) = 6.061$; $p < 0.004$). En effet, d'après l'analyse Post Hoc (Tukey HSD) les performances dans la modalité RV se distinguent significativement des deux autres ($p < 0.020$ RV vs. VQ ; et $p < 0.006$ RV vs. LAB).

Résultats Anova & Post-Hoc sur la Précision			
Test Anova			
		<i>df</i>	<i>F</i>
			<i>Sig.</i>
	<i>TOobj</i>	2,59	0.021
	<i>ev-TOloc</i>	2,59	8.640
	<i>noe-TOloc</i>	2,59	6.061
Post-Hoc Tests			
TOobj			
	<i>Ctx</i>	<i>Std. Erreur</i>	<i>Sig.</i>
	<i>RV</i>	VQ	3.713
		LAB	3.713
	<i>VQ</i>	LAB	3.713
ev-TOloc			
	<i>Contexte</i>	<i>Std. Erreur</i>	<i>Sig.</i>
	<i>RV</i>	VQ	2.89
		LAB	2.89
	<i>VQ</i>	LAB	2.89
noev-TOloc			
	<i>Ctx</i>	<i>Std. Erreur</i>	<i>Sig.</i>
	<i>RV</i>	VQ	3.536
		LAB	3.536
	<i>VQ</i>	LAB	3.536

Tableau 10 - IV.B2.2. Résultats étude comportementale B2. Résultat de l'étude B2 avec l'AVOVA et les analyses post-hoc sur la précision du rappel, en fonction du contexte et des différentes tâches / conditions.

Temps de réaction en fonction de ST

D'abord, j'ai évalué l'effet général de la similarité temporelle (ST) dans les trois tâches (TOobj, ev-TOloc, noe-TOloc). Pour cela, les paramètres de régression entre ST and RTs ont été mis en commun pour les trois contextes (RV, VQ, LAB) et trios T-Test ont été effectués. On constate des effets significatifs de la ST dans les tâches TOobj ($T(59) = 5.376$; $p < 0.001$) et ev-TOloc ($T(59) = 2.495$; $p < 0.020$). Cependant, l'effet n'est pas significatif dans la tâche noe-TOloc ($p > 0.500$).

Ensuite j'ai effectué trois analyses ANOVA entre les groupes pour évaluer les différences possibles entre les contextes de codage (RV, VQ, LAB), séparément pour les trios tâches. Les résultats n'ont pas révélé d'effets significatifs (tous $p > 0,05$). Cela suggère que, quel que soit le contexte, la similarité temporelle a modulé la récupération de l'ordre temporel de l'objet (Quoi) et des lieux (Où), mais uniquement lorsque le lieu était associé à « l'événement

épisodique » (c'est-à-dire lorsqu'un objet était associé à *l'Endroit*), voir **Figure 40** – IV.B2.3, panel B.

En résumé, les résultats de l'expérience comportementale B2 ont montré que la similarité temporelle entre deux événements affecte le temps qu'il faut pour juger de leur ordre temporel (voir aussi Kwok et al., 2012 et voir IV.B. Ordre temporelle (Axe B)). Le but de l'étude était d'évaluer si les facteurs contextuels associés au type/contexte de l'encodage affecteraient cette relation. Les résultats ont montré que la ST affectait non seulement le jugement de l'ordre temporel de l'objet (Quoi), mais aussi de l'emplacement correspondant. Il est important de noter que la similarité temporelle n'a pas eu d'incidence sur le même jugement d'ordre temporel qui utilise des images correspondant à des lieux visités ou vus, mais où aucun événement n'a eu lieu (c.-à-d. la condition de noe-Toloc).

Ces résultats sont conformes à l'opinion selon laquelle les dimensions Quoi-Quand-Où d'événements spécifiques sont stockées de manière intégrée, ce qui permet des processus de recherche ciblant l'épisode dans son ensemble, plutôt qu'une seule dimension spécifique de l'événement. Néanmoins, contrairement à mes attentes initiales, ces liens entre les dimensions des épisodes encodés semblaient être présents quel que soit le niveau de naturalisme du contexte d'encodage : c'est-à-dire qu'ils n'étaient pas spécifiques aux conditions de vie et aux conditions réelles RV et VQ.

IV.B3. Codage neurale de l'effet de la distance temporelle sur des épisodes mnésiques en RV.

IV.B3.1. Objectifs

Considérant les résultats comportementaux de l'étude B2. J'ai entrepris d'étudier la modulation possible de l'effet de la distance temporelle dans le précuneus (voir aussi résultats de l'étude B1), tandis que les participants récupéraient l'ordre temporel entre deux événements en fonction des Objets (Quoi) ou de l'Endroit (Où - images de scènes). En particulier, j'ai ciblé les résultats intéressants de l'étude B2, en montrant que l'effet de la distance temporelle est conservé uniquement dans les conditions TOobj et ev-TOloc. Ce qui suppose l'existence d'un renforcement des liens inter dimensionnelles de l'épisode mnésique qui serait inhérent au contexte. Par conséquent, on espère d'abord répliquer l'effet de la distance temporelle dans le précuneus pour la tâche TOobj. Puis on peut supposer que le rappel de l'ordre temporel des *Endroits/Associés* (ev-TOloc) présentera une activité cérébrale dans le précuneus accrue comparativement aux Endroits non associés (noe-TOloc).

IV.B3.2. Participants

L'étude B3 est effectuée par les mêmes participants de l'étude A2 avec une modalité d'encodage en RV. Un participant n'a pas pu réaliser la tâche pour des raisons techniques, laissant un total de 19 participants (Âge : 19 à 31 ans, 13 femmes). Ils ont réalisé les tâches directement à la suite de la session IRM de l'étude A2. Tous étaient droitiers et avaient une vision normale ou corrigée. Aucune déficience neurologique ou dysfonction cognitive n'a été signalée et tous les participants ont donné leur consentement par écrit. L'étude a été approuvée par le CPP (CPP OUEST II, France, A02558-45), conformément à la Déclaration d'Helsinki, et autorisée par la CNIL (réf. : MMS/OTB/AR186736).

IV.B3.3. Tâches

L'étude propose une modalité d'encodage en réalité virtuelle (RV) suivi d'une phase de rappel 24 heures après, effectuée durant un scan IRMf. Nous reprenons le protocole de l'étude B2, à savoir deux tâches de jugement de l'ordre temporel des événements qu'on nomme TOobj et TOloc : « TOobj » propose d'étudier la distance temporelle entre les objets d'un épisode mnésique et la tâche « TOloc » propose quant à elle d'étudier la distance temporelle entre

deux *Endroits* fréquentés par les participants durant l'encodage. La tâche TOloc contient deux conditions : la condition présentant des Endroits/Associés (ev-TOloc) et une condition avec des Endroits/Non associés (noe-TOloc) à des objets-événements durant l'encodage.

IV.B3.4. Analyses

IV.B3.4a. Comportement

On s'intéresse à analyser les réponses comportementales qui corroborent les résultats de l'étude B2. À savoir, vérifier que l'effet de la distance temporelle sur les temps de réaction (et/ou la précision) durant le rappel de l'ordre temporel, est supérieur dans les tâches TOobj et TOloc avec les événements associés (ev-TOloc) comparativement à la TOloc avec des événements non associés (noe-TOloc). Pour les comportements et l'IRMf, nous avons classé les TD et utilisé des valeurs symboliques de 1 à 30 comme prédicteurs de la distance temporelle pour les trois conditions différentes (TOobj, ev-TOloc et noe-TOloc). Sur le plan comportemental, j'effectue des régressions hiérarchiques pour évaluer l'effet de la TD sur la TR et la précision séparément pour les trois conditions (comme dans l'étude B1). J'ai aussi comparé directement les conditions ev-TOloc et noe-TOloc en effectuant une régression hiérarchique sur les différences de TR et de précision entre ces deux conditions.

IV.B3.4b. IRMf

Les acquisitions IRMf ont suivi les tâches de l'étude A2, et reprennent donc les paramètres de preprocessing de cette dernière (voir IV.A2.4b. IRMf). Pour cette présente étude et pour chaque participant, on a acquis deux sessions d'IRMf, comprenant 113 volumes (4 minutes) pour la session TOobj et 222 volumes pour la session TOloc (8 minutes).

Les analyses des données d'imagerie ont suivi une approche standard en deux étapes : des analyses de premier niveau estimant les effets d'intérêt pour chaque sujet, suivies d'analyses de deuxième niveau pour inférence statistique au niveau du groupe (Friston et al., 2002a; Friston et al., 2002b; Penny & Holmes, 2007).

Tâche TOobj

Dans la tâche TOobj, l'analyse de premier niveau modélise les 30 essais opérés dans la tâche par chaque sujet. Chaque événement est modélisé à partir du début de l'événement pour

une durée de quatre secondes de présentations des stimulations. La modélisation des événements était convoluée avec la fonction de réponse hémodynamique d'SPM12. Les six paramètres de mouvement de la tête ont constitué des prédicteurs sans intérêts. Les prédicteurs sont classés par ordre croissant de la distance temporelle. Ce qui donne un total de 30 prédicteurs d'intérêt au premier niveau. Les images bêta correspondantes sont saisies dans le deuxième niveau selon une ANOVA à mesure répétée qui modélise les 30 TD en plus de l'effet du sujet.

Dans l'ANOVA de second niveau, pour évaluer l'effet de la distance temporelle, et à partir des résultats des études précédentes, j'ai produit deux contrastes : l'un décrivant les effets linéaires des TD et un pour l'effet quadratique. Pour l'inférence statistique, j'ai d'abord considéré l'ensemble du cerveau comme volume d'intérêt (FWE p -corr. < 0.050, cluster estimé au voxel-level threshold de p -unc. = 0.005). Ensuite, étant donné nos prédictions très spécifiques concernant l'effet de la TD dans le précuneus (voir Kwok et al., 2012 et étude B1 ci-dessus), nous avons ciblé spécifiquement cette région, en utilisant la procédure de correction de petit volume (Worsley et al., 1996). Plus précisément, nous avons considéré une sphère de 8 mm de rayon, centrée sur le maximum de l'activité du précuneus observée dans l'étude B1 (à noter que cette donnée est totalement indépendante du jeu de données actuel).

Tâche TOloc

Dans la tâche TOloc, l'analyse de premier niveau modélise l'ensemble des 60 essais opérés par les participants. Ils sont classés par ordre croissant de la distance temporelle et sont séparés selon la condition ev-TOloc, suivi de noe-TOloc. Pour les deux conditions, chaque événement est modélisé à partir du début de l'événement pour une durée de quatre secondes de présentations des stimulations. La modélisation des événements est convoluée avec la fonction de réponse hémodynamique d'SPM12. Les six paramètres de mouvement de la tête ont constitué des prédicteurs sans intérêt. Ce qui génère 30 images d'intérêts correspondants aux événements de la condition ev-TOloc, allant du TD la plus courte jusqu'à la TD la plus longue. Puis les 30 conditions d'intérêt suivantes correspondent aux essais de la condition noe-TOloc. Le modèle contient au total 60 prédicteurs d'intérêt pour la session IRMf.

Les images correspondantes entrées dans le deuxième niveau ont répété une ANOVA qui modélise les 60 conditions (30 TD x 2 tâches), plus l'effet du sujet. Là encore, des contrastes linéaires et quadratiques ont été utilisés pour tester l'effet de la TD, en évaluant d'abord ces contrastes indépendamment des conditions ev-TOloc / noe-TOloc, puis en comparant directement les deux conditions (interaction TD x ev-TOloc /noe-TOloc, en pondérant "-1" les 30 valeurs de la conditions noe-TOloc; voir aussi **Figure 35** – IV.B1.2 de l'étude B1, panel A). Pour l'inférence statistique, encore une fois, j'ai d'abord considéré l'ensemble du cerveau comme volume d'intérêt (FWE p-corr. < 0.050, cluster estimé au voxel-level threshold de p-unc. = 0.005), puis je me suis concentré sur le précuneus en utilisant la procédure de correction de petit volume (Worsley et al., 1996).

IV.B3.5. Résultats

IV.B3.5a. Comportement

Influence de la distance temporelle sur les RT et la précision

J'ai utilisé un modèle de régression pour évaluer l'impact de la TD sur les temps de réaction et la précision du rappel de l'ordre temporel, dans les trois conditions différentes (TOobj, ev-TOloc et noe-TOloc). Ici, suite aux résultats de l'étude B1, j'ai testé à la fois la relation linéaire et la relation quadratique possible entre la TD et les réponses du rappel. Les résultats avec les RT étaient modestes, seule la condition TOobj mettant en évidence un effet linéaire significatif du TD, avec le RT plus rapide attendu sur les TD plus longues, voir **Figure 41 – IV.B3.1** (panel A, lignes en rouge). Aucun des effets quadratiques n'était significatif, voir

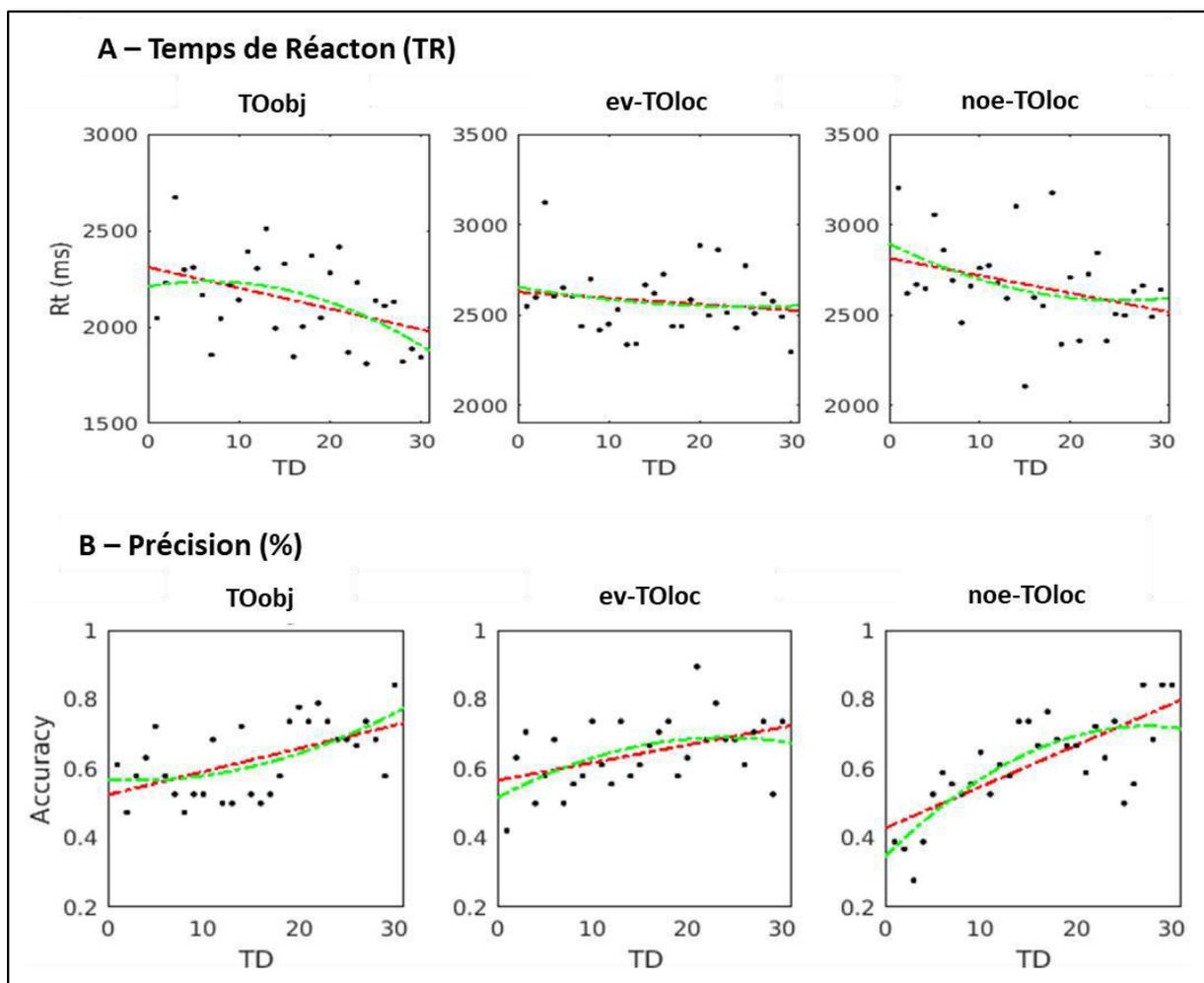


Figure 41 - IV.B3.1 : Régression hiérarchique sur les Temps de Réactions (TR) et la Précision (%). Les graphiques représentent les régressions hiérarchiques opérées sur les TR dans les tâches TOobj, ev-TOloc et noe-TOloc. On observe qu'il n'existe plus la relation quadratique qu'on obtenait dans l'étude B1 entre les TD et les TR.

également **Figure 41** – IV.B3.1 (panel A, lignes en vert).

En revanche, l'analyse de régression qui a pris en compte la précision des participants en fonction du délai du rappel a mis en évidence l'augmentation attendue de la précision avec l'augmentation du délai de réponse (**Figure 41** – IV.B3.1, panel B). Notamment, l'effet de la TD sur la précision était maintenant significatif pour les trois conditions, avec un effet encore plus important (pente plus raide) dans le noe-TOloc non associé que dans le ev-TOloc associé. Ceci est surprenant compte tenu de nos attentes concernant le lien entre l'objet (Quoi) et la localisation (Où) spécifiquement dans ev-TOloc et les résultats de l'étude comportementale B2. De plus, ici le noe-TOloc a aussi montré un effet non-linéaire de la TD sur la précision, analogue à celui observé dans l'étude B1: voir **Figure 41** – IV.B3.1, panel B graphique à droite, ligne en vert; et voir aussi **Tableau 11** – IV.B3.1.

		<i>TOobj</i>	<i>Ev-TOloc</i>	<i>Noe-TOloc</i>	<i>Ev vs. Noe (TOloc)</i>
Temps de réaction					
	TD	0.019	0.378	0.061	0.327
	TD ²	0.274	0.722	0.452	0.706
Précision					
	TD	0.002	0.012	p < 0.000	0.026*
	TD ²	0.290	0.213	0.048	0.601

Tableau 11 - IV.B3.1. Étude de régression hiérarchique. Résultats de comportement obtenus par régression hiérarchique multiple sur la TR ou la précision en fonction de la TD. TD : distance temporelle ; TOobj / ev-TOloc / noe-TOloc : obj loc ass/non ass ; les valeurs p correspondent à des régressions utilisant une TD linéaire (TD) ou quadratique (TD2, ayant d'abord supprimé la composante linéaire, voir aussi étude B1). (*) à noter que l'influence de la TD sur la précision était étonnamment plus importante (pente plus rapide) pour la condition noe- que pour la condition ev-TOloc.

IV.B3.5b. IRMf

TOobj

Les deux contrastes que je proposais d'étudier, à savoir un premier s'intéressant à décrire les effets linéaires des TD décroissants et un autre les effets quadratiques, ne renvoient pas de résultats significatifs. Que ce soit dans l'analyse prenant l'ensemble du cerveau comme variable d'intérêt, et que ce soit l'étude ROI dans le précuneus. Je discuterai dans la discussion des possibles explications de l'absence de résultats dans cette condition.

TOloc

Les contrastes entre la condition ev-Toloc et noe-Toloc ne présente pas de différence significative l'une avec l'autre. On propose donc de se concentrer sur l'existence de l'effet de la distance temporelle dans l'une et l'autre condition. On n'observera pas d'activité

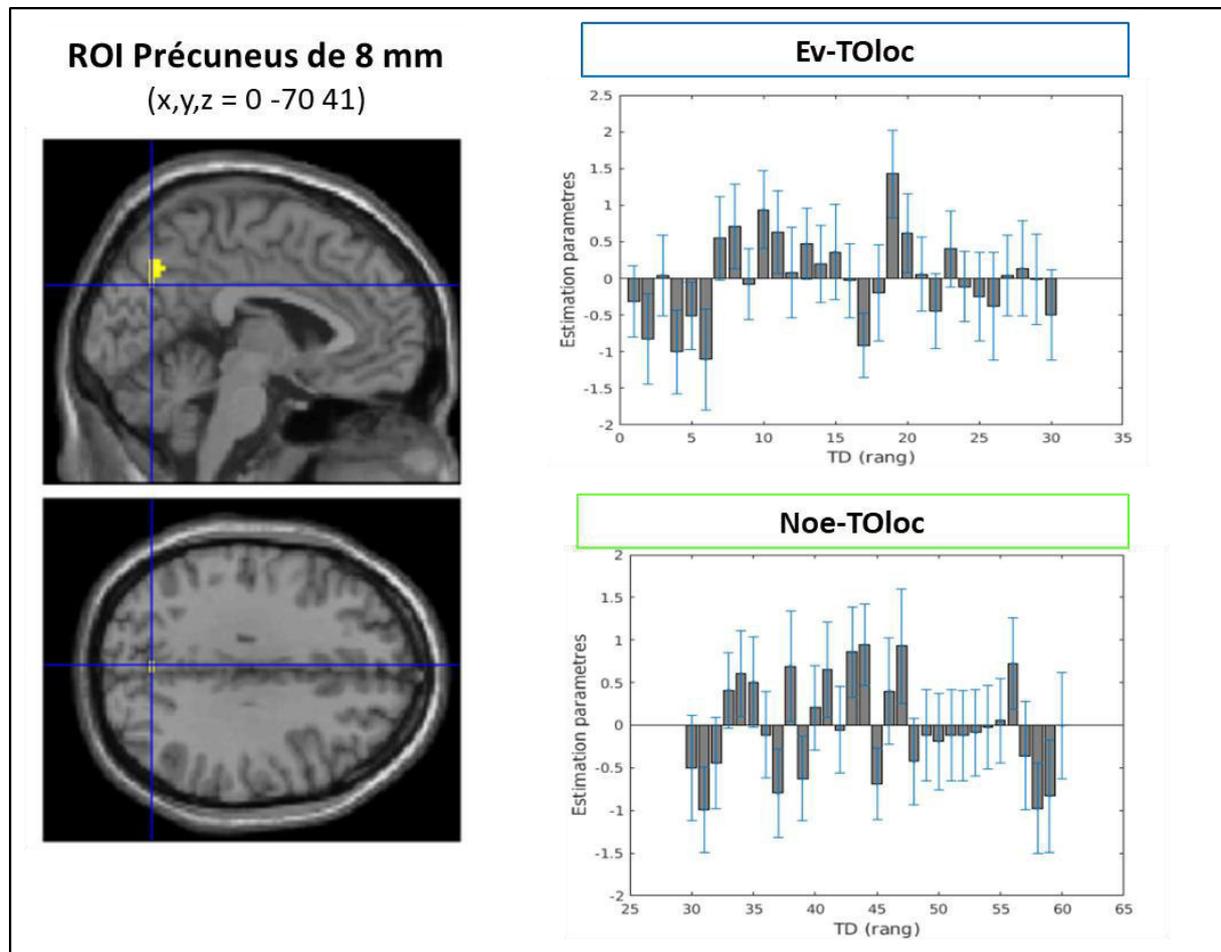


Figure 42 - IV.B3.2: ROI Précuneus de 8 mm. Le résultat de la correction à petit volume dans le Précuneus ($x,y,z = 0 -70 41$) avec une sphère de 8 mm. Height Threshold $T = 2,58$ ($p < 0,005$ (unc.)). Le panneau de gauche situe la sphère au centre des coordonnées ci-cité. Le panneau de droite représente les signaux spécifiques aux TD dans le précuneus selon la condition.

significative dans les conditions seules mais en revanche on observe une activité significative dans le précuneus qui correspond aux contrastes quadratiques suivant la distance temporelle appliquée aux deux conditions ($x,y,z = 0 -70 41$; $T = 3.07$; $p\text{-FWR-corr} = 0.025$). Ces effets sont illustrés dans la figure **Figure 42 – IV.B3.2**. Dans le précuneus, l'activité change en fonction de TD, avec un pattern analogue à celui observé dans l'étude B1 (bien que moins prononcé) : l'activité tend à être plus importante aux TD intermédiaires qu'aux distances les plus courtes et les plus longues. Des effets similaires ont pu être observés dans les conditions ev-Toloc (panel on haut) et noe-Toloc (panel en bas). En résumé, l'étude IRMf avait pour objectif d'évaluer comment le lien entre les dimensions Quoi-Où et Quand affecte l'activité cérébrale liée au jugement de l'ordre temporelle des événements encodés en RV. Cela a fourni des

résultats mitigés. Sur le plan comportemental, j'ai trouvé la modulation attendue de la TD sur les performances du rappel, mais dans l'ensemble, ces effets étaient ici plus faibles que ceux que j'ai trouvés dans l'étude B2, qui utilisait une procédure analogue pour le groupe RV. Une possibilité est que la tâche d'ordre temporel a été effectuée pendant l'IRMf, ce qui a pu affecter d'une manière ou d'une autre le comportement des participants. Les résultats de l'imagerie n'ont pas révélé l'effet attendu de la TD pendant le rappel de l'ordre à l'aide des images d'objets (condition TOobj), mais ont néanmoins mis en évidence une modulation significative du précuneus lorsque les participants ont évalué l'ordre temporel des scènes (TOloc). La modulation liée à la TD dans le précuneus a suivi un profil non linéaire analogue à ce que j'ai trouvé dans l'étude B1. L'effet de la TD sur l'activité BOLD n'a pas été modulé selon les conditions associées par rapport aux non associées (ev-TOloc, noe-TOloc) et peut refléter un certain rôle de l'ordre chronologique, en dehors de toute influence du contexte d'encodage.

IV.B4 : Conclusions Axe B

L'objectif principale de l'Axe B consistait à étudier les relations entre les dimensions contextuelles d'un épisode mnésique par le moyen de la tâche de jugement de l'ordre temporel et selon ses différentes déclinaisons d'encodage proposées (Film : étude B1 ; VQ, RV et LAB : B2 et B3). Se concentrer sur l'aspect temporel des épisodes mnésiques m'a permis de relever des effets comportementaux et neuronaux appuyant l'impact du contexte proposé par les modalités d'encodage sur les performances du rappel. J'ai relevé des modulations de nature chronologique et reconstructive dont la traduction en termes d'activité neuronale se localise dans le précuneus. En effet, la distance temporelle entre les deux épisodes se trouve être influente sur la performance de rappel : la proximité de deux épisodes réduit la performance de leur positionnement dans le temps tandis que la distance accrue entre épisode augmente la performance de sa situation dans le temps. Cet effet n'est pas seulement expliqué par la distance chronologique entre les épisodes, mais aussi par des facteurs de plus haut niveaux (sémantique, étude B1). De plus, la richesse du contexte, VQ vs. RV vs. LAB, module la justesse des jugements temporels et les liens entre les dimensions « Quoi-Où-Quand » dans étude B2 (et voir aussi les effets spécifiques pour la tâche TOloc dans le précuneus en B3). L'ensemble de ces effets mettent en avant une complexité

intrinsèque des processus engagés pour le rappel effectif de ces éléments qu'il conviendra de discuter au regard des modèles fonctionnels et anatomiques de la mémoire épisodique.

Partie V : Discussion générale

L'objectif générale de ma thèse était d'étudier le rappel d'épisodes mnésiques qui se caractérisaient par les dimensions : « Quoi », qui consistait en la présentation d'images d'objets ; « Quand », qui correspondait au moment pendant lequel on présentait l'image de l'objet ; et « Où », qui était la situation spatiale au moment de la présentation des images. Ma question principale était de savoir comment les relations entre ces dimensions contribuent aux processus de rappel et – de manière plus précise – comment la richesse et/ou la nature écologique du contexte d'encodage modulait l'impact de ces relations pendant le rappel.

Mon hypothèse de départ était que dans le cas de contextes particulièrement riches (par ex. encodage pendant l'exploration d'une ville virtuelle; modalité « RV ») on observerait une plus forte relation/intégration entre les différentes dimensions et que, par conséquent, le rappel des événements stockés en mémoire impliquerait une récupération accrue d'informations/détails comparativement à des situations d'encodage classiques (per ex. contexte « LAB », avec un couplage arbitraire des dimensions entre paires d'images objet-scène, voir aussi Hannula et al., 2013).

J'ai répondu à cette hypothèse principale au travers de plusieurs études comportementales et d'imageries fonctionnelles, qui - de manière générale - ont ciblé le rappel d'une dimension à partir d'une autre dimension du même épisode mnésique. Cela en testant les mécanismes de rappel à la suite d'un encodage proposé aux participants suivant différents niveaux écologiques (Vie Quotidienne « VQ », Réalité Virtuelle « RV », labo standard « LAB », ou Film commercial ; voir Partie III. Phase d'Encodage)

Plus spécifiquement, dans l'Axe A j'ai utilisé un paradigme mixte composé d'une tâche « Remember / Know », suivi d'une tâche de « Mémoire Source » avec jugement de la confiance sur la performance de la mémoire subjective. Cela m'a permis d'évaluer directement la capacité de récupérer les dimensions « Où » et « Quand » à partir de l'indice « Quoi », en fonction du contexte d'encodage (étude A1). Puis, en utilisant l'imagerie

fonctionnelle, j'ai étudié les corrélats neuraux du rappel d'épisodes mnésiques (encodés selon la modalité en réalité virtuelle, RV) qui - effectivement - étaient rappelés avec leurs dimensions contextuelles (étude A2).

Dans l'Axe B, j'ai testé les relations entre les dimensions de la mémoire épisodique pendant le rappel de l'information temporelle (« Quand »). En utilisant une tâche de « jugement d'ordre temporel », j'ai étudié l'impact du contexte d'encodage directement sur les performances de rappel de la dimension temporelle (études B1-3) et, dans les études B2-3, j'ai aussi examiné les mécanismes de rappel des informations temporelles à partir d'indices liés à la dimension spatiale de l'épisode stocké en mémoire. Comme pour l'Axe A, l'imagerie fonctionnelle m'a permis de mettre en évidence les structures neuronales impliquées dans la reconstruction des éléments contextuels durant le rappel d'événements encodés en situations écologiques (Film en B1; et Réalité Virtuelle en B3).

Mes résultats dans l'Axe A ont démontré que le rappel subjective d'un épisode mnésique (« Quoi », avec de réponses « rappel/remember » par rapport à des réponses « familier/know ») est strictement lié à la disponibilité fiable de l'information concernant les sources (« Où », « Quand », avec des réponses « certains/incertains ») ; et que ce lien est observable indépendamment de la complexité/richeesse du contexte d'encodage (LAB, RV, VQ; étude A1). Au niveau neuronal, ce processus de rappel avec les dimensions sources de l'événement est associé à l'activation d'un large réseau comprenant les régions du lobe temporal médian et préfrontal médian, mais aussi des régions pariétales incluant le précuneus (étude A2, en RV).

Les études de l'Axe B requéraient l'évaluation de l'ordre temporel entre deux événements stockés en mémoire. La distance temporelle entre les deux épisodes avait un impact sur la performance de rappel : l'ordre de deux épisodes proches dans le temps est généralement plus difficile à juger, que si les événements avaient une plus grande séparation temporelle. Néanmoins, cet effet n'est pas seulement expliqué par la distance chronologique entre les épisodes, mais aussi par des facteurs de plus haut niveaux (voir étude B1). De plus, les liens entre les dimensions « Quoi-Où-Quand » changeaient en fonction du contexte, avec le jugement des distances temporelles à partir d'indices spatiaux qui deviennent plus difficiles après un encodage dans des situations plus écologiques (VQ et RV) comparativement au

contexte LAB classique (études B2-3). Au niveau neuronal, l'impact de ces facteurs de haut niveau semble s'appuyer principalement sur le précuneus (études B1 et B3).

Dans les sections suivantes je vais discuter des résultats plus en détails et les mettre en relation avec les modèles théoriques (voir I.B3. Les modèles théoriques) et neuro-anatomiques (voir I.E. Modélisation anatomo-fonctionnelle) de la mémoire épisodique. Si d'un côté ces modèles apparaissent bien rendre compte de plusieurs aspects de mes résultats, il faut considérer que - surtout en situations écologiques - les différents éléments constituant le contexte vont interagir simultanément à de nombreux niveaux. Dans la dernière partie de la discussion je vais donc proposer une tentative de modélisation des processus qui relient les éléments basiques des épisodes mnésiques (« Quoi-Où-quand ») et qui, en même temps, intègrent ces éléments dans des structures de connaissances préexistantes de plus haut niveau, conduisant très probablement à un état de conscience auto-noétique qui caractérise le rappel épisodique et qui s'associe avec l'activation du précuneus.

V.A. Le rappel multidimensionnel d'un événement épisodique

Dans l'Axe A je me suis intéressé au rappel des dimensions « Quoi, Quand, Où » d'événements encodés dans des contextes avec différents niveaux de complexité et de réalisme. L'étude A1 proposait trois modalités d'encodage (RV, VQ et LAB), suivis par une phase de rappel purement comportementale comprenant un paradigme *Remember/Know* et *Mémoire Source*. Le premier s'intéressait au rappel (*Rappel, Familier, Nouveau*) des objets (*Quoi*). Le second s'intéresse au rappel de l'*Endroit* et du *Moment* de l'épisode (*Quand, Où*) et d'évaluer le niveau de confiance du rappel. Ce paradigme m'a permis d'étudier la relation entre le rappel subjective de l'épisode mnésique (Rapp vs Fam) et la disponibilité effective de l'information concernant la source, en fonction du contexte d'encodage. L'étude A2 utilisa le même paradigme avec un encodage selon la modalité RV et avec une phase de rappel sous IRMf.

V.A1. Réponses comportementales R/K et mémoire-source

Dans l'étude A1, bien que je m'attendisse à observer une performance (Temps de réaction) et une précision (Correct/Incorrect) différentes au niveau du rappel des épisodes encodés

dans des contextes très différents, les résultats indiquent des performances comportementales de rappel assez similaires dans les trois contextes testés (Figure 28 – IV.A1.3 et Figure 29 – IV.A1.4). On remarque une légère différence entre la VQ qui présente une précision réduite comparativement à LAB. Tandis que la modalité RV ne présente pas de différences entre les autres contextes. En supposant que les contextes plus écologiques (VQ and RV) conduiraient à une plus forte intégration des éléments « Quoi-Où-Quand », et que les choix *Rappel* refléteraient la disponibilité des sources « Où-Quand », je m'attendais également à observer une prévalence du choix *Rappel* plutôt que *Familier* dans les contextes hautement écologiques. Cependant, les résultats ne valident pas cette hypothèse dans la mesure où je ne trouve pas de différence significative dans le choix opéré par les participants. J'expliquerai ce résultat par le fait que les choix subjectifs (Rapp/Fam) par rapport à un événement singulier sont gouvernés par un mécanisme de *pattern completion* s'appuyant principalement sur des liens directs entre les dimensions Quoi-Où-Quand de l'épisode, et donc avec une influence minimale des autres événements contextuels qui ont eu lieu pendant l'encodage (voir Figure 43 – IV.I). Ce lien entre le choix *Rappel* par rapport à l'élément « Quoi » et ses dimensions associées « Où/Quand » a été bien mis en évidence par mon paradigme qui, après le choix Rapp/Fam, comprenait un test explicite de la justesse et de la confiance de la mémoire source.

En général, les résultats de la tâche de mémoire source démontrent une précision accrue pour les sources lorsque les participants spécifient qu'ils étaient certains du choix qu'ils avaient fait, comparativement au cas d'un rappel des sources incertain (voir Figure 30 – IV.A1.5). Ce point est intéressant dans la mesure où il rend compte du succès des paradigmes *Remember / Know* et *Mémoire Source* pour cibler le rappel *autonoétique* caractéristique de la mémoire épisodique. Il s'agirait là de l'empreinte du processus de voyage mental dans le temps (Mahr & Csibra, 2018; Suddendorf & Corballis, 2007; Tulving, 2002). Nous discuterons de cela plus avant dans les sections (V.C. Le processus de rappel dans le précuneus). Toutefois, j'ai aussi constaté un faible effet d'interaction entre le rappel de la source, la confiance et le contexte. Cet effet résulte de la performance pour la source « Où » particulièrement élevée dans le contexte LAB et particulièrement faible dans le contexte VQ. Cela peut s'expliquer par le délai de rétention très différent entre ces deux contextes : soit approximativement 15 minutes pour LAB jusqu'à plusieurs semaines pour VQ (voir Tableau 9 – IV.B2.1), et/ou par le

degré de complexité limité des stimulations dans le contexte LAB. Ceci pourrait atténuer *l'effet éventail* et les *effets d'interférences*, facilitant les mécanismes de *pattern completion* pour accéder rapidement au souvenir fraîchement intégré en mémoire (nouveau de la structure de connaissance acquise, pour les schémas, voir I.E2. SLIMM ; Gilboa & Marlatte, 2017; van Kesteren et al., 2012; pour la discussion voir V.D. Un modèle combinant des interactions de bas et haut niveau pendant le rappel épisodique).

Au-delà de ces points concernant la performance générale de la mémoire-source, le résultat principal de l'étude A1 est que le rappel correct et confiant des sources, soit de *l'Endroit* et/ou du *Moment*, explique le choix *Rappel* des participants, et que cela se vérifie dans les trois contextes d'encodage proposés (voir IV.A1.5. Résultats et **Figure 30** – IV.A1.5). Cette relation m'encourage à penser que la tâche R/K cible la mémoire épisodique telle que définie en introduction : il s'agit du rappel d'un événement (présentation de l'Objet) et de son contexte (Endroit, Moment), le tout étant rappelé avec un haut niveau de confiance (Tulving, 1985b, 2002, voir I.B2.3. La conscience et le self). Cela suggère l'existence d'une interdépendance entre les dimensions de l'épisode qui est mise en lumière dans le cas où la confiance, et donc l'état de conscience *autonétique*, est présente.

En s'intéressant plus encore aux relations entre les dimensions des événements épisodiques, et en considérant la nature intégrée du rappel épisodique, je m'intéressais à savoir si le rappel des sources *Endroit* ET *Moment*, modifiait la probabilité d'effectuer le choix *Rappel*. Les résultats de la régression logistique testant spécifiquement l'effet combiné des deux sources (interaction) n'ont pas révélé l'effet attendu. Cela peut s'expliquer par les instructions données aux participants : ils devaient faire le choix *Rappel* s'ils se souvenaient de *l'Endroit* OU du *Moment* de l'occurrence de l'épisode concerné par l'objet présenté. Des variations futures de mon protocole pourraient vérifier si - suite à l'instruction de répondre « *Rappel* » seulement si on se souvient des deux sources - cette interaction pourrait être mise en évidence.

En somme, les résultats comportementaux de l'étude A1 ont montré une relation étroite entre les dimensions « Quoi, Quand, Où » pendant le rappel d'un événement multidimensionnel, que cette relation est fortement dépendante de la confiance subjective du sujet par rapport aux sources, et qu'elle est indépendante de la complexité du contexte

d'encodage. Je suggère que ces effets sont à mettre en relation avec des mécanismes de *pattern completion* intégrant les différentes dimensions de l'épisode mnésique et avec l'émergence d'un état de conscience *autonétique*. À part ces aspects interprétatifs, les résultats de l'étude A1 pour la modalité « vie quotidienne » VQ constituent une importante validation du système BREAL, corroboré par les effets observés dans les modalités en RV et LAB.

V.A2. Les corrélats neuronaux du rappel des dimension d'un événement épisodique

Au regard des résultats comportementaux présentés ci-avant, l'étude A2 s'est concentrée à évaluer les corrélats neuronaux du rappel d'un épisode mnésique avec les sources associées. Pour l'étude IRMf j'ai choisi l'encodage en Réalité Virtuelle (contexte RV), qui fournit un bon compromis entre écologie (expérience active dans un continuum spatio-temporal congruent) et contrôle expérimentale (par ex. la durée d'encodage et l'intervalle de rétention entre encodage et rappel sont constant entre participants). Considérant la relation interdépendante entre les le choix *Rappel* et la disponibilité de l'information source (voir section précédente), je me suis concentré à étudier les réponses *Rappel vs. Familier* pendant la tâche R/K (première partie de l'essai du rappel, **Figure 27 – IV.A1.2**).

La comparaison principale s'intéressait donc aux différences d'activité BOLD entre le choix *Rappel* et *Familier*, qui - comme on l'a vu dans la section précédente - vont identifier les aires cérébrales contribuant au rappel épisodique. J'ai observé des activations comprenant les régions de l'hippocampe, parahippocampique, le gyrus angulaire et remontant jusqu'au précuneus, plus le cortex préfrontal médian (**Figure 32 – IV.A2.2**).

L'activation des structures dans le lobe temporal médian est en lien avec le modèle BIC (Eichenbaum et al., 2007, voir aussi I.E1. BIC & BBB) et avec l'idée que - pendant la tâche R/K - l'objet constitue un élément partiel de l'ensemble du souvenir à restituer. Le choix *Rappel*, qui se relie à la capacité du sujet d'intégrer cet élément avec les autres dimensions de l'épisode (voir résultats étude A1), est cohérent avec le processus de *pattern completion*. Ce mécanisme serait donc le moyen par lequel nous sommes capables de restituer la totalité du souvenir (« Quoi, Quand, Où »). Il trouve sa base neuronale dans les régions hippocampiques,

selon le pattern à compléter (Rolls, 2013; Rolls, 2016). C'est un processus qui réengage les réseaux neuronaux originellement engagés et associés dans l'hippocampe à la représentation d'un souvenir épisodique. Nos observations comportementales démontrent l'existence d'une dépendance dans le rappel des différents éléments d'un même épisode, et ce, même dans le cas où l'épisode a été rappelé à partir d'un indice incomplet présenté en phase de rappel (voir **Figure 30** – IV.A1.5).

Une caractéristique déterminante de la récupération épisodique est le souvenir holistique (Grande et al., 2019; Horner et al., 2015), c'est-à-dire le rappel complet des éléments qu'un épisode encodé contient. Une étude récente a mis en cause l'activité de l'hippocampe humain avec des souvenirs holistiques d'événements multiéléments basés sur des repères (Horner et al., 2015). Ceci apparaît congruent avec nos résultats de l'étude A2, qui démontre activation de l'hippocampe dans les essais avec réponses « rappel/remember ». La littérature cible l'activité dans l'hippocampe comme étant corrélée à cette forme de complétion mnémonique globale ou « holistique » des participants. En plus du rappel holistique, l'expérience selon une perspective subjective du souvenir conscient est associée à une mémoire substantielle des détails du contexte de l'épisode encodé (voir, Dudukovic & Knowlton, 2006; Meiser & Bröder, 2002) et, surtout, avec une mémoire cohérente et reliée aux caractéristiques du contexte (Bröder & Meiser, 2007; Meiser et al., 2008). Or, il apparaît que nos résultats des études de l'Axe A sont particulièrement conformes à ces conceptions et qu'il s'agirait là de la stratégie anatomo-fonctionnelle principalement mise en œuvre dans le processus de rappel des épisodes mnésiques dans les paradigmes R/K et mémoire Source.

Au-delà de l'activation du cortex temporal médian, mes résultats ont mis en évidence aussi la participation du cortex pariétal latéral (gyrus angulaire) et médian (précuneus). À noter que ces structures trouvent un rôle important dans le cas du rappel correct (Cabeza et al., 2008; Ciaramelli et al., 2008; Vilberg & Rugg, 2008) et subjectif (Spaniol et al., 2009). De plus, en accord avec la perspective reconstructive de la mémoire et de l'existence des structures de connaissances préexistantes dans lequel s'intègre les nouvelles informations (voir I.B1.2a. Les schémas), mes résultats démontrent une activité des régions ventromédianes du cortex préfrontal. Ce qui suppose que le rôle associatif supporté par l'hippocampe voit son activité modulée par les épisodes déjà encodés. Considérant cela, je suggère que le Rappel et la

Familiarité sont liés à des dynamiques neurales différentes qui se traduisent, dans le cas du Rappel correct et confiant d'un souvenir, par l'engagement des structures corticales du réseau PM (voir Reagh & Ranganath, 2018; Rugg & Vilberg, 2013).

En effet, des régions hippocampiques seraient l'empreinte du rôle d'agglomérateur d'associations de l'hippocampe vers les régions néocorticales du réseau PM. Ce qui est également cohérent, selon la littérature, avec la distinction entre mémoire sémantique et épisodique qui repose sur l'activité différentielle de l'hippocampe, et en lien avec le succès du mécanisme de *pattern completion* (Aggleton & Brown, 1999; McClelland et al., 1995; Norman & O'Reilly, 2003; Ranganath & Ritchey, 2012; Rolls, 2013), mais également impliqué dans la qualité *autonoétique* du souvenir de l'épisode (Moscovitch et al., 2005; Piolino et al., 2009; Tulving, 1985b). L'usage de nos paradigmes et de matériaux écologiques suggère un lien fort entre l'hippocampe et le réseau PM (précuneus) dans la constitution du rappel de l'épisode. L'activité accrue de l'hippocampe associée à l'engagement des structures néocorticales soutient la théorie d'un *rappel holistique des épisodes* à partir des indices durant le rappel constituant l'épisodes (voir aussi V.C. Le processus de rappel dans le précuneus).

V.B. La dimension temporelle et l'influence du contexte

Les études de l'axe B proposaient des tâches d'évaluation de l'ordre temporel entre deux événements encodés dans différents contextes. Je me posais la question de déterminer la nature des processus à l'œuvre dans le rappel de la dimension temporelle : sont-ils reconstructifs, et par conséquent modulés par le contexte, ou alors organisés chronologiquement et donc indépendants du contexte ? L'étude B1 consistait à regarder un film composé d'un scénario subdivisé en plusieurs intrigues continues et cohérentes imbriquées. La situation contextuelle était définie par les intrigues, donc reliée à des aspects sémantiques de haut niveau. L'étude B2 proposait les trois modalités d'encodage qui forment le contexte manipulé : la RV, VQ et LAB, avec la dimension temporelle s'étalant sur des fenêtres très différentes (minutes en LAB vs. Heures en VR vs. Semaines en VQ). L'étude B3, sur la base de la modalité RV, étudiait les corrélats neuronaux du rappel de la dimension temporelle sous IRMf. Pour les études B2 et B3, dans différentes conditions, le jugement de l'ordre temporel était fait à partir de différents types d'indices (« Quoi » ou « Où »), me

permettant encore une fois d'étudier les liens entre les différentes dimensions des événements épisodiques (voir Axe A).

V.B1. Impact de l'information de haut niveau pendant le rappel de l'ordre temporel

La tâche de l'étude B1 consistait à se rappeler de l'ordre d'apparition entre deux épisodes d'un film, en manipulant le contexte en proposant deux épisodes issus de contexte similaire ou différent : le contexte étant défini à partir de la structure des intrigues du film (voir aussi Kwok et al., 2012). Je manipulais également la distance temporelle entre les deux épisodes (paramètre « TD ») de manière à évaluer l'influence de la dimension temporelle sur les performances du rappel. Mon hypothèse était que la nature reconstructive de la mémoire épisodique devait être signalé par la modulation de l'effet de la distance temporelle par le contexte. Les résultats répliquent les études précédentes sur l'effet de la distance temporelle dans les performances de rappel des épisodes (Kwok & Macaluso, 2015; Kwok et al., 2012), avec une réduction des temps de réaction (TR) et de la justesse lorsque les TD augmentent: plus le temps entre les événements encodés est long, plus il est facile les distinguer sur l'axe du temps.

Mais j'ai aussi et surtout mis à jour deux résultats nouveaux concernant des effets se trouvant être dépendants du contexte. La performance du rappel et l'activation dans le précuneus étaient significativement modulées par la structure du contenu du matériel encodé : L'effet de la distance temporelle est observable seulement lorsque les deux événements à juger appartiennent au même contexte / intrigue du film. Cela est en accord avec les processus de rappel reconstructifs reposant sur des informations contextuelles de haut niveau (voir I.B1.3b. La reconstruction, voir aussi Friedman, 1993, 2007). De plus, les résultats MVPA ont mis à jour le fait que le précuneus contient aussi une représentation linéaire des distances temporelles indépendante du contexte, conformément à une vision de l'organisation chronologique de la mémoire des épisodes (Friedman, 2001). La contribution des mécanismes reconstructifs et chronologiques va être discutée plus abondamment dans la section V.C. Le processus de rappel dans le précuneus.

V.B2. Le contexte d'encodage module le rappel de l'ordre temporel des événements épisodiques

L'influence des éléments contextuels pendant le rappel de la distance temporelle entre deux événements épisodiques - et le rôle du précuneus - a été confirmée dans les études B2 et B3. La tâche de jugement d'ordre temporel dans les études B2 (étude comportementale avec trois contextes d'encodage : VQ, RV et LAB) et B3 (RV sous IRMf) comprenait deux conditions : la condition TOobj qui consiste à étudier l'ordre d'apparition entre deux images d'objets (Quoi) et la condition TOloc qui consiste à évaluer l'ordre de deux événements à partir de paires d'images de lieux (Où). Le tout en manipulant la distance temporelle entre les épisodes à rappeler (Quand).

Au niveau comportemental, dans l'étude B2 je faisais l'usage du modèle simple (Brown et al. 2007) pour être en mesure de comparer les résultats de la phase de rappel à partir de modalité d'encodage ayant fourni de grande différence de fenêtres temporelles (**Tableau 9 – IV.B2.1**). Pour la condition TOobj (jugement temporel à partir de la dimension « Quoi » - objet), les participants sont parvenus à se rappeler de l'ordre temporel entre les images d'objets présentées au-delà de la chance. Alors qu'il n'existe pas de modulation de la performance générale en fonction du contexte (RV vs VQ vs LAB, **Figure 28 – IV.A1.3** et **Figure 29 – IV.A1.4**), le contexte montre son effet plus spécifiquement quand les participants sont appelés à juger l'ordre temporel des événements à partir de l'élément contextuel « Où ».

Spécifiquement, l'étude comprenait la condition TOloc, qui se décline en deux parties : la ev-TOloc qui propose d'étudier l'ordre d'apparition entre deux lieux associés à un objet et la noe-TOloc qui étudie l'ordre entre deux lieux non associés. En général, les résultats comportementaux montrent que la modalité RV présentait des performances accrues comparativement aux autres modalités. La modalité VQ présentait également une performance que se situait entre la modalité RV et LAB lorsque les lieux présentés pour jugement étaient associés à l'encodage d'une image d'objet (condition, ev-TOloc ; **Figure 40 – IV.B2.3**). Cela indique que le contexte d'encodage a un impact sur les liens entre les éléments contextuels « Quoi-Où-Quand ».

Par rapport aux effets de la TD/Similarité, les résultats démontrent que les pentes positives se concentrent seulement dans la condition associée (ev-TOloc), indiquant que le rappel de l'information temporelle regardant deux événements à partir de la dimension spatiale devient plus difficile quand les lieux correspondants ont été associés à un événement épisodique (ici, la présentation d'un objet). Je suggère que cela est le reflet de l'influence des facteurs de haut niveau pendant la *recherche/reconstruction* des épisodes mnésiques dans une structure de connaissances (Ranganath & Ritchey, 2012; Reagh & Ranganath, 2018; van Kesteren et al., 2012, et voir I.B1.3b. La reconstruction - et ma proposition dans la section V.D. Un modèle combinant des interactions de bas et haut niveau pendant le rappel épisodique).

L'étude B3, utilisant encodage en RV sous IRMf, confirma le rôle du précuneus pendant le rappel des distances temporelles entre deux événements (voir résultat de l'étude B1). Néanmoins, en relation avec les résultats comportementaux de B2, je m'attendais à observer un effet de la distance temporelle plus fort dans la condition TOobj, et progressivement plus faible dans la condition ev-TOloc et noe-TOloc (Figure 40 – IV.B2.3). Cependant, aucun résultat significatif n'a été observé dans la condition TOobj. En revanche, j'ai observé qu'il existait une activité significative dans le précuneus, qui suit l'effet (quadratique, comme dans l'étude B1) de la distance temporelle autant dans la condition des lieux associés (ev-TOloc) que des lieux non-associés (noe-TOloc). J'explique l'absence d'activité BOLD dans la condition TOobj en considérant la nature des stimulations que j'ai proposé d'étudier aux participants, à savoir des images d'objets. Or il est possible que le traitement initialement mobilisé soit dans le but de distinguer l'ordre temporel selon sa nature Familiale, au lieu de donner lieu à un processus de rappel. Cela n'est pas possible pour les conditions TOloc qui requièrent un accès plus profond / reconstructif aux traces de mémoire, afin de distinguer les moments associés aux indices spatiaux (images de la ville virtuelle) à juger. L'aspect quadratique de la relation entre l'activité BOLD du précuneus et les performances de rappel de l'ordre temporel renvoient à des questions concernant la nature des processus sous-tendant le rappel des épisodes mnésiques, que je vais discuter dans la prochaine section.

V.C. Le processus de rappel dans le précuneus

On a parlé dans le cas de l'Axe A du *pattern completion*. Ce processus est en l'occurrence associé à une tâche comprenant un indice de rappel qui va permettre de retrouver les

informations associées aux autres dimensions du même événement épisodique (indice « quoi » avec les sources « où-quand », dans mes études de l'Axe A). D'une façon différente, la tâche de jugement d'ordre temporel de l'Axe B s'appuyait sur la mémoire de plusieurs (deux) événements et pas seulement sur la multi dimensionnalité d'un seul événement. C'est dans ce deuxième cas que j'ai observé systématiquement des effets liés au contexte d'encodage. Ces effets suggèrent qu'il existerait des processus cognitifs, possiblement de nature reconstructive, impliqués dans le rappel d'épisodes mnésiques riches et complexes. De nouvelles théories récentes suggèrent l'existence de telles stratégies qui me semblent être cohérente avec les résultats que j'observe. Il s'agit des théories de la *Constructive Episodic Simulation* (Addis & Schacter, 2008; Schacter & Addis, 2007), la *Chronestésie* qui est une variante au niveau temporelle (Nyberg et al., 2010; Tulving, 1985b). Je discuterai de ces théories au regard de leurs interactions anatomo-fonctionnelles entre l'hippocampe et le réseau PM (Inhoff & Ranganath, 2017; Ranganath & Ritchey, 2012; Ritchey et al., 2015), soit plus spécifiquement le précuneus qui est dans mes résultats au cœur de l'existence d'un processus de projection et reconstruction.

V.C1. Le précuneus reconstructeur

Puisque j'ai obtenu des effets différents de la distance temporelle en fonction du contexte (« intrigues » dans l'étude B1; et voir aussi les résultats comportementaux en B2), les effets observés devraient être liés aux processus de rappel basés sur des structures de connaissances contextuelles (voir I.B1.2a. Les schémas et voir Ghosh & Gilboa, 2014; Gilboa & Marlatte, 2017; Hassabis & Maguire, 2007). Sur le plan expérimental, j'ai considéré le contexte, décrit par le scénario en B1, comme représentant la structure de connaissance du film et j'ai postulé que (si l'effet de la TD dans le précuneus reflète des processus fondés sur des structures de connaissances) la relation entre les épisodes à juger et la structure du contexte devrait avoir une incidence sur le rappel en mémoire. Les résultats ont montré une performance de rappel qui est dépendante du contexte et une activité corrélée en IRMf dans le précuneus. À noter que la relation entre la TD et l'activité cérébrale était non linéaire. Plus précisément, à des TD intermédiaires, la similarité entre les deux événements à juger se trouvant dans une même structure de connaissance peut être plus faible que pour des paires d'événements se produisant à des distances plus courtes ou plus longues. Les processus de

rappel utilisant la structure de contenu nécessiteraient donc plus de ressources pour déterminer l'ordre des deux événements.

La construction d'un modèle situationnel, tel que proposé dans le modèle AT/PM (Ranganath et Ritchey, 2012), peut être considérée comme le processus par lequel la performance de rappel est basée et organisée. Le modèle AT/PM distingue les signaux en termes de connaissances sémantiques générales (associées au système AT temporel antérieur) de l'information multidimensionnelle et structurée associée à des épisodes spécifiques (c'est-à-dire les « modèles situationnelles » dans le réseau PM, comprenant le précuneus). Ainsi, alors que le réseau AT peut se rapporter à l'évaluation d'entités telles que les personnes et les choses (Gilboa & Marlatte, 2017), le réseau PM effectuerait des opérations de reconstruction pour intégrer l'information spatiale, temporelle, ainsi que de niveau supérieur (perspective égocentrique ou sociale) associée à l'épisode encodé (Ranganath & Ritchey, 2012).

Pour le cas de l'étude B1, je suggère que le précuneus utilise la structure de contenu spécifique du film pour construire un modèle situationnel, qui à son tour soutiendrait la récupération de l'information temporelle associée aux événements encodés (voir aussi, Kauttonen et al., 2018). Ce compte rendu serait valable aussi pour l'activation du précuneus observée dans l'étude B3, quand les participant devait évaluer la distance temporelle entre deux moments sur la base d'indices de lieux (conditions TOloc). La présentation des images des lieux en réalité virtuelle, encouragent les participants à se projeter dans les lieux présentés de manière à déterminer l'ordre de leur occurrence. L'activité du précuneus serait ici une trace de l'outillage cognitif stratégiquement opérée pour produire une mise en perspective dans la stimulation (ici l'image de lieux en RV). En revanche, le jugement de l'ordre temporel des objets (conditions TOobj) ne nécessiterait pas la reconstruction d'un modèle situationnel tel que proposé par Ranganath et Ritchey (2012), mais plutôt se basant sur un processus de familiarité, écartant l'exploration/recherche dans le modèle situationnel et l'émergence de l'état autoéotique (voir **Figure 43 – IV**).

V.C2. La simulation mentale

Les études en neuroimagerie démontrent une implication du précuneus en tant que composant central dans le *Default Mode Network* (DMN). Le DMN présente une diminution de l'activation au cours de la plupart des tâches cognitives top-down (Fransson, 2005; Raichle et al., 2001), et des augmentations de l'activation au repos et lors de tâches spécifiques, comme la mémoire épisodique. Le rôle du précuneus dans le DMN est singulier, la connectivité globale du précuneus implique l'ensemble des régions d'associations supérieures, ce qui suggère un rôle important dans l'intégration de l'information à la fois interne et externe (Cavanna & Trimble, 2006). Nos résultats démontrent qu'une partie importante du DMN est ainsi engagée dans le rappel des épisodes mnésiques (étude A2), ce qui est cohérent par ailleurs à des effets similaires qu'on retrouve dans la littérature (Addis et al., 2004; Fletcher et al., 1995; Lundstrom et al., 2005). Ce qui nous amène à suggérer que le précuneus fait la jonction entre un ensemble de processus basé sur des structures de connaissances contextuelles intégrées. Sa fonction serait variable comme le proposait Utevsky et al. (2014) en fonction des tâches à réaliser. Son engagement spécifique aux stimulations requises corrélées à la complexité des stimulations à traiter. Selon les tâches que nous proposons, on peut considérer le fait que le précuneus serait une pièce fonctionnelle essentielle dans des processus de ré-imagination du souvenir comme le suggère Addis et al. (2009).

Une théorie qui pourrait expliquer plus spécifiquement la nature de la fonction du précuneus serait l'hypothèse de la *simulation épisodique constructive* (Addis, 2018; Addis et al., 2009; Addis & Schacter, 2008; Schacter & Addis, 2007; Schacter et al., 2012). Il s'agit de considérer que l'accès aux mémoires épisodiques serait lié à un processus d'imagination. Les détails pertinents sont glanés de diverses mémoires épisodiques pour alimenter la simulation de l'événement du passé. De la même manière que l'imagination du futur. L'association des régions visuelles postérieures à la simulation de la mémoire des événements passés est conforme à l'idée de « récapitulation », à savoir que la réactivation des détails sensoriels, perceptuels et contextuels pendant la récupération recrute les régions neuronales qui ont initialement traité cette information (Johnson et al., 2013; Kahn et al., 2004; Rugg et al., 2008; Wheeler & Buckner, 2004; Woodruff et al., 2005).

La notion de simulation mentale est aussi liée aux processus de projection spatiale égocentriques et allocentriques (Bird & Burgess, 2008; Byrne et al., 2007). De précédentes études avec l'IRMf (Burgess, 2006; Burgess et al., 2001; Burgess et al., 2002) ont indiqué que les régions pariétales médianes fournissent un accès égocentrique à la mémoire spatiale allocentrique à long terme, basée sur le lobe temporal médial, pour permettre une imagerie mentale, une planification et une navigation efficaces (Burgess, 2008). On pense que cet accès est médiatisé par un circuit de transformation, subservi par les cortices pariétales et rétrospénales postérieures, convertissant les représentations allocentriques en représentations égocentriques (et vice versa). L'activation des régions du précuneus et du cortex rétrospénial serait corrélée à un processus de navigation spatiale mentale permettant de cartographier mentalement selon une perspective égocentrique l'expérience passée (Committeri et al., 2004). D'ailleurs, on sait que les lésions du cortex pariétal postérieur nuisent à la navigation et à la mémoire égocentriques (Aguirre & D'Esposito, 1999; Ciaramelli et al., 2010 ; voir aussi Cabeza et al., 2008; Wolbers et al., 2008). Mes résultats s'inscrivent donc dans la lignée des données antérieures et fournissent les premières preuves d'un tel rôle dans le contexte du rappel des épisodes mnésiques.

V.C3. Chronologie et chronesthésie

On a vu que le rôle du précuneus se trouvait être un candidat justifié au regard des fonctions de reconstruction et simulation mentale opérées dans le rappel des épisodes mnésiques. Ici on se concentre sur les aspects pour rendre compte de l'ordre temporel des épisodes en terme chronologique (voir mes études dans l'Axe B).

Plusieurs études récentes en IRMf ont mis en évidence des représentations chronologiques dans l'hippocampe. Par exemple, Thavabalasingam et al. (2018) ont associé un modèle multi-voxel dans l'hippocampe humain à l'intégration de l'information sur la durée de courtes séquences d'événements (Thavabalasingam et al., 2018; Thavabalasingam et al., 2019). Dans la tâche d'appariement et de désappariement de Barnett et al. (2014), lorsqu'un désaccord entre la durée des événements était détecté (comparé à la condition d'appariement), l'hippocampe a montré une connectivité accrue dans le cortex cingulaire postérieur. Les auteurs ont interprété cette constatation comme une preuve que l'hippocampe fonctionne de concert avec le cortex cingulaire postérieur pour le traitement de l'information

contextuelle et la liaison des séquences d'événements en mémoire. Ce dernier résultat correspond bien avec nos résultats dans l'étude B1 (jugement de l'ordre temporel des scènes du film) selon lesquels le cortex du précuneus est sensible à la fois à l'information temporelle (résultats des analyses multivariées) et contextuelles (interaction entre « TD et les intrigues du film » dans les analyses univariées). De plus, Zeithamova et Preston (2017) ont montré que, lors de la récupération, l'activité multivariée dans les régions frontales permet de distinguer si deux objets ont été encodés aux « mêmes » jours ou à des jours « différents » (voir également Nielson et al., 2015).

Ces réponses de nature chronologique pourraient aussi soutenir une forme spécifique de voyage mental initialement décrite par Tulving (2002) : la chronesthésie. Le précuneus contribuerait à l'émergence de ce processus de rappel en mémoire épisodique qui est en même temps chronologique et reconstructif. Il s'agit de se remémorer de l'ordre des événements en les revivant dans l'ordre de manière séquentielle, du plus ancien au plus nouveau. Tulving proposait l'idée qu'une distinction majeure dans le processus de rappel en mémoire épisodique peut être faite entre le mode de récupération et la récupération de l'information stockée. Le mode de récupération représente un état mental (neurocognitif) dans lequel un individu tente de se souvenir d'expériences antérieures, tandis que le Rappel fait référence au succès réel d'une telle tentative

Dans ce contexte, il semble que l'activation du précuneus dans mes études pourrait refléter différents processus liés à la Chronesthésie. Un premier processus serait appuyé sur la distinction de la familiarité proposée par le paradigme *Remember / Know* de l'Axe A et serait lié au succès du récupération auto-noétique ; car l'autre serait corrélé à l'engagement d'un mode de récupération basé sur un voyage mental dans le passé pour juger l'ordre temporel des événements dans l'Axe B. Les structures corticales observées dans nos résultats correspondent à ceux mises à jour par Nyberg et al. (2010) et Addis et al. (2007) pour découvrir les réseaux sous-jacents de la chronesthésie. Les travaux de Nyberg montrent que le précuneus est tout particulièrement engagé lorsqu'il s'agit de s'imaginer se promener dans le passé par rapport à s'imaginer marcher dans le temps présent. De la même manière, Addis, Wong et ses collègues (2007) proposaient une tâche que les participants réalisaient durant un scan IRMf avec les instructions suivantes : (1) « rappeler un événement passé » ou

« envisager un événement futur » ; (2) le calendrier de l'événement (« la semaine dernière » ou « la semaine prochaine » ; « l'année dernière » ou « l'année prochaine » ; ou « les 5 à 20 dernières années » ou « les 5 à 20 prochaines années ») ; (3) le mot indice. À la suite de ces instructions et à partir du mot indice proposé, les participants devaient se souvenir d'un événement passé qui s'est produit pendant la période spécifiée ou imaginer un événement futur qui pourrait se produire dans la même période. Les participants recevaient également les instructions que les épisodes élaborés devaient être plausibles, situés avec précision dans le temps et l'espace pour être au plus proche d'une expérience de nature épisodique et d'assurer la projection de soi (p. ex. se souvenir d'un repas entre midi et deux à une date précise avec Jean-Mouloud et Marc-Abdel au restaurant universitaire ; imaginer la réaction d'Ophélie au futur concert de Heaven Shall Burn). Les résultats indiquaient un réseau commun d'activité des régions pariétales médianes dans l'imagination du passé et du futur selon qu'ils soient organisé de manière chronologique. La région du précuneus fut par conséquent associée au voyage mental dans le temps (Szpunar et al., 2007). L'autre argument intéressant correspondant à l'engagement d'un tel processus spécifique dans l'Axe B, c'est que ce dernier ne nécessite pas l'implication de l'hippocampe.

V.C4. L'émergence de l'état autoéotique : la résultante de l'aboutissement des processus

Une des spécificités importantes de la mémoire épisodique est la qualité de l'état de conscience par lequel on examine mentalement les souvenirs. Au regard de nos résultats, on considère que l'implication du rappel du contexte implique différents processus qui ont la même finalité : le rappel de l'épisode mnésique selon un état de conscience *autoéotique*. La structure du précuneus constitue en cela une candidate intéressante à la participation de la constitution de cette forme de conscience qui projette le participant dans un voyage mental vers le passé. Cela impliquerait des traitements relatifs à la projection de soi-même dans une construction mentale et donc d'une forme de conscience de soi et des informations relatives à soi (Kjaer et al., 2001). En plus, l'activité du précuneus est modulée par différents modes de conscience de soi : elle augmente au repos lorsque l'attention est concentrée sur les stimuli internes, diminue pendant le traitement autoréférentiel concret ou abstrait, et diminue

pendant la perte de conscience due à des troubles neurologiques ou induite par les médicaments (Cavanna, 2007; Farb et al., 2007; Trimble & Cavanna, 2008)

En considérant les structures engagées du précuneus et de l'hippocampe observées dans l'étude A2, on a ici l'empreinte d'une projection de soi qui constituerait un processus pour le rappel des épisodes riches et complexes, au même titre que le mécanisme de *pattern completion*. Plus spécifiquement, je propose que le précuneus participe à un processus de construction du Rappel faisant émerger l'information ecphorique et donc autoéotique de la mémoire des épisodes. La structure contient des informations contextuelles qui sont en rapport avec une mise en perspective égocentrique de l'expérience encodée (Cavanna, 2007; Cavanna & Trimble, 2006; Costigan et al., 2019; Trimble & Cavanna, 2008), qui serait donc associée à l'hippocampe, ou doit être basée sur de simples caractéristiques perceptives de l'élément (connaissance), éventuellement en coopération avec des fonctions d'imagerie autoréférentielle et de mémoire également situées dans le précuneus (Addis et al., 2007; Hassabis et al., 2007).

Dans cette optique, la coactivation de l'hippocampes et du précuneus tel qu'observée dans l'étude A2 suggère que le précuneus facilite le lien entre l'intégration des éléments de bas niveaux (Quoi-Quand-Où) dans l'hippocampe et les structures associées au mode de récupération impliquant un niveau de conscience spécifique. Naghavi et Nyberg (2005) soutiennent cette hypothèse en montrant que les régions du cortex pariétal supérieur, comprenant le précuneus, sont généralement activées dans différentes fonctions comme l'attention et la perception consciente. Ces arguments appuient la constitution d'un modèle basé sur deux processus distincts en ce qui concerne le traitement des souvenirs *Rappelés* et *Familiers* et que dans le cas de nos études il se traduit par des activités accrues dans le précuneus et le réseau PM en général.

Ce qui est, par ailleurs, conforme aux résultats d'études antérieures sur la mémoire de la reconnaissance soutenant les modèles à deux processus (Eichenbaum et al., 2007; Ranganath et al., 2004; Yonelinas, 2001; Yonelinas et al., 2005). Nos résultats dans le précuneus sont cohérents avec la littérature faisant usage de paradigme R/K (Lemogne et al., 2006; Noulhiane et al., 2008; Rauchs et al., 2007). À noter que l'usage de matériaux plus écologiques dans notre cas engagent une activité accrue du précuneus là où elle se trouvait

limitée dans le cas de l'usage de mots (Dörfel et al., 2009). Cela suggère, au regard des résultats similaires que l'on observe dans la littérature que le précuneus - en interaction avec l'hippocampe - rend compte du plus haut niveau de conscience qui caractérise le rappel épisodique et son contexte associé : l'état de conscience auto-noétique lors du rappel des épisodes mnésiques.

V.D. Un modèle combinant des interactions de bas et haut niveau pendant le rappel épisodique

Au regard des chapitres précédents et des résultats de mes études, je propose de considérer une série d'aspects spécifiques qui caractérisent les événements épisodiques et les mécanismes qui peuvent être en jeu lors de leur récupération. Le cadre proposé met en avant le fait que les interactions entre les multiples dimensions des événements épisodiques peuvent se produire à différents niveaux : soit à un bas niveau basé sur des éléments relativement simples de l'épisode (« quoi-où-quand ») et/ou à un niveau plus élevé, comprenant des structures de connaissances plus complexes associées à l'épisode. Je chercherai à redéfinir mes différentes tâches et conditions au regard de ces aspects et proposerai des liens possibles entre les processus de récupération engagés et les régions cérébrales correspondantes.

V.D1. Organisation des événements épisodiques

Je propose quatre caractéristiques principales illustrant les événements épisodiques :

1) L'événement épisodique se place dans un cadre espace-temps et, donc, il possède les dimensions de bas niveau « quoi-où-quand », définissant ce qui se passe dans le continuum spatio-temporel. La figure **Figure 43 – 1.A.** illustre cette idée avec l'expérience dans l'espace-temps représentée sous la forme d'une ligne sur un plan (ligne jaune), où les deux axes correspondent à la position changeant avec le temps. L'événement est un point où quelque chose s'est produit (par exemple, présentation de l'image d'un objet pendant la phase d'encodage de mes expériences), avec le lieu et le temps correspondants sur les axes spatio-temporels. Cette représentation correspond à l'idée initiale de Tulving (1972) concernant les constituants « quoi-où-quand » de la mémoire épisodique, voir I.B. La mémoire épisodique.

2) L'épisode ne comprend pas seulement les éléments « quoi-où-quand », mais des informations contextuelles supplémentaires disponibles au moment de l'encodage font également partie des événements épisodiques. Ceux-ci pourraient par exemple inclure la présence de personnes, de bâtiments et d'autres objets présents à l'endroit/moment de l'événement, ainsi que des actions, des émotions ou tout autre élément qui pourrait potentiellement être associé à l'épisode, parce qu'il s'est produit au même endroit/moment (encore une fois, pensez ici à l'objet-image comme formant l'événement principal). Dans la **Figure 43 – 1.B.**, ces éléments supplémentaires sont représentés comme les points au-dessus du plan espace-temps.

3) Les différents éléments multidimensionnels de l'épisode (cf. point 2, ci-dessus) n'existent pas isolément : ils sont eux-mêmes associés à d'autres événements qui se sont produits avant ou après l'événement considéré. Ces liens peuvent, par exemple, se rapporter à une personne - présente au moment de l'événement - que nous connaissons. Cette personne sera associée à de nombreux autres événements, incluant tous les autres moments et lieux où nous avons rencontré cette personne, ainsi que toutes activités ou émotions que nous associons à cette personne. On retrouvera également des connaissances sémantiques supplémentaires associées, par exemple le fait de connaître le nom et l'âge de cette personne. L'ensemble de ces informations constituera la structure de connaissances associée à l'événement en cours. Dans la figure **Figure 43 – 1.C**, la structure de connaissance de l'événement en cours est représentée comme un nuage de points connectés (donc, associés) au-dessus du plan espace-temps. Cette structure pourrait correspondre à un « modèle situationnel », tel qu'il est postulé dans le cadre du modèle AT/PM par (voir I.E3. Modèle AT/PM de Inhoff & Ranganath, 2017; Ranganath & Ritchey, 2012; Ritchey et al., 2015). Dans cette représentation de la structure de connaissance, il est aussi important de souligner que les éléments épisodiques (mais non sémantiques) impliqués sont eux-mêmes liés au plan espace-temps (lignes en pointillés), car ils se sont également produits au cours de l'histoire du sujet dans le continuum spatio-temporel (ligne jaune).

4) Il existe de multiples structures de connaissances. Celles-ci ne sont pas indépendantes les unes des autres, car les mêmes éléments peuvent appartenir à plusieurs structures. De plus, elles peuvent être assemblées en supra-structures hiérarchiques qui s'étendent sur différents

domaines temporels. Ceci est illustré sur la **Figure 43 – 1.D**. Ces structures interdépendantes et de haut niveau pourraient correspondre au *Self-Memory-System* proposé par Conway et Jobson (2012) dans le cadre de la mémoire autobiographique (I.B3.2b. Le modèle SMS et **Figure 7 – 1.7**). Dans la présente thèse, je n'ai pas spécifiquement ciblé cette organisation hiérarchique, mais la notion générale pourrait être utilisée pour expliquer certains des processus en jeu lors de la récupération de l'ordre temporel dans l'étude B1 qui a utilisé un film avec plusieurs intrigues (voir aussi, **Figure 43 – 3.B**).

Cette représentation des événements épisodiques souligne, d'une part, l'existence d'interrelations fondées sur le lieu et le moment de l'épisode (interactions de bas-niveau au sein du plan spatio-temporel) et, d'autre part, le rôle des connaissances associées qui fournissent des liens plus complexes entre les caractéristiques supérieures des expériences épisodiques (interactions de haut-niveau engageant des structures de connaissances,

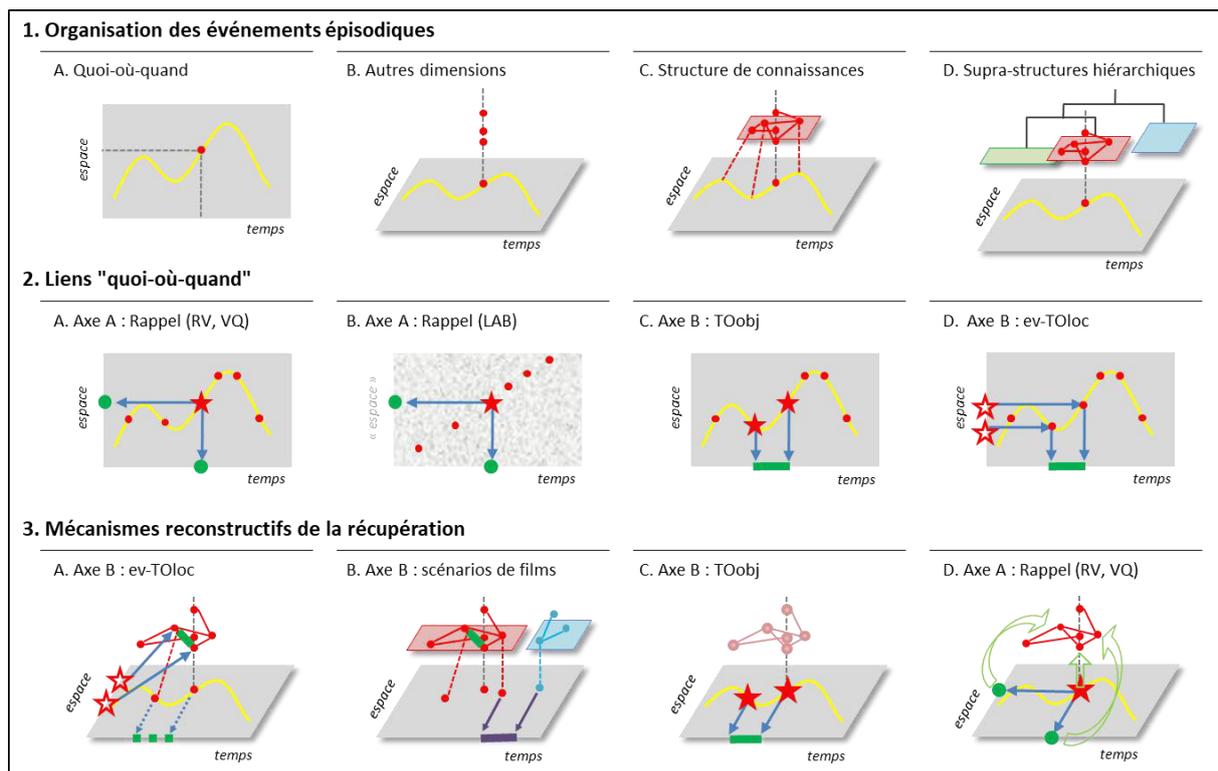


Figure 43 - VI. Modèle de mémoire épisodique.

représentées au-dessus du plan espace-temps par les illustrations **Figure 43 – 1.C** et **1.D**).

V.D2. Les liens « quoi-où-quand » lors du rappel des événements épisodiques

Je vais maintenant discuter comment les tâches de rappel que j'ai utilisées dans ma thèse pourraient être comprises par rapport à cette organisation multidimensionnelle. En particulier, je vais essayer d'expliquer comment - étant donné la structure du contexte d'encodage - le participant peut utiliser une dimension (par exemple « quoi ») pour récupérer des informations sur une autre dimension du même épisode (« où » ou « quand »). Dans cette section, je vais simplement considérer l'influence des liens entre les dimensions quoi-où-quand (processus de niveau bas, dans le plan espace-temps). Ensuite, dans la section suivante, je me tournerai vers la contribution des processus de plus haut niveau (au-dessus du plan espace-temps) pour expliquer mes principaux résultats.

La première phase de la tâche proposée dans l'axe A consistait à présenter aux participants un objet qu'ils avaient vu lors de l'encodage (« quoi ») et à leur demander un jugement R/K. Mes résultats ont montré que les réponses *Rappel* (qui dans l'étude A2 étaient associées à l'activation de l'hippocampe, du cortex préfrontal médian (vmPFC), et aussi du précuneus) correspondent à la capacité de retrouver les sources « où » ou « quand » du même épisode. On peut essayer de représenter cela sur le plan espace-temps introduit dans la **Figure 43 – 1.A.** La figure **Figure 43 – 2.A.** montre ce qui peut se passer lorsque le codage a lieu dans un continuum spatio-temporel (contexte RV et VQ, dans l'étude A1). L'expérience d'encodage dans l'espace et le temps est représentée par la ligne jaune. Lors de la récupération, on montre au participant l'objet (étoile rouge) et il accède avec succès aux éléments spatiaux ou temporels de l'épisode (points verts). Le processus impliqué ici est représenté par les flèches bleues et sera discuté plus en détail ci-dessous. La figure **Figure 43 – 2.B.** montre la même situation, mais en considérant le contexte d'encodage LAB. Les différents épisodes sont positionnés également sur un plan « spatio-temporel » qui - pour chaque événement (points rouges) - associe un objet, un lieu et un temps. Cependant, la représentation ne contient plus aucune ligne, ce qui correspondrait à l'expérience structurée du sujet pendant l'encodage. En fait, l'élément « où » se réfère ici uniquement aux images (couplées avec les objets pendant l'encodage) qui n'ont pas de relation cohérente entre elles dans l'expérience LAB (l'axe espace, ici, n'est pas continu). Cependant, au niveau de cette représentation, le rappel des éléments « où-quand » de l'épisode pourrait se faire par des mécanismes similaires comme on l'a vu dans la **Figure 43 – 2.A.**, voir les flèches bleues.

Une représentation analogue, c'est-à-dire basée uniquement sur le plan espace-temps, peut être utilisée pour représenter la tâche employée dans l'Axe B. Maintenant, le jugement exige de retrouver deux événements, afin de déterminer leur ordre temporel. Les **Figure 43 – 2.C.** représentent l'accès à la relation temporelle entre les deux événements (ligne verte sur l'axe des temps), pour deux versions de la tâche (TOobj, ev-TOloc). Ici, je considère spécifiquement un contexte d'encodage comprenant une expérience cohérente et continue (RV ou VQ, cf. présence de la ligne jaune sur le plan espace-temps). La condition TOobj implique un indice « objet » (étoile rouge, dans la Fig **Figure 43 – 2.C.**) et, outre le fait de devoir accéder à deux événements plutôt qu'à un seul, la récupération d'informations temporelles peut apparaître similaire à ce que on a vu pour l'Axe A (cf. lignes bleues). En revanche, la condition ev-TOloc requiert un ensemble d'opérations différentes, car la recherche temporelle est demandée à partir de la dimension spatiale « où » (voir les étoiles rouges vides, sur l'axe espace de la **Figure 43 – 2.D.**). On peut imaginer que la récupération impliquera maintenant l'utilisation de certaines informations stockées sur l'expérience (ligne jaune), plus l'occurrence des événements épisodiques (points rouges).

Pour la troisième condition de ces études (noe-TOloc, avec présentation d'images de lieux visités, mais non-associés à des objets pendant l'encodage) le rappel serait basé uniquement sur les correspondances données par l'expérience (ligne jaune). Quelles que soient les opérations et les processus, le point clé ici est que - avec cette représentation - pour deux événements encodés à la même distance temporelle, le changement de condition (TOloc vs. ev-TOloc) ne devrait pas affecter le jugement temporel (la longueur des lignes vertes sur l'axe temporel est la même pour les deux conditions). Cela correspondrait à une vision purement chronologique de l'organisation temporelle de la mémoire épisodique (ex Friedman), mais ne correspond pas à ce que mes résultats comportementaux et d'imagerie ont montré.

V.D3. Impact des connaissances de haut niveau et mécanismes reconstructifs du rappel

Mes résultats, en particulier dans l'Axe B, ont montré que le rappel d'informations épisodiques est modulé par le contexte d'encodage (voir **Figure 40 – IV.B2.3**). J'ai montré que la structure du scénario dans l'étude B1 et les différentes conditions de la tâche d'ordre temporel dans les études B2 et B3 modulent les performances de rappel et l'activité

cérébrale dans le précuneus. Le précuneus était également activé dans l'étude A2, spécifiquement pour les épisodes récupérés avec leur contexte spatial ou temporel (réponses *Rappel*). Contrairement aux résultats d'imagerie de l'Axe B, l'étude A2 a également montré une activation de l'hippocampe et du vmPFC (voir **Figure 32** – IV.A2.2 et **Figure 33** – IV.A2.3). Dans les sections précédentes de la discussion j'ai discuté de plusieurs processus qui peuvent expliquer l'activation de ces aires, notamment en me référant au mécanisme de *pattern completion* dans l'Axe A (Horner & Burgess, 2014; Rolls, 2013; Rolls, 2016) et aux processus de *reconstruction* dans l' Axe B (Addis, 2018; Addis & Schacter, 2008; Nyberg et al., 2010; Piolino et al., 2009; Schacter & Addis, 2007; Schacter et al., 2012). Je vais ici tenter de relier ces perspectives, en particulier dans le cadre de l'organisation proposée des événements dans la mémoire épisodique (voir **Figure 43**).

Le principe central de ma proposition est que les processus sur le plan « espace-temps » reposent sur des mécanismes de *pattern completion*, tandis que les processus impliquant des structures de connaissances (c'est-à-dire celles représentées au-dessus du plan espace-temps) s'appuient sur des mécanismes *reconstructifs*. Je propose que les opérations dans le plan espace-temps soient effectuées principalement par l'hippocampe et le cortex préfrontal ; tandis que le réseau PM, et le précuneus en particulier, est responsable des opérations impliquant les structures de connaissance. Un autre élément que j'estime pertinent est qu'une fois que le processus de rappel se passe en dehors du plan espace-temps, la phénoménologie du rappel s'accompagne d'un état de conscience auto-néotique.

Je vais maintenant réexaminer mes différentes expériences, mais en cherchant à intégrer également l'apport des structures de connaissance, en fonction du contexte d'encodage et de la tâche de rappel. Je commencerai par les études B3 et B1 qui ont montré des modulations de la récupération d'ordre temporel, tant au niveau comportemental qu'au niveau imagerie (dans le précuneus) ; puis je proposerai une interprétation concernant les résultats de l'étude A2 (incluant l'activation du précuneus, mais aussi de l'hippocampe et du vmPFC).

La figure **Figure 43** – 3.A. propose un mécanisme de récupération pour la condition ev-Toloc de l'étude B3, mais à la différence de la figure **Figure 43** – 2.D., comprenant maintenant aussi la contribution des structures de connaissance. Là encore, les indices spatiaux (« où ») sont

représentés sur l'axe de l'espace (étoiles rouges vides). Ces éléments spatiaux sont maintenant raccordable à la dimension temporelle non seulement sur le plan espace-temps, mais aussi via la structure de connaissances. De manière critique, la distance entre les deux événements ne dépend pas seulement de la distance chronologique (c'est-à-dire la distance sur l'axe du temps, ligne verte pointillée), mais aussi de leur position dans la structure de connaissances (ligne verte reliant les deux événements dans la structure). Cela peut les rendre plus similaires et donc plus difficiles à juger. C'est ainsi que j'expliquerai l'impact des différentes conditions de rappel (TOloc vs. TOobj) sur la performance de rappel temporel dans l'étude B2 (comparer avec **Figure 43 – 3.C.**, et voir discussion ci-dessous).

Des mécanismes analogues pourraient expliquer l'influence du scénario/intrigues sur l'effet de la distance temporelle dans l'étude B1. Dans la **Figure 43 – 3.B.**, les différents scénarios sont représentés par des structures de connaissance spécifiques (en rouge et bleu) : lorsque le participant doit juger deux événements appartenant au même scénario, la structure va avoir un impact sur le jugement (liens en vert, comme en **Figure 43 – 3.A.**), tandis que lorsque les deux événements sont encodés dans des structures séparées, le processus de recherche n'est pas affecté par ces dimensions de haut niveau (voir flèches violettes foncées, et distance temporelle correspondante sur l'axe « temps » de la **Figure 43 – 3.B.**).

Sur la base des résultats d'imagerie des études B1 et B3, j'ai associé l'exploration / recherche au sein des structures de connaissance (cf. flèches bleues dans les figures **Figure 43 – 3.A** et **3.B**) à l'activation du précuneus. Comme indiqué dans le Chapitre V.C, ce processus de recherche peut être lié aux théories de *simulation mentale* et de *reconstruction*. La simulation mentale est le processus qui reconstruit l'expérience vécue de nature continue et congruent. La complexité de la nature des relations entre les dimensions de l'épisode et leur interaction avec des structures de connaissances intégrées nécessite un outillage cognitif à même de reproduire l'expérience du passé (*Chronéstésie/voyage mentale* de Tulving (1985b) et Nyberg et al. (2010); *Constructive Episodic Simulation* de Schacter et Addis (2007) et Addis et Schacter (2008), voir V.C. Le processus de rappel dans le précuneus). La concentration de ces éléments, tant sur le plan fonctionnel que cérébral portent l'émergence de la qualité autoéotique du souvenir rappelé.

Nous devrions nous poser la question de pourquoi la condition TObj dans l'étude B3 n'a pas produit d'activité BOLD accrue dans le précuneus. Les objets (« quoi ») ont été encodés pendant l'exploration de la ville virtuelle et, en fait, appartenaient au même épisode que les éléments spatiaux (« où ») utilisés pour la condition ev-Toloc. Ainsi, pourquoi le jugement temporel basé sur les objets n'a pas impliqué de recherche dans la structure de connaissance correspondante (qui, selon l'argument ci-dessus, devrait conduire à l'activation du précuneus) ? Je suggère que cela reflète le fait que l'information « quoi » (objet) peut être directement liée à l'information « quand » correspondante dans le plan espace-temps (voir les lignes bleues sur la **Figure 43 – 3.C.**). Comme il a été noté ci-dessus lors de la discussion de la **Figure 43 – 2**, j'associe cela au mécanisme de *pattern completion* (voir I.B1.1. Encodage et I.B1.3. Rappel, et voir aussi par rapport aux substrats neuronaux I.D1.1. L'hippocampe & cortex). Cela comprend la récupération des éléments de base de l'événement épisodique, définis comme les éléments quoi-où-quand de l'épisode.

Je dois néanmoins noter que dans la condition TObj de l'étude B3, ce procédé peut avoir fonctionné à un niveau assez superficiel. Le participant avait à signaler l'ordre des deux événements, mais n'avait pas reçu d'instructions particulière de récupérer l'épisode dans son ensemble (récupération holistique, Horner et al., 2015; Ngo et al., 2019). En revanche, c'est exactement ce qui a été demandé dans les études de l'axe A. Là encore, les participants ont dû retrouver les éléments de base « où-quand » de l'épisode à partir d'un indice « quoi » (objet), mais on leur a demandé explicitement de répondre en fonction de leurs sentiments subjectifs sur le résultat de la récupération (réponses *Rappel vs Familier*). Je suggère que dans cette situation, le mécanisme de *pattern completion* était à plein jeu, conduisant à l'accès à des informations autres que le simple « quoi-où-quand » (c'est-à-dire une activation automatique d'éléments de la structure de connaissance, voir les flèches vertes dans la **Figure 43 – 3.D.**) et - enfin - à faire émerger un état de conscience autoconsciente. Dans le cas où cela n'arrive pas, on peut situer là les processus de récupération basés sur la familiarité. Il s'agit de processus à l'œuvre lors du rappel d'un épisode dont le niveau de complexité est réduit. Non par la profondeur de son encodage comme pourrait le suggérer les théories qui se réclament de profondeur de traitement (Craik & Lockhart, 1972), mais plutôt par le manque d'accès aux relations entre les dimensions de l'épisode, qui sont stockées dans les structures de connaissance.

En reliant ces points aux résultats d'imagerie de l'étude A2, je suggère que l'activation de l'hippocampe et de la vmPFC reflète l'engagement complet du processus *pattern completion*; tandis que l'activation du précuneus est liée à l'accès aux structures de connaissance et à la génération de l'état de conscience auto-noétique. Je m'attends à ce que si la même tâche de récupération R/K suivant un encodage des événements en condition LAB (cf. étude A1, mais qui ne comprenait pas d'IRMf), nous observerions également l'activation de l'hippocampe et de la vmPFC (comme résultat du processus *pattern completion*, voir **Figure 43 – 2.B.**), mais sans activation concomitante du précuneus (absence d'une structure de connaissance et de *reconstruction*). Cela pourrait être facilement testé dans des études futures, qui pourraient également utiliser des analyses de la connectivité interrégionale pour mieux comprendre l'interaction entre le précuneus et l'hippocampe lors de l'action conjointe des processus *pattern completion* et de *reconstruction* (voir aussi Renoult et al., 2019).

En résumé, je propose un modèle qui se caractérise par la coexistence de deux mécanismes principaux de récupération : un processus de bas niveau qui permet les interactions entre les éléments simples du quoi-où-quand de l'épisode ; et un processus de haut niveau qui opère sur des structures de connaissances plus complexes. Le premier processus peut être lié au processus de *pattern completion* et associé principalement à l'hippocampe et au vmPFC (voir I.E1. BIC & BBB de Eichenbaum et al., 2007) ; tandis que le second peut être lié aux vues *reconstructives* de la récupération épisodique (I.B1.3b. La reconstruction ; voir Nyberg et al., 2010 et Addis & Schacter, 2008; Schacter & Addis, 2007) et associé à un système de mémoire médiale postérieure, y compris le précuneus (voir I.E3. Modèle AT/PM de Ranganath & Ritchey, 2012). Le fonctionnement de ces processus - et systèmes cérébraux - dépendra des demandes spécifiques de récupération et du contexte d'encodage, ce dernier contribuant largement à la construction des structures de connaissance.

Partie VI : Conclusion

Cette thèse devait répondre à trois objectifs principaux : 1) développer de nouveaux protocoles expérimentaux pour étudier la mémoire des épisodes mnésiques encodés dans des situations comprenant un contexte riche et écologique ; 2) évaluer l'influence du contexte temporel et spatial sur la performance de rappel des épisodes encodés dans ces situations hautement écologiques ; et 3) élucider les structures corticales sous-jacentes aux traitements de ces dimensions contextuelles.

Le développement des protocoles d'études faisant usage de films, de réalité virtuelle et d'une application mobile géolocalisée lors de la phase d'encodage ont été un succès. Les performances de rappel comportementales, et sous IRMf, par le moyen de deux tâches : une tâche hybride Rappel/Familier et de Mémoire source ; et une tâche de jugement de l'ordre temporel ont abouti à des résultats concluants pouvant entériner l'intérêt de l'usage des protocoles écologiques.

Mes résultats comportementaux ont démontré que lorsque l'on demande aux participants de se rappeler d'un événement épisodique (Axe A), la mémoire se déployait de la même manière dans l'ensemble des modalités d'encodage : le sentiment subjectif de récupération (réponses *Rappel*, au lieu de *Familier*) était directement lié à la disponibilité des sources « où-quand ». L'étude IRMf a mis en évidence une activité accrue dans le cortex temporal médial et frontal, mais aussi du précuneus. Dans la tâche de jugement de l'ordre temporel j'ai observé une modulation des temps de réaction et de l'activité sélectivement dans le précuneus en fonction de la distance temporelle entre les épisodes pendant la phase l'encodage. Plus important, à travers les études, j'ai constaté que ces effets comportementaux et d'imagerie sont modulés en fonction d'autres facteurs contextuels associés aux épisodes écologiques (p. ex. facteurs spatiaux, contenu sémantique, modalité d'encodage), ce qui démontre que l'information épisodique traitée par le précuneus dépasse les dimensions classiques « quoi, où, quand ».

Ces résultats mettent en avant l'implication du lobe pariétal médian pour le rappel des épisodes mnésiques écologiques et suggèrent son implication dans le rappel conscient et subjectif d'un épisode. J'ai proposé un modèle qui décrit les processus de récupération des épisodes mnésiques basé sur des processus de bas niveau (*pattern completion*) et de haut niveau (*reconstruction*) fonctionnant sur les éléments « quoi-où-quand » simples et, de manière plus critique, sur des structures de connaissance. J'associe le premier processus à l'activation de l'hippocampe et du cortex préfrontal, et l'exploration des structures de connaissance à l'activité du précuneus. En plus, je suggère que lors de ce dernier processus, l'intégration multidimensionnelle des épisodes mnésiques est impliquée dans la génération de l'état de conscience auto-noétique qui caractérise la mémoire épisodique.

Plus généralement, mes études attestent l'importance d'étudier la cognition humaine dans son milieu écologique, en démontrant ici le rôle décisif du précuneus, bien qu'il s'agisse d'une structure éloignée du réseau classique temporo-frontale de la mémoire épisodique. Ces présents travaux m'encouragent à penser que la compréhension des mécanismes cognitifs humains doit être envisagée dans le milieu dans lequel ces fonctions ont émergé au cours de l'évolution. Je souscris à l'idée que la mémoire épisodique constitue une des fonctions les plus puissantes concernant le déploiement d'un comportement adapté aux pressions environnementales et, qu'en ce sens, l'environnement constitue un facteur substantiel de la structure fonctionnelle de la mémoire épisodique.

Table des figures

Figure 1- I.1 : Modèle modal d'Atkinson & Schiffrin (1968)	14
Figure 2 – I.2 : Taxonomie de la mémoire à long-terme selon Squire et Zola-Morgan (1988).	16
Figure 3 - I.3 : les schémas d'après Ghosh & Gilboa (2014)	24
Figure 4 - I.4 : le bureau de l'expérience de Brewer & Treyens (1981)	26
Figure 5 - I.5 : Conception mono hiérarchique de Tulving (1985).... Erreur ! Signet non défini.	
Figure 6 - I.6 : Le modèle GAPS de Tulving (1983)	43
Figure 7 - I.7: Le Self-Memory System de Conway & Jobson (2012)	48
Figure 8 – I.8 : Exemple de paradigme Remember / Know	53
Figure 9 – I.9 : Le Test Episodique de Mémoire du Passé autobiographique (TEMPau)	55
Figure 10 - I.10 : Le système mémoire du lobe temporal médian (Squire & Zola-Morgan 1991)	58
Figure 11 - I.11 : Effet Remember / Know	66
Figure 12 - I.12 : Le système mémoire du lobe temporal médian	70
Figure 13 - I.13 : Les systèmes Antero-Médian / Postérieur Médian (AT/PM)	75
Figure 14 - I.14 : Protocole classique de la mémoire selon Hannula et al. (2013)	79
Figure 15 - I.15 : Étude pionnière en réalité virtuelle (Burgess et al. 2001)	81
Figure 16 - I.16 : Réponse BOLD modulée par les distances temporelles (Kwok et al. 2013)	85
Figure 17 - I.17 : Représentation de l'espace et du temps dans l'hippocampe (Nielson et al. 2015)	88
Figure 18 - III.1 : Degrés de contrôle et de réalisme des protocoles d'encodage	94
Figure 19 - III.2 : Protocole d'encodage en Laboratoire (LAB)	96

Figure 20 - III.3 : Protocole d'encodage vidéo (VI)	98
Figure 21 - III.4 : Protocole d'encodage en réalité virtuelle (RV)	100
Figure 22 - III.5. : L'architecture globale du système BREAL	103
Figure 23 - III.6 : Architecture du système expert	106
Figure 24 - III.7 : L'interface de contrôle et d'administration	108
Figure 25 - III.8 : Protocole d'encodage en vie quotidienne (VQ)	110
Figure 26 - IV.A1.1. L'ensemble des 3 protocoles d'encodage proposés de l'étude A1 (et B2).	112
Figure 27 - IV.A1.2: Protocole Remember / Know (R/K) et Mémoire Source (MS)	115
Figure 28 - IV.A1.3 : Résultats comportementaux R/K de l'étude A1	120
Figure 29 - IV.A1.4: Précision du rappel de la source	122
Figure 30 - IV.A1.5 : Résultats des régressions logistiques linéaires selon le contexte en Réalité Virtuelle (RV), Vie Quotidienne (VQ) et Laboratoire (LAB)	123
Figure 31 - IV.A2.1 : Modèle de régression logistique linéaire	130
Figure 32 - IV.A2.2: Résultats univariées du contraste OR > OF	132
Figure 33 - IV.A2.3: Résultats du contraste OR + OF > OE	134
Figure 34 - IV.B1.1 : Variables contextes et Tâches	138
Figure 35 - IV.B1.2 : Résultats des analyses du comportement	144
Figure 36 - IV.B1.3: Contrastes et Résultats IRMf univariées	146
Figure 37 - IV.B1.4 : Résultats IRMf multivariée	149
Figure 38 - IV.B2.1 : Tâche de jugement de l'ordre temporel des objets (TOobj)	153
Figure 39 - IV.B2.2: Tâche de jugement de l'ordre temporel des lieux (TOloc)	155
Figure 40 - IV.B2.3: Précision et Similarité Temporelle	158
Figure 41 - IV.B3.1 : Régression hiérarchique sur les Temps de Réactions (TR) et la Précision (%)	166
Figure 42 - IV.B3.2: ROI Précuneus de 8 mm	168

Références

- Abichou, K., La Corte, V., & Piolino, P. (2017). Does virtual reality have a future for the study of episodic memory in aging? *Gériatrie et Psychologie Neuropsychiatrie du Vieillissement*, *15*(1), 65-74.
- Addis, D. R. (2018). Are episodic memories special? On the sameness of remembered and imagined event simulation. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, *48*(2-3), 64-88.
- Addis, D. R., McIntosh, A. R., Moscovitch, M., Crawley, A. P., & McAndrews, M. P. (2004). Characterizing spatial and temporal features of autobiographical memory retrieval networks: a partial least squares approach. *Neuroimage*, *23*(4), 1460-1471.
- Addis, D. R., Musicaro, R., Pan, L., & Schacter, D. L. (2010). Episodic simulation of past and future events in older adults: Evidence from an experimental recombination task. *Psychology aging*, *25*(2), 369.
- Addis, D. R., Pan, L., Vu, M.-A., Laiser, N., & Schacter, D. L. (2009). Constructive episodic simulation of the future and the past: Distinct subsystems of a core brain network mediate imagining and remembering. *Neuropsychologia*, *47*(11), 2222-2238.
- Addis, D. R., & Schacter, D. L. (2008). Constructive episodic simulation: Temporal distance and detail of past and future events modulate hippocampal engagement. *Hippocampus*, *18*(2), 227-237.
- Addis, D. R., Wong, A. T., & Schacter, D. L. (2007). Remembering the past and imagining the future: common and distinct neural substrates during event construction and elaboration. *Neuropsychologia*, *45*(7), 1363-1377.
- Aggleton, J. P., Baddeley, A. D., & Conway, M. A. (2001). *Episodic memory: New directions in research* : Oxford University Press.
- Aggleton, J. P., & Brown, M. W. (1999). Episodic memory, amnesia, and the hippocampal–anterior thalamic axis. *Behavioral Brain Sciences*, *22*(3), 425-444.
- Agster, K. L., Fortin, N. J., & Eichenbaum, H. (2002). The hippocampus and disambiguation of overlapping sequences. *J Neurosci*, *22*(13), 5760-5768. doi:20026559
- Aguirre, G. K., & D'Esposito, M. (1999). Topographical disorientation: a synthesis and taxonomy. *Brain*, *122*(9), 1613-1628.
- Allé, M. C., Manning, L., Potheegadoo, J., Coutelle, R., Danion, J.-M., & Berna, F. (2017). Wearable cameras are useful tools to investigate and remediate autobiographical memory impairment: a systematic PRISMA review. *Neuropsychology review*, *27*(1), 81-99.
- Alvarado, M. C., & Bachevalier, J. (2005). Comparison of the effects of damage to the perirhinal and parahippocampal cortex on transverse patterning and location memory in rhesus macaques. *Journal of Neuroscience*, *25*(6), 1599-1609.
- Amiez, C., & Petrides, M. (2007). Selective involvement of the mid-dorsolateral prefrontal cortex in the coding of the serial order of visual stimuli in working memory. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *104*(34), 13786-13791. doi:10.1073/pnas.0706220104
- Anderson, J. R. (1974). Retrieval of propositional information from long-term memory. *Cognitive psychology*, *6*(4), 451-474.
- Annis, J., Malmberg, K. J., Criss, A. H., & Shiffrin, R. M. (2013). Sources of interference in recognition testing. *Journal of experimental psychology: Learning, Memory, Cognition*, *39*(5), 1365.
- Atkinson, R. C., & Juola, J. F. (1973). Factors influencing speed and accuracy of word recognition. *Attention performance IV*, 583-612.
- Atkinson, R. C., & Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. In *Psychology of learning and motivation* (Vol. 2, pp. 89-195): Elsevier.
- Baars, B. J. (2002). The conscious access hypothesis: origins and recent evidence. *Trends in cognitive sciences*, *6*(1), 47-52.
- Badde, S., & Heed, T. (2016). Towards explaining spatial touch perception: Weighted integration of multiple location codes. *Cogn Neuropsychol*, *33*(1-2), 26-47. doi:10.1080/02643294.2016.1168791
- Baddeley, A. (2000). The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends in cognitive sciences*, *4*(11), 417-423.
- Baddeley, A., Eysenck, M., & Anderson, M. (2014). *Memory* (2nd Ed.): Psychology Press.

- Badre, D., & Wagner, A. D. (2007). Left ventrolateral prefrontal cortex and the cognitive control of memory. *Neuropsychologia*, 45(13), 2883-2901.
- Barensse, M. D., Gaffan, D., & Graham, K. S. (2007). The human medial temporal lobe processes online representations of complex objects. *Neuropsychologia*, 45(13), 2963-2974.
- Barnett, A. J., O'Neil, E. B., Watson, H. C., & Lee, A. C. (2014). The human hippocampus is sensitive to the durations of events and intervals within a sequence. *Neuropsychologia*, 64, 1-12.
- Bartlett, F. C. (1932). *remembering: A study in experimental and social psychology* (C. U. Press. Ed.).
- Bergson, H. (2013). *Matière et mémoire* : Presses Électroniques de France.
- Bero, A. W., Meng, J., Cho, S., Shen, A. H., Canter, R. G., Ericsson, M., & Tsai, L.-H. (2014). Early remodeling of the neocortex upon episodic memory encoding. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(32), 11852-11857.
- Bird, C. M., & Burgess, N. (2008). The hippocampus and memory: insights from spatial processing. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(3), 182.
- Bjork, R. A. (1989). An adaptive mechanism in human memory. *Varieties of memory consciousness*, 309-330.
- Bjork, R. A. (2001). Recency and recovery in human memory. *The nature of remembering: Essays in honor of Robert G. Crowder*, 211-232.
- Blumenfeld, R. S., Lee, T. G., & D'Esposito, M. (2014). The effects of lateral prefrontal transcranial magnetic stimulation on item memory encoding. *Neuropsychologia*, 53, 197-202.
- Blumenfeld, R. S., Parks, C. M., Yonelinas, A. P., & Ranganath, C. (2011). Putting the pieces together: the role of dorsolateral prefrontal cortex in relational memory encoding. *Journal of cognitive neuroscience*, 23(1), 257-265.
- Boltz, M. (1992). Temporal accent structure and the remembering of filmed narratives. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception Performance*, 18(1), 90.
- Bonnici, H. M., Chadwick, M. J., Lutti, A., Hassabis, D., Weiskopf, N., & Maguire, E. A. (2012). Detecting representations of recent and remote autobiographical memories in vmPFC and hippocampus. *Journal of Neuroscience*, 32(47), 16982-16991.
- Bower, G. H., & Karlin, M. B. (1974). Depth of processing pictures of faces and recognition memory. *Journal of Experimental Psychology*, 103(4), 751.
- Bowles, B., Crupi, C., Mirsattari, S. M., Pigott, S. E., Parrent, A. G., Pruessner, J. C., . . . Köhler, S. (2007). Impaired familiarity with preserved recollection after anterior temporal-lobe resection that spares the hippocampus. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(41), 16382-16387.
- Brady, T. F., Konkle, T., & Alvarez, G. A. (2011). A review of visual memory capacity: Beyond individual items and toward structured representations. *Journal of vision*, 11(5), 4-4.
- Brady, T. F., Konkle, T., Alvarez, G. A., & Oliva, A. (2008). Visual long-term memory has a massive storage capacity for object details. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(38), 14325-14329.
- Bransford, J. D., & Johnson, M. K. (1972). Contextual prerequisites for understanding: Some investigations of comprehension and recall. *Journal of verbal learning verbal behavior*, 11(6), 717-726.
- Brewer, J. B., Zhao, Z., Desmond, J. E., Glover, G. H., & Gabrieli, J. D. (1998). Making memories: brain activity that predicts how well visual experience will be remembered. *Science*, 281(5380), 1185-1187.
- Brewer, W. F., & Treyens, J. C. (1981). Role of schemata in memory for places. *Cognitive psychology*, 13(2), 207-230.
- Bröder, A., & Meiser, T. (2007). Measuring source memory. *Zeitschrift für Psychologie/Journal of Psychology*, 215(1), 52-60.
- Brown, G. D., Neath, I., & Chater, N. (2007). A temporal ratio model of memory. *Psychological review*, 114(3), 539.
- Brown, N. R., Rips, L. J., & Shevell, S. K. (1985). The Subjective Dates of Natural Events in Very-Long-Term Memory. *Cognitive psychology*, 17(2), 139-177. doi:Doi 10.1016/0010-0285(85)90006-4
- Bruce, K. R., & Pihl, R. O. (1997). Forget" drinking to forget": enhanced consolidation of emotionally charged memory by alcohol. *Experimental clinical psychopharmacology*, 5(3), 242.
- Bruffaerts, R., Dupont, P., Peeters, R., De Deyne, S., Storms, G., & Vandenberghe, R. (2013). Similarity of fMRI activity patterns in left perirhinal cortex reflects semantic similarity between words. *Journal of Neuroscience*, 33(47), 18597-18607.
- Brunec, I. K., Moscovitch, M., & Barensse, M. D. (2018). Boundaries shape cognitive representations of spaces and events. *Trends in cognitive sciences*, 22(7), 637-650.

- Brunswik, E. (1955). Representative design and probabilistic theory in a functional psychology. *Psychological review*, 62(3), 193.
- Buckner, R. L., & Wheeler, M. E. (2001). The cognitive neuroscience of remembering. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(9), 624.
- Burgess, N. (2006). Spatial memory: how egocentric and allocentric combine. *Trends Cogn Sci*, 10(12), 551-557. doi:10.1016/j.tics.2006.10.005
- Burgess, N. (2008). Spatial cognition and the brain. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1124(1), 77-97.
- Burgess, N., Becker, S., King, J. A., & O'Keefe, J. (2001). Memory for events and their spatial context: models and experiments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 356(1413), 1493-1503. doi:DOI 10.1098/rstb.2001.0948
- Burgess, N., Maguire, E. A., & O'Keefe, J. (2002). The human hippocampus and spatial and episodic memory. *Neuron*, 35(4), 625-641. doi:10.1016/s0896-6273(02)00830-9
- Byrne, P., Becker, S., & Burgess, N. (2007). Remembering the past and imagining the future: a neural model of spatial memory and imagery. *Psychol Rev*, 114(2), 340-375. doi:10.1037/0033-295X.114.2.340
- Cabeza, R., Ciaramelli, E., & Moscovitch, M. (2012). Cognitive contributions of the ventral parietal cortex: an integrative theoretical account. *Trends in cognitive sciences*, 16(6), 338-352.
- Cabeza, R., Ciaramelli, E., Olson, I. R., & Moscovitch, M. (2008). The parietal cortex and episodic memory: an attentional account. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(8), 613.
- Cabeza, R., Mangels, J., Nyberg, L., Habib, R., Houle, S., McIntosh, A. R., & Tulving, E. (1997). Brain regions differentially involved in remembering what and when: a PET study. *Neuron*, 19(4), 863-870. doi:Doi 10.1016/S0896-6273(00)80967-8
- Cabeza, R., & Moscovitch, M. (2013). Memory systems, processing modes, and components: functional neuroimaging evidence. *Perspectives on psychological science*, 8(1), 49-55.
- Cabeza, R., Rao, S. M., Wagner, A. D., Mayer, A. R., & Schacter, D. L. (2001). Can medial temporal lobe regions distinguish true from false? An event-related functional MRI study of veridical and illusory recognition memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(8), 4805-4810.
- Cansino, S., Maquet, P., Dolan, R. J., & Rugg, M. D. (2002). Brain activity underlying encoding and retrieval of source memory. *Cerebral cortex*, 12(10), 1048-1056.
- Cantin, S. (1955). La mémoire et la réminiscence d'après Aristote. *Laval théologique et philosophique*, 11(1), 81-99.
- Cavanna, A. E. (2007). The precuneus and consciousness. *CNS Spectrums*, 12(7), 545-552.
- Cavanna, A. E., & Trimble, M. R. (2006). The precuneus: a review of its functional anatomy and behavioural correlates. *Brain*, 129(3), 564-583.
- Chadwick, M. J., Hassabis, D., & Maguire, E. A. (2011). Decoding overlapping memories in the medial temporal lobes using high-resolution fMRI. *Learning Memory*, 18(12), 742-746.
- Chow, T. E., & Rissman, J. (2017). Neurocognitive mechanisms of real-world autobiographical memory retrieval: insights from studies using wearable camera technology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1396(1), 202-221.
- Ciaramelli, E., Grady, C. L., & Moscovitch, M. (2008). Top-down and bottom-up attention to memory: a hypothesis (AtoM) on the role of the posterior parietal cortex in memory retrieval. *Neuropsychologia*, 46(7), 1828-1851.
- Ciaramelli, E., Rosenbaum, R. S., Solcz, S., Levine, B., & Moscovitch, M. (2010). Mental space travel: damage to posterior parietal cortex prevents egocentric navigation and reexperiencing of remote spatial memories. *Journal of experimental psychology: Learning, Memory, Cognition*, 36(3), 619.
- Clarke, A., & Tyler, L. K. (2014). Object-specific semantic coding in human perirhinal cortex. *Journal of Neuroscience*, 34(14), 4766-4775.
- Cohen, N. J., & Eichenbaum, H. (1993). Memory, amnesia, and the hippocampal system.
- Collins, A. M., & Quillian, M. R. (1969). Retrieval Time from Semantic Memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 8(2), 240-&. doi:Doi 10.1016/S0022-5371(69)80069-1
- Committeri, G., Galati, G., Paradis, A.-L., Pizzamiglio, L., Berthoz, A., & LeBihan, D. (2004). Reference frames for spatial cognition: different brain areas are involved in viewer-, object-, and landmark-centered judgments about object location. *Journal of cognitive neuroscience*, 16(9), 1517-1535.
- Constantinescu, A. O., O'Reilly, J. X., & Behrens, T. E. J. (2016). Organizing conceptual knowledge in humans with a gridlike code. *Science*, 352(6292), 1464-1468. doi:10.1126/science.aaf0941

- Conway, M. A. (2001). Sensory–perceptual episodic memory and its context: Autobiographical memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London.*, 356(1413), 1375-1384.
- Conway, M. A. (2005). Memory and the self. *Journal of Memory and Language*, 53(4), 594-628. doi:10.1016/j.jml.2005.08.005
- Conway, M. A., & Jobson, L. (2012). On the nature of autobiographical memory. In *Understanding Autobiographical Memory: Theories and Approaches* (pp. 54-69): Cambridge University Press.
- Conway, M. A., & Pleydell-Pearce, C. W. (2000). The construction of autobiographical memories in the self-memory system. *Psychol Rev*, 107(2), 261-288. doi:10.1037/0033-295x.107.2.261
- Conway, M. A., Pleydell-Pearce, C. W., Whitecross, S. E., & Sharpe, H. (2003). Neurophysiological correlates of memory for experienced and imagined events. *Neuropsychologia*, 41(3), 334-340.
- Conway, M. A., & Tacchi, P. C. (1996). Motivated confabulation. *Neurocase*, 2(4), 325-338. Retrieved from <Go to ISI>://WOS:A1996VL51900003
- Corkin, S. (1984). *Lasting consequences of bilateral medial temporal lobectomy: Clinical course and experimental findings in HM*. Paper presented at the Seminars in Neurology.
- Corkin, S. (2013). *Permanent present tense: The unforgettable life of the amnesic patient, HM* (Vol. 1000): Basic Books (AZ).
- Corkin, S., Amaral, D. G., González, R. G., Johnson, K. A., & Hyman, B. T. (1997). HM's medial temporal lobe lesion: findings from magnetic resonance imaging. *Journal of Neuroscience*, 17(10), 3964-3979.
- Costigan, A. G., Umla-Runge, K., Evans, C. J., Hodgetts, C. J., Lawrence, A. D., & Graham, K. S. (2019). Neurochemical correlates of scene processing in the precuneus/posterior cingulate cortex: A multimodal fMRI and 1H-MRS study. *Human brain mapping*, 40(10), 2884-2898.
- Craik, F. I. M., Eftekhari, E., & Binns, M. A. (2018). Effects of divided attention at encoding and retrieval: Further data. *Memory & Cognition*, 46(8), 1263-1277. doi:10.3758/s13421-018-0835-3
- Craik, F. I. M., Govoni, R., Naveh-Benjamin, M., & Anderson, N. D. (1996). The effects of divided attention on encoding and retrieval processes in human memory. *J Exp Psychol Gen*, 125(2), 159-180. Retrieved from <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8683192>
- Craik, F. I. M., & Kenneth, J. W. (1943). *The nature of explanation* : Cambridge University Press.
- Craik, F. I. M., & Lockhart, R. S. (1972). Levels of processing: A framework for memory research. *Journal of verbal learning verbal behavior*, 11(6), 671-684.
- Craik, F. I. M., & Tulving, E. (1975). Depth of processing and the retention of words in episodic memory. *Journal of Experimental Psychology: General*, 104(3), 268.
- Crane, J., & Milner, B. (2005). What went where? Impaired object-location learning in patients with right hippocampal lesions. *Hippocampus*, 15(2), 216-231.
- Crovitz, H. F., & Schiffman, H. (1974). Frequency of Episodic Memories as a Function of Their Age. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 4(Nb5), 517-518. Retrieved from <Go to ISI>://WOS:A1974V027600011
- Dale, A. M. (1999). Optimal experimental design for event-related fMRI. *Human brain mapping*, 8(2-3), 109-114.
- Daselaar, S. M., Fleck, M. S., & Cabeza, R. (2006). Triple dissociation in the medial temporal lobes: recollection, familiarity, and novelty. *Journal of neurophysiology*, 96(4), 1902-1911.
- Daselaar, S. M., Prince, S. E., Dennis, N. A., Hayes, S. M., Kim, H., & Cabeza, R. (2009). Posterior midline and ventral parietal activity is associated with retrieval success and encoding failure. *Frontiers in human neuroscience*, 3, 13.
- Davachi, L. (2006). Item, context and relational episodic encoding in humans. *Current opinion in neurobiology*, 16(6), 693-700.
- Davachi, L., Mitchell, J. P., & Wagner, A. D. (2003). Multiple routes to memory: distinct medial temporal lobe processes build item and source memories. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(4), 2157-2162.
- De Brigard, F. (2014). The nature of memory traces. *Philosophy Compass*, 9(6), 402-414.
- De Leo, G., Brivio, E., & Sautter, S. W. (2011). Supporting autobiographical memory in patients with Alzheimer's disease using smart phones. *Applied neuropsychology*, 18(1), 69-76.
- Dede, A. J., Squire, L. R., & Wixted, J. T. (2014). A novel approach to an old problem: analysis of systematic errors in two models of recognition memory. *Neuropsychologia*, 52, 51-56. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2013.10.012
- Deese, J. (1959). On the prediction of occurrence of particular verbal intrusions in immediate recall. *J Exp Psychol*, 58(1), 17-22. doi:10.1037/h0046671
- Diamond, N. B., & Levine, B. (2018). The Prefrontal Cortex and Human Memory.

- Diana, R. A. (2017). Parahippocampal cortex processes the nonspatial context of an event. *Cerebral cortex*, *27*(3), 1808-1816.
- Diana, R. A., Reder, L. M., Arndt, J., & Park, H. (2006). Models of recognition: a review of arguments in favor of a dual-process account. *Psychon Bull Rev*, *13*(1), 1-21. Retrieved from <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16724763>
- Diana, R. A., & Wang, F. (2018). *Episodic Memory* (Vol. 1).
- Diana, R. A., Yonelinas, A. P., & Ranganath, C. (2007). Imaging recollection and familiarity in the medial temporal lobe: a three-component model. *Trends in cognitive sciences*, *11*(9), 379-386.
- Diekelmann, S., & Born, J. (2010). The memory function of sleep. *Nature Reviews Neuroscience*, *11*(2), 114.
- Doherty, A. R., Hodges, S. E., King, A. C., Smeaton, A. F., Berry, E., Moulin, C. J., . . . Foster, C. (2013). Wearable cameras in health: the state of the art and future possibilities. *American journal of preventive medicine*, *44*(3), 320-323.
- Donaldson, D. I., Wheeler, M. E., & Petersen, S. E. (2010). Remember the source: dissociating frontal and parietal contributions to episodic memory. *J Cogn Neurosci*, *22*(2), 377-391. doi:10.1162/jocn.2009.21242
- Dörfel, D., Werner, A., Schaefer, M., Von Kummer, R., & Karl, A. (2009). Distinct brain networks in recognition memory share a defined region in the precuneus. *European Journal of Neuroscience*, *30*(10), 1947-1959.
- Duarte, A., Ranganath, C., & Knight, R. T. (2005). Effects of unilateral prefrontal lesions on familiarity, recollection, and source memory. *Journal of Neuroscience*, *25*(36), 8333-8337.
- Dudai, Y. (2012). The restless engram: consolidations never end. *Annual review of neuroscience*, *35*, 227-247.
- Dudukovic, N. M., & Knowlton, B. J. (2006). Remember-know judgments and retrieval of contextual details. *Acta psychologica*, *122*(2), 160-173.
- Dunn, J. C. (2004). Remember-know: a matter of confidence. *Psychol Rev*, *111*(2), 524-542. doi:10.1037/0033-295X.111.2.524
- Egan, J. P. (1958). Recognition memory and the operating characteristic. *USAF Operational Applications Laboratory Technical Note*.
- Eichenbaum, H. (2013). Memory on time. *Trends in cognitive sciences*, *17*(2), 81-88.
- Eichenbaum, H., Dudchenko, P., Wood, E., Shapiro, M., & Tanila, H. (1999). The hippocampus, memory, and place cells: Is it spatial memory or a memory space? *Neuron*, *23*(2), 209-226. doi:Doi 10.1016/S0896-6273(00)80773-4
- Eichenbaum, H., & Fortin, N. J. (2005). Bridging the gap between brain and behavior: cognitive and neural mechanisms of episodic memory. *Journal of the experimental analysis of behavior*, *84*(3), 619-629.
- Eichenbaum, H., Otto, T., & Cohen, N. J. (1992). The hippocampus—what does it do? *Behavioral and neural biology*, *57*(1), 2-36.
- Eichenbaum, H., Yonelinas, A. P., & Ranganath, C. (2007). The medial temporal lobe and recognition memory. *Annu Rev Neurosci*, *30*, 123-152. doi:10.1146/annurev.neuro.30.051606.094328
- Ekstrom, A. D., & Bookheimer, S. Y. (2007). Spatial and temporal episodic memory retrieval recruit dissociable functional networks in the human brain. *Learning & Memory*, *14*(10), 645-654.
- Ekstrom, A. D., Caplan, J. B., Ho, E., Shattuck, K., Fried, I., & Kahana, M. J. (2005). Human hippocampal theta activity during virtual navigation. *Hippocampus*, *15*(7), 881-889.
- Ekstrom, A. D., Copara, M. S., Isham, E. A., Wang, W.-c., & Yonelinas, A. P. (2011). Dissociable networks involved in spatial and temporal order source retrieval. *Neuroimage*, *56*(3), 1803-1813.
- Epstein, R. A., Parker, W. E., & Feiler, A. M. (2007). Where am I now? Distinct roles for parahippocampal and retrosplenial cortices in place recognition. *Journal of Neuroscience*, *27*(23), 6141-6149.
- Estes, W. K. (1986). Array models for category learning. *Cognitive psychology*, *18*(4), 500-549.
- Euston, D. R., Gruber, A. J., & McNaughton, B. L. (2012). The role of medial prefrontal cortex in memory and decision making. *Neuron*, *76*(6), 1057-1070.
- Ezzyat, Y., & Davachi, L. (2011). What constitutes an episode in episodic memory? *Psychological science*, *22*(2), 243-252.
- Farb, N. A., Segal, Z. V., Mayberg, H., Bean, J., McKeon, D., Fatima, Z., & Anderson, A. K. (2007). Attending to the present: mindfulness meditation reveals distinct neural modes of self-reference. *Social cognitive and affective neuroscience*, *2*(4), 313-322.
- Fletcher, P. C., Frith, C. D., Baker, S. C., Shallice, T., Frackowiak, R. S., & Dolan, R. J. (1995). The mind's eye—precuneus activation in memory-related imagery. *Neuroimage*, *2*(3), 195-200.

- Fletcher, P. C., & Henson, R. N. A. (2001). Frontal lobes and human memory: insights from functional neuroimaging. *Brain*, 124(5), 849-881.
- Flexser, A. J., & Bower, G. H. (1974). How frequency affects recency judgments: A model for recency discrimination. *Journal of Experimental Psychology: General*, 103(4), 706.
- Frankland, P. W., & Bontempi, B. (2005). The organization of recent and remote memories. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(2), 119.
- Fransson, P. (2005). Spontaneous low-frequency BOLD signal fluctuations: An fMRI investigation of the resting-state default mode of brain function hypothesis. *Human brain mapping*, 26(1), 15-29.
- Friedman, W. J. (1987). A follow-up to "Scale effects in memory for the time of events": The earthquake study. *Memory cognition*, 15(6), 518-520.
- Friedman, W. J. (1993). Memory for the Time of Past Events. *Psychological bulletin*, 113(1), 44-66. doi:10.1037/0033-2909.113.1.44
- Friedman, W. J. (1996). Distance and location processes in memory for the times of past events. *Psychology of Learning Motivation*, 35, 1-41.
- Friedman, W. J. (2001). Memory processes underlying humans' chronological sense of the past. *Timememory: Issues in philosophy psychology*, 139-167.
- Friedman, W. J. (2004). Time in autobiographical memory. *Social Cognition*, 22(5), 591-605. doi:10.1521/soco.22.5.591.50766
- Friedman, W. J. (2007). The meaning of "time" in episodic memory and mental time travel. *Behavioral Brain Sciences*, 30(3), 323-323.
- Friedman, W. J. (2008). Developmental perspectives on the psychology of time. *Psychology of time*, 345-366.
- Friedman, W. J., & Wilkins, A. J. (1985). Scale effects in memory for the time of events. *Memory cognition*, 13(2), 168-175.
- Friston, K. J., Glaser, D. E., Henson, R. N., Kiebel, S., Phillips, C., & Ashburner, J. (2002a). Classical and Bayesian inference in neuroimaging: applications. *Neuroimage*, 16(2), 484-512.
- Friston, K. J., Penny, W., Phillips, C., Kiebel, S., Hinton, G., & Ashburner, J. (2002b). Classical and Bayesian inference in neuroimaging: theory. *Neuroimage*, 16(2), 465-483.
- Galton, F. (1879). Psychometric experiments. *Brain*, 2(2), 149-162.
- Gardiner, J. M. (1988). Functional aspects of recollective experience. *Mem Cognit*, 16(4), 309-313. doi:10.3758/bf03197041
- Gardiner, J. M. (2001). Episodic memory and auto-noetic consciousness: a first-person approach. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 356(1413), 1351-1361.
- Gelbard-Sagiv, H., Mukamel, R., Harel, M., Malach, R., & Fried, I. (2008). Internally generated reactivation of single neurons in human hippocampus during free recall. *Science*, 322(5898), 96-101.
- Gernsbacher, M. A. (2013). *Language comprehension as structure building* : Psychology Press.
- Ghosh, V. E., & Gilboa, A. (2014). What is a memory schema? A historical perspective on current neuroscience literature. *Neuropsychologia*, 53, 104-114.
- Gilboa, A., & Marlatte, H. (2017). Neurobiology of schemas and schema-mediated memory. *Trends in cognitive sciences*, 21(8), 618-631.
- Gilmore, A. W., Nelson, S. M., & McDermott, K. B. (2015). A parietal memory network revealed by multiple MRI methods. *Trends in cognitive sciences*, 19(9), 534-543.
- Glanzer, M., & Adams, J. K. (1985). The mirror effect in recognition memory. *Memory cognition*, 13(1), 8-20.
- Godden, D. R., & Baddeley, A. D. (1975). Context-dependent memory in two natural environments: On land and underwater. *British Journal of psychology*, 66(3), 325-331.
- Goodale, M. A., & Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends Neurosci*, 15(1), 20-25. doi:10.1016/0166-2236(92)90344-8
- Goodwin, D. W., Powell, B., Bremer, D., Hoine, H., & Stern, J. (1969). Alcohol and recall: state-dependent effects in man. *Science*, 163(3873), 1358-1360. doi:10.1126/science.163.3873.1358
- Gordon, D., & Chater, N. (2001). The chronological organization of memory: Common psychological foundations for remembering and timing. *Time memory: Issues in philosophy psychology*, 1, 77.

- Grande, X., Berron, D., Horner, A. J., Bisby, J. A., Düzel, E., & Burgess, N. (2019). Holistic recollection via pattern completion involves hippocampal subfield CA3. *Journal of Neuroscience*, *39*(41), 8100-8111.
- Guidotti, R., Tosoni, A., Perrucci, M. G., & Sestieri, C. (2019). Choice-predictive activity in parietal cortex during source memory decisions. *Neuroimage*, *189*, 589-600.
- Hannula, D. E., Libby, L. A., Yonelinas, A. P., & Ranganath, C. (2013). Medial temporal lobe contributions to cued retrieval of items and contexts. *Neuropsychologia*, *51*(12), 2322-2332.
- Haque, S., & Conway, M. A. (2001). Sampling the process of autobiographical memory construction. *European Journal of Cognitive Psychology*, *13*(4), 529-547. doi:Doi 10.1080/09541440125757
- Hasher, L., & Zacks, R. T. (1979). Automatic and Effortful Processes in Memory. *Journal of Experimental Psychology-General*, *108*(3), 356-388. doi:Doi 10.1037/0096-3445.108.3.356
- Hassabis, D., Chu, C., Rees, G., Weiskopf, N., Molyneux, P. D., & Maguire, E. A. (2009). Decoding neuronal ensembles in the human hippocampus. *Current Biology*, *19*(7), 546-554.
- Hassabis, D., Kumaran, D., Vann, S. D., & Maguire, E. A. (2007). Patients with hippocampal amnesia cannot imagine new experiences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(5), 1726-1731.
- Hassabis, D., & Maguire, E. A. (2007). Deconstructing episodic memory with construction. *Trends in cognitive sciences*, *11*(7), 299-306.
- Hasson, U., Chen, J., & Honey, C. J. (2015). Hierarchical process memory: memory as an integral component of information processing. *Trends in cognitive sciences*, *19*(6), 304-313.
- Hayama, H. R., Vilberg, K. L., & Rugg, M. D. (2012). Overlap between the neural correlates of cued recall and source memory: evidence for a generic recollection network? *Journal of cognitive neuroscience*, *24*(5), 1127-1137.
- Hayes, S. M., Nadel, L., & Ryan, L. (2007). The effect of scene context on episodic object recognition: parahippocampal cortex mediates memory encoding and retrieval success. *Hippocampus*, *17*(9), 873-889.
- Henson, R. N., Rugg, M., Shallice, T., Josephs, O., & Dolan, R. J. (1999). Recollection and familiarity in recognition memory: an event-related functional magnetic resonance imaging study. *Journal of Neuroscience*, *19*(10), 3962-3972.
- Heusser, A. C., Awipi, T., & Davachi, L. (2013). The ups and downs of repetition: Modulation of the perirhinal cortex by conceptual repetition predicts priming and long-term memory. *Neuropsychologia*, *51*(12), 2333-2343.
- Hinrichs, J. V. (1970). A two-process memory-strength theory for judgment of recency. *Psychological review*, *77*(3), 223.
- Hintzman, D. L. (1984). Minerva-2 - a Simulation-Model of Human-Memory. *Behavior Research Methods Instruments & Computers*, *16*(2), 96-101. doi:Doi 10.3758/Bf03202365
- Hintzman, D. L. (1988). Judgments of frequency and recognition memory in a multiple-trace memory model. *Psychological review*, *95*(4), 528.
- Hintzman, D. L., Block, R. A., & Summers, J. J. (1973). Contextual Associations and Memory for Serial Position. *Journal of Experimental Psychology*, *97*(2), 220-229. doi:DOI 10.1037/h0033884
- Hintzman, D. L., Summers, J. J., & Block, R. A. (1975a). Spacing Judgments as an Index of Study-Phase Retrieval. *Journal of Experimental Psychology-Human Learning and Memory*, *104*(1), 31-40. Retrieved from <Go to ISI>://WOS:A1975V750700005
- Hintzman, D. L., Summers, J. J., & Block, R. A. (1975b). What causes the spacing effect? Some effects of repetition, duration, and spacing on memory for pictures. *Memory cognition*, *3*(3), 287-294.
- Hockley, W. E., & Consoli, A. (1999). Familiarity and recollection in item and associative recognition. *Memory cognition*, *27*(4), 657-664.
- Hodges, S., Berry, E., & Wood, K. (2011). SenseCam: A wearable camera that stimulates and rehabilitates autobiographical memory. *Memory*, *19*(7), 685-696.
- Hodges, S., Williams, L., Berry, E., Izadi, S., Srinivasan, J., Butler, A., . . . Wood, K. (2006). *SenseCam: A retrospective memory aid*. Paper presented at the International Conference on Ubiquitous Computing.
- Hoffman, R. R., & Bamberg, M. (2006). Ebbinghaus, Hermann. *Encyclopedia of Cognitive Science*.
- Hoffman, R. R., & Deffenbacher, K. A. (1992). A Brief-History of Applied Cognitive-Psychology. *Applied Cognitive Psychology*, *6*(1), 1-48. doi:DOI 10.1002/acp.2350060102
- Horner, A. J., Bisby, J. A., Bush, D., Lin, W.-J., & Burgess, N. (2015). Evidence for holistic episodic recollection via hippocampal pattern completion. *Nature communications*, *6*, 7462.
- Horner, A. J., & Burgess, N. (2014). Pattern completion in multielement event engrams. *Current Biology*, *24*(9), 988-992.

- Hsieh, L.-T., Gruber, M. J., Jenkins, L. J., & Ranganath, C. (2014). Hippocampal activity patterns carry information about objects in temporal context. *Neuron, 81*(5), 1165-1178.
- Inhoff, M. C., & Ranganath, C. (2017). Dynamic cortico-hippocampal networks underlying memory and cognition: the PMAT framework. In *The Hippocampus from Cells to Systems* (pp. 559-589): Springer.
- Inostroza, M., Binder, S., & Born, J. (2013). Sleep-dependency of episodic-like memory consolidation in rats. *Behavioural brain research, 237*, 15-22.
- Inoue, C., & Bellezza, F. S. (1998). The detection model of recognition using know and remember judgments. *Memory cognition, 26*(2), 299-308.
- Jackson, O., & Schacter, D. L. (2004). Encoding activity in anterior medial temporal lobe supports subsequent associative recognition. *Neuroimage, 21*(1), 456-462.
- Jacoby, L. L. (1991). A process dissociation framework: Separating automatic from intentional uses of memory. *Journal of memory language, 30*(5), 513-541.
- Janowsky, J. S., Shimamura, A. P., & Squire, L. R. (1989). Source memory impairment in patients with frontal lobe lesions. *Neuropsychologia, 27*(8), 1043-1056.
- Jenkins, L. J., & Ranganath, C. (2010). Prefrontal and Medial Temporal Lobe Activity at Encoding Predicts Temporal Context Memory. *Journal of Neuroscience, 30*(46), 15558-15565. doi:10.1523/Jneurosci.1337-10.2010
- Johnson, J. D., Suzuki, M., & Rugg, M. D. (2013). Recollection, familiarity, and content-sensitivity in lateral parietal cortex: a high-resolution fMRI study. *Frontiers in human neuroscience, 7*, 219.
- Johnson, M. K., Foley, M. A., Suengas, A. G., & Raye, C. L. (1988). Phenomenal characteristics of memories for perceived and imagined autobiographical events. *Journal of Experimental Psychology: General, 117*(4), 371.
- Johnson, M. K., Hashtroudi, S., & Lindsay, D. S. (1993). Source monitoring. *Psychological bulletin, 114*(1), 3.
- Jonker, T. R., Dimsdale-Zucker, H., Ritchey, M., Clarke, A., & Ranganath, C. (2018). Neural reactivation in parietal cortex enhances memory for episodically linked information. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 115*(43), 11084-11089.
- Kahn, I., Davachi, L., & Wagner, A. D. (2004). Functional-neuroanatomic correlates of recollection: implications for models of recognition memory. *Journal of Neuroscience, 24*(17), 4172-4180.
- Karlsen, P. J., & Snodgrass, J. G. (2004). The word-frequency paradox for recall/recognition occurs for pictures. *Psychological Research, 68*(4), 271-276.
- Kauttonen, J., Hlushchuk, Y., Jääskeläinen, I. P., & Tikka, P. (2018). Brain mechanisms underlying cue-based memorizing during free viewing of movie Memento. *Neuroimage, 172*, 313-325.
- Kesner, R. P., Gilbert, P. E., & Barua, L. A. (2002). The role of the hippocampus in memory for the temporal order of a sequence of odors. *Behav Neurosci, 116*(2), 286-290. doi:10.1037//0735-7044.116.2.286
- Kesner, R. P., Hopkins, R. O., & Fineman, B. (1994). Item and order dissociation in humans with prefrontal cortex damage. *Neuropsychologia, 32*(8), 881-891. doi:10.1016/0028-3932(94)90040-x
- Kesner, R. P., & Rogers, J. (2004). An analysis of independence and interactions of brain substrates that subservise multiple attributes, memory systems, and underlying processes. *Neurobiology of learning memory, 82*(3), 199-215.
- King, A. J., Dahmen, J. C., Keating, P., Leach, N. D., Nodal, F. R., & Bajo, V. M. (2011). Neural circuits underlying adaptation and learning in the perception of auditory space. *Neurosci Biobehav Rev, 35*(10), 2129-2139. doi:10.1016/j.neubiorev.2011.03.008
- Kjaer, T., Nowak, M., Kjaer, K. W., Lou, A., & Lou, H. (2001). Precuneus–prefrontal activity during awareness of visual verbal stimuli. *Consciousness and cognition, 10*(3), 356-365.
- Klein, S. B., & Nichols, S. (2012). Memory and the Sense of Personal Identity. *Mind, 121*(483), 677-702. doi:10.1093/mind/fzs080
- Konishi, S., Uchida, I., Okuaki, T., Machida, T., Shirouzu, I., & Miyashita, Y. (2002). Neural correlates of recency judgment. *Journal of Neuroscience, 22*(21), 9549-9555.
- Konkel, A., & Cohen, N. J. (2009). Relational memory and the hippocampus: representations and methods. *Frontiers in neuroscience, 3*, 23.
- Konkle, T., Brady, T. F., Alvarez, G. A., & Oliva, A. (2010). Scene memory is more detailed than you think: The role of categories in visual long-term memory. *Psychological science, 21*(11), 1551-1556.

- Kravitz, D. J., Saleem, K. S., Baker, C. I., & Mishkin, M. (2011). A new neural framework for visuospatial processing. *Nat Rev Neurosci*, *12*(4), 217-230. doi:10.1038/nrn3008
- Kriegeskorte, N., & Kievit, R. A. (2013). Representational geometry: integrating cognition, computation, and the brain. *Trends in cognitive sciences*, *17*(8), 401-412.
- Kriegeskorte, N., Mur, M., & Bandettini, P. A. (2008). Representational similarity analysis-connecting the branches of systems neuroscience. *Frontiers in systems neuroscience*, *2*, 4.
- Kumaran, D., Hassabis, D., Spiers, H. J., Vann, S. D., Vargha-Khadem, F., & Maguire, E. A. (2007). Impaired spatial and non-spatial configural learning in patients with hippocampal pathology. *Neuropsychologia*, *45*(12), 2699-2711.
- Kurby, C. A., & Zacks, J. M. (2008). Segmentation in the perception and memory of events. *Trends in cognitive sciences*, *12*(2), 72-79.
- Kwok, S. C., & Macaluso, E. (2015). Immediate memory for “when, where and what”: short-delay retrieval using dynamic naturalistic material. *Human brain mapping*, *36*(7), 2495-2513.
- Kwok, S. C., Shallice, T., & Macaluso, E. (2012). Functional anatomy of temporal organisation and domain-specificity of episodic memory retrieval. *Neuropsychologia*, *50*(12), 2943-2955.
- Kwok, S. C., Shallice, T., & Macaluso, E. (2014). Set-relevance determines the impact of distractors on episodic memory retrieval. *Journal of cognitive neuroscience*, *26*(9), 2070-2086.
- Laird, J. E., & Rosenbloom, P. (1996). The evolution of the Soar cognitive architecture. In *Mind matters: A tribute to Allen Newell* (pp. 1-50).
- Lechner, H. A., Squire, L. R., & Byrne, J. H. (1999). 100 years of consolidation—remembering Müller and Pilzecker. *Learning Memory*, *6*(2), 77-87.
- Lemogne, C., Piolino, P., Friszer, S., Claret, A., Girault, N., Jouvent, R., . . . Fossati, P. (2006). Episodic autobiographical memory in depression: Specificity, autozoetic consciousness, and self-perspective. *Consciousness and cognition*, *15*(2), 258-268.
- Lewandowsky, S., Duncan, M., & Brown, G. D. (2004). Time does not cause forgetting in short-term serial recall. *Psychonomic bulletin review*, *11*(5), 771-790.
- Lewis, P. A., & Durrant, S. J. (2011). Overlapping memory replay during sleep builds cognitive schemata. *Trends in cognitive sciences*, *15*(8), 343-351.
- Liu, K. Y., Gould, R. L., Coulson, M. C., Ward, E. V., & Howard, R. J. (2016). Tests of pattern separation and pattern completion in humans—A systematic review. *Hippocampus*, *26*(6), 705-717.
- Loftus, E. F. (1975). Leading questions and the eyewitness report. *Cognitive psychology*, *7*(4), 560-572.
- Loftus, E. F. (2005). Planting misinformation in the human mind: A 30-year investigation of the malleability of memory. *Learning Memory*, *12*(4), 361-366.
- Lundstrom, B. N., Ingvar, M., & Petersson, K. M. (2005). The role of precuneus and left inferior frontal cortex during source memory episodic retrieval. *Neuroimage*, *27*(4), 824-834.
- Maguire, E. A. (2001). Neuroimaging studies of autobiographical event memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *356*(1413), 1441-1451.
- Maguire, E. A., Burgess, N., Donnett, J. G., Frackowiak, R. S. J., Frith, C. D., & O'Keefe, J. (1998). Knowing where and getting there: A human navigation network. *Science*, *280*(5365), 921-924. doi:DOI 10.1126/science.280.5365.921
- Mahr, J. B., & Csibra, G. (2018). Why do we remember? The communicative function of episodic memory. *Behavioral and brain sciences*, *41*.
- Manns, J. R., Howard, M. W., & Eichenbaum, H. (2007). Gradual changes in hippocampal activity support remembering the order of events. *Neuron*, *56*(3), 530-540. doi:10.1016/j.neuron.2007.08.017
- McClelland, J. L., & Chappell, M. (1998). Familiarity breeds differentiation: a subjective-likelihood approach to the effects of experience in recognition memory. *Psychol Rev*, *105*(4), 724-760. doi:10.1037/0033-295x.105.4.734-760
- McClelland, J. L., McNaughton, B. L., & O'Reilly, R. C. (1995). Why There Are Complementary Learning-Systems in the Hippocampus and Neocortex - Insights from the Successes and Failures of Connectionist Models of Learning and Memory. *Psychological review*, *102*(3), 419-457. doi:Doi 10.1037/0033-295x.102.3.419
- McGaugh, J. L. (2000). Memory--a century of consolidation. *Science*, *287*(5451), 248-251.
- McGeoch, J. A. (1932). Forgetting and the law of disuse. *Psychological review*, *39*(4), 352.
- McGeoch, J. A. (1942). The psychology of human learning.

- Meinlschmidt, G., Lee, J.-H., Stalujanis, E., Belardi, A., Oh, M., Jung, E. K., . . . Tegethoff, M. (2016). Smartphone-based psychotherapeutic micro-interventions to improve mood in a real-world setting. *Frontiers in Psychology, 7*, 1112.
- Meiser, T., & Bröder, A. (2002). Memory for multidimensional source information. *Journal of experimental psychology: Learning, Memory, Cognition, 28*(1), 116.
- Meiser, T., Sattler, C., & Weißer, K. (2008). Binding of multidimensional context information as a distinctive characteristic of remember judgments. *Journal of experimental psychology: Learning, Memory, Cognition, 34*(1), 32.
- Mestre, D., Fuchs, P., Berthoz, A., & Vercher, J. (2006). Immersion et présence. *Le traité de la réalité virtuelle. Paris: Ecole des Mines de Paris*, 309-338.
- Meunier, M., Bachevalier, J., Mishkin, M., & Murray, E. A. (1993). Effects on visual recognition of combined and separate ablations of the entorhinal and perirhinal cortex in rhesus monkeys. *Journal of Neuroscience, 13*(12), 5418-5432.
- Meunier, M., Hadfield, W., Bachevalier, J., & Murray, E. (1996). Effects of rhinal cortex lesions combined with hippocampectomy on visual recognition memory in rhesus monkeys. *Journal of neurophysiology, 75*(3), 1190-1205.
- Michaelian, K. (2012). Is external memory memory? Biological memory and extended mind. *Consciousness Cognition, 21*(3), 1154-1165.
- Michaelian, K. (2016). Confabulating, Misremembering, Relearning: The Simulation Theory of Memory and Unsuccessful Remembering. *Front Psychol, 7*, 1857. doi:10.3389/fpsyg.2016.01857
- Milivojevic, B., & Doeller, C. F. (2013). Mnemonic networks in the hippocampal formation: from spatial maps to temporal and conceptual codes. *J Exp Psychol Gen, 142*(4), 1231-1241. doi:10.1037/a0033746
- Miller, G. A. (1955). The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *The Psychological Review, 101*(2), 343-352.
- Milner, B. (1971). Interhemispheric differences in the localization of psychological processes in man. *Br Med Bull, 27*(3), 272-277. doi:10.1093/oxfordjournals.bmb.a070866
- Milner, B. (1982). Some Cognitive Effects of Frontal-Lobe Lesions in Man. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences, 298*(1089), 211-226. doi:DOI 10.1098/rstb.1982.0083
- Milner, B., Corsi, P., & Leonard, G. (1991). Frontal-lobe contribution to recency judgements. *Neuropsychologia, 29*(6), 601-618. doi:10.1016/0028-3932(91)90013-x
- Mishkin, M., Suzuki, W. A., Gadian, D. G., & Vargha-Khadem, F. (1997). Hierarchical organization of cognitive memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 352*(1360), 1461-1467.
- Montaldi, D., & Mayes, A. R. (2010). The role of recollection and familiarity in the functional differentiation of the medial temporal lobes. *Hippocampus, 20*(11), 1291-1314. doi:10.1002/hipo.20853
- Morris, C. D., Bransford, J. D., & Franks, J. J. (1977). Levels of Processing Versus Transfer Appropriate Processing. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior, 16*(5), 519-533. doi:Doi 10.1016/S0022-5371(77)80016-9
- Morris, R. G., Garrud, P., Rawlins, J. N., & O'Keefe, J. (1982). Place navigation impaired in rats with hippocampal lesions. *Nature, 297*(5868), 681-683. doi:10.1038/297681a0
- Morton, J. (1968). Repeated Items and Decay in Memory. *Psychonomic Science, 10*(6), 219-&. Retrieved from <Go to ISI>://WOS:A1968A669900014
- Moscovitch, M. (1992). Memory and Working-with-Memory: A Component Process Model Based on Modules and Central Systems. *J Cogn Neurosci, 4*(3), 257-267. doi:10.1162/jocn.1992.4.3.257
- Moscovitch, M., Cabeza, R., Winocur, G., & Nadel, L. (2016). Episodic memory and beyond: the hippocampus and neocortex in transformation. *Annual review of psychology, 67*, 105-134.
- Moscovitch, M., Nadel, L., Winocur, G., Gilboa, A., & Rosenbaum, R. S. (2006). The cognitive neuroscience of remote episodic, semantic and spatial memory. *Current opinion in neurobiology, 16*(2), 179-190.
- Moscovitch, M., Rosenbaum, R. S., Gilboa, A., Addis, D. R., Westmacott, R., Grady, C., . . . Winocur, G. (2005). Functional neuroanatomy of remote episodic, semantic and spatial memory: a unified account based on multiple trace theory. *Journal of anatomy, 207*(1), 35-66.
- Murdock, B. B. (1974). *Human memory: Theory and data* : Lawrence Erlbaum.
- Murray, E., & Mishkin, M. (1986). Visual recognition in monkeys following rhinal cortical ablations combined with either amygdalectomy or hippocampectomy. *Journal of Neuroscience, 6*(7), 1991-2003.
- Murray, E. A., & Mishkin, M. (1998). Object recognition and location memory in monkeys with excitotoxic lesions of the amygdala and hippocampus. *Journal of Neuroscience, 18*(16), 6568-6582.

- Nadel, L., Hupbach, A., Gomez, R., & Newman-Smith, K. (2012). Memory formation, consolidation and transformation. *Neuroscience Biobehavioral Reviews*, *36*(7), 1640-1645.
- Naghavi, H. R., & Nyberg, L. (2005). Common fronto-parietal activity in attention, memory, and consciousness: shared demands on integration? *Consciousness Cognition*, *14*(2), 390-425.
- Neath, I., & Brown, G. D. (2006). SIMPLE: Further applications of a local distinctiveness model of memory. *Psychology of learning and motivation*, *46*, 201-243.
- Neisser, U. (1967). *Cognitive psychology*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Neisser, U. (1985). Toward an ecologically oriented cognitive science. *New directions in cognitive science*, 17-32.
- Neisser, U. (2014). *Cognitive psychology: Classic edition* : Psychology Press.
- Nemanic, S., Alvarado, M. C., & Bachevalier, J. (2004). The hippocampal/parahippocampal regions and recognition memory: insights from visual paired comparison versus object-delayed nonmatching in monkeys. *Journal of Neuroscience*, *24*(8), 2013-2026.
- Newell, A. (1994). *Unified theories of cognition* : Harvard University Press.
- Newton, D., & Engquist, G. (1976). The perceptual organization of ongoing behavior. *Journal of Experimental Social Psychology*, *12*(5), 436-450.
- Ngo, C. T., Horner, A. J., Newcombe, N. S., & Olson, I. R. (2019). Development of holistic episodic recollection. *Psychological science*, *30*(12), 1696-1706.
- Nicolas, S. (1992). Hermann Ebbinghaus et l'étude expérimentale de la mémoire humaine. *L'année psychologique*, *92*(4), 527-544.
- Nielson, D. M., Smith, T. A., Sreekumar, V., Dennis, S., & Sederberg, P. B. (2015). Human hippocampus represents space and time during retrieval of real-world memories. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *112*(35), 11078-11083.
- Norman, K. A. (2010). How hippocampus and cortex contribute to recognition memory: revisiting the complementary learning systems model. *Hippocampus*, *20*(11), 1217-1227.
- Norman, K. A., & O'Reilly, R. C. (2003). Modeling hippocampal and neocortical contributions to recognition memory: a complementary-learning-systems approach. *Psychological review*, *110*(4), 611.
- Noulhiane, M., Piolino, P., Hasboun, D., Clemenceau, S., Baulac, M., & Samson, S. (2008). Autooetic consciousness in autobiographical memories after medial temporal lobe resection. *Behavioural neurology*, *19*(1-2), 19-22.
- Nyberg, L., Kim, A. S., Habib, R., Levine, B., & Tulving, E. (2010). Consciousness of subjective time in the brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(51), 22356-22359.
- O'Connor, A. R., Han, S., & Dobbins, I. G. (2010). The inferior parietal lobule and recognition memory: expectancy violation or successful retrieval? *Journal of Neuroscience*, *30*(8), 2924-2934.
- O'Kane, G., Insler, R. Z., & Wagner, A. D. (2005). Conceptual and perceptual novelty effects in human medial temporal cortex. *Hippocampus*, *15*(3), 326-332.
- O'keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map* : Oxford: Clarendon Press.
- O'Neill, M., & Diana, R. A. (2017). The neurocognitive basis of borrowed context information. *Cortex*, *91*, 89-100.
- Oosterhof, N. N., Connolly, A. C., & Haxby, J. V. (2016). CoSMoMvPA: multi-modal multivariate pattern analysis of neuroimaging data in Matlab/GNU Octave. *Frontiers in neuroinformatics*, *10*, 27.
- Paller, K. A., & Wagner, A. D. (2002). Observing the transformation of experience into memory. *Trends in cognitive sciences*, *6*(2), 93-102. doi:Doi 10.1016/S1364-6613(00)01845-3
- Park, S., Intraub, H., Yi, D.-J., Widders, D., & Chun, M. M. (2007). Beyond the edges of a view: boundary extension in human scene-selective visual cortex. *Neuron*, *54*(2), 335-342.
- Parker, E., Birnbaum, I., Weingartner, H., Hartley, J., Stillman, R., & Wyatt, R. (1980). Retrograde enhancement of human memory with alcohol. *Psychopharmacology*, *69*(2), 219-222.
- Patterson, K., Nestor, P. J., & Rogers, T. T. (2007). Where do you know what you know? The representation of semantic knowledge in the human brain. *Nature Reviews Neuroscience*, *8*(12), 976.
- Payne, J. D., Tucker, M. A., Ellenbogen, J. M., Wamsley, E. J., Walker, M. P., Schacter, D. L., & Stickgold, R. (2012). Memory for semantically related and unrelated declarative information: the benefit of sleep, the cost of wake. *PLoS One*, *7*(3), e33079.

- Penny, W., & Holmes, A. (2007). Random effects analysis. *Statistical parametric mapping: The analysis of functional brain images*, 156-165.
- Pigott, S., & Milner, B. (1993). Memory for different aspects of complex visual scenes after unilateral temporal-or frontal-lobe resection. *Neuropsychologia*, 31(1), 1-15.
- Piolino, P., Desgranges, B., & Eustache, F. (2009). Episodic autobiographical memories over the course of time: cognitive, neuropsychological and neuroimaging findings. *Neuropsychologia*, 47(11), 2314-2329. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2009.01.020
- Plancher, G., Gyselinck, V., Nicolas, S., & Piolino, P. J. N. (2010). Age effect on components of episodic memory and feature binding: A virtual reality study. 24(3), 379.
- Plancher, G., Nicolas, S., & Piolino, P. (2008a). *Virtual reality as a tool for assessing episodic memory*. Paper presented at the Proceedings of the 2008 ACM symposium on Virtual reality software and technology.
- Plancher, G., Nicolas, S., Piolino, P. J. P., & vieillissement, N. d. (2008b). Contribution of virtual reality to neuropsychology of memory: study in aging. 6(1), 7-22.
- Plancher, G., Tirard, A., Gyselinck, V., Nicolas, S., & Piolino, P. J. N. (2012). Using virtual reality to characterize episodic memory profiles in amnesic mild cognitive impairment and Alzheimer's disease: influence of active and passive encoding. 50(5), 592-602.
- Postman, L., & Rau, L. (1957). Retention as a function of the method of measurement. *University of California Publications in Psychology*.
- Postman, L., & Underwood, B. J. (1973). Critical issues in interference theory. *Memory cognition*, 1(1), 19-40.
- Raichle, M. E., MacLeod, A. M., Snyder, A. Z., Powers, W. J., Gusnard, D. A., & Shulman, G. L. (2001). A default mode of brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(2), 676-682.
- Rajaram, S. (1993). Remembering and knowing: Two means of access to the personal past. *Memory cognition*, 21(1), 89-102.
- Ranganath, C. (2010). Binding items and contexts: The cognitive neuroscience of episodic memory. *Current directions in psychological science*, 19(3), 131-137.
- Ranganath, C., & Ritchey, M. (2012). Two cortical systems for memory-guided behaviour. *Nature Reviews Neuroscience*, 13(10), 713.
- Ranganath, C., Yonelinas, A. P., Cohen, M. X., Dy, C. J., Tom, S. M., & D'Esposito, M. (2004). Dissociable correlates of recollection and familiarity within the medial temporal lobes. *Neuropsychologia*, 42(1), 2-13.
- Rauchs, G., Piolino, P., Mézenge, F., Landeau, B., Lalevée, C., Pélerin, A., . . . Desgranges, B. (2007). Autonoetic consciousness in Alzheimer's disease: Neuropsychological and PET findings using an episodic learning and recognition task. *Neurobiology of aging*, 28(9), 1410-1420.
- Rawlins, J. N., & Olton, D. S. (1982). The septo-hippocampal system and cognitive mapping. *Behav Brain Res*, 5(4), 331-358. doi:10.1016/0166-4328(82)90039-0
- Reagh, Z. M., & Ranganath, C. (2018). What does the functional organization of cortico-hippocampal networks tell us about the functional organization of memory? *Neuroscience letters*, 680, 69-76.
- Reder, L. M., Donavos, D. K., & Erickson, M. A. (2002). Perceptual match effects in direct tests of memory: The role of contextual fan. *Memory cognition*, 30(2), 312-323.
- Reder, L. M., Nhoyvvanisvong, A., Schunn, C. D., Ayers, M. S., Angstadt, P., & Hiraki, K. (2000). A mechanistic account of the mirror effect for word frequency: A computational model of remember-know judgments in a continuous recognition paradigm. *Journal of experimental psychology: Learning, Memory, Cognition*, 26(2), 294.
- Renoult, L., Irish, M., Moscovitch, M., & Rugg, M. D. (2019). From Knowing to Remembering: The Semantic-Episodic Distinction. *Trends in cognitive sciences*.
- Ribot, T. (1891). *Les maladies de la mémoire* : Baillière.
- Richter, F. R., Cooper, R. A., Bays, P. M., & Simons, J. S. (2016). Distinct neural mechanisms underlie the success, precision, and vividness of episodic memory. *Elife*, 5, e18260.
- Rieber, R. (2013). *Wilhelm Wundt and the making of a scientific psychology* : Springer Science & Business Media.
- Rissman, J., Chow, T. E., Reggente, N., & Wagner, A. D. (2016). Decoding fMRI signatures of real-world autobiographical memory retrieval. *Journal of cognitive neuroscience*, 28(4), 604-620.
- Ritchey, M., Libby, L. A., & Ranganath, C. (2015). Cortico-hippocampal systems involved in memory and cognition: the PMAT framework. In *Progress in brain research* (Vol. 219, pp. 45-64): Elsevier.

- Roediger, H. L., Balota, D. A., & Watson, J. M. (2001). Spreading activation and arousal of false memories.
- Roediger, H. L., & McDermott, K. B. (1995). Creating false memories: Remembering words not presented in lists. *Journal of experimental psychology: Learning, Memory, Cognition*, 21(4), 803.
- Rolls, E. (2013). The mechanisms for pattern completion and pattern separation in the hippocampus. *Frontiers in systems neuroscience*, 7, 74.
- Rolls, E. T. (2016). Pattern separation, completion, and categorisation in the hippocampus and neocortex. *Neurobiology of learning and memory*, 129, 4-28.
- Rosenbaum, R. S., McKinnon, M. C., Levine, B., & Moscovitch, M. (2004). Visual imagery deficits, impaired strategic retrieval, or memory loss: disentangling the nature of an amnesic person's autobiographical memory deficit. *Neuropsychologia*, 42(12), 1619-1635.
- Rosinski, R. R. (1977). Picture-word interference is semantically based. 643-647.
- Ross, M., & Wang, Q. (2010). Why we remember and what we remember: Culture and autobiographical memory. *Perspectives on psychological science*, 5(4), 401-409.
- Rubin, D. C. (1982). On the Retention Function for Autobiographical Memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 21(1), 21-38. doi:Doi 10.1016/S0022-5371(82)90423-6
- Rubin, D. C., & Greenberg, D. L. (2003). The role of narrative in recollection: A view from cognitive psychology and neuropsychology. *Narrative consciousness*, 53-85.
- Rubin, D. C., Groth, E., & Goldsmith, D. J. (1984). Olfactory cuing of autobiographical memory. *Am J Psychol*, 97(4), 493-507. Retrieved from <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/6517162>
- Rugg, M. D., Johnson, J. D., Park, H., & Uncapher, M. R. (2008). Encoding-retrieval overlap in human episodic memory: a functional neuroimaging perspective. *Progress in brain research*, 169, 339-352.
- Rugg, M. D., & Vilberg, K. L. (2013). Brain networks underlying episodic memory retrieval. *Current opinion in neurobiology*, 23(2), 255-260.
- Russell, J., & Hanna, R. (2012). A minimalist approach to the development of episodic memory. *Mind Language*, 27(1), 29-54.
- Salminen, N. H., Takanen, M., Santala, O., Lamminsalo, J., Altoe, A., & Pulkki, V. (2015). Integrated processing of spatial cues in human auditory cortex. *Hear Res*, 327, 143-152. doi:10.1016/j.heares.2015.06.006
- Salminen, N. H., Tiitinen, H., & May, P. J. (2012). Auditory spatial processing in the human cortex. *Neuroscientist*, 18(6), 602-612. doi:10.1177/1073858411434209
- Schacter, D. L. (1987). Memory, Amnesia, and Frontal-Lobe Dysfunction. *Psychobiology*, 15(1), 21-36. Retrieved from <Go to ISI>://WOS:A1987G967100003
- Schacter, D. L., & Addis, D. R. (2007). On the constructive episodic simulation of past and future events. *Behavioral Brain Sciences*, 30(3), 331-332.
- Schacter, D. L., Addis, D. R., & Buckner, R. L. (2007). Remembering the past to imagine the future: the prospective brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 8(9), 657.
- Schacter, D. L., Addis, D. R., Hassabis, D., Martin, V. C., Spreng, R. N., & Szpunar, K. K. (2012). The future of memory: remembering, imagining, and the brain. *Neuron*, 76(4), 677-694.
- Schacter, D. L., Norman, K. A., & Koutstaal, W. (1998). The cognitive neuroscience of constructive memory. *Annual review of psychology*, 49(1), 289-318.
- Schank, R. C., & Abelson, R. P. (2013). *Scripts, plans, goals, and understanding: An inquiry into human knowledge structures* : Psychology Press.
- Schwan, S., & Garsoffky, B. (2004). The cognitive representation of filmic event summaries. *Applied Cognitive Psychology: The Official Journal of the Society for Applied Research in Memory Cognition*, 18(1), 37-55.
- Scoville, W. B., & Milner, B. (1957). Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 20, 11-21. doi:10.1136/jnnp.20.1.11
- Scribner, S., & Beach, K. (1993). An activity theory approach to memory. *Applied Cognitive Psychology*, 7(3), 185-190.
- Seghier, M. L. (2013). The angular gyrus: multiple functions and multiple subdivisions. *The Neuroscientist*, 19(1), 43-61.
- Sellen, A. J., Fogg, A., Aitken, M., Hodges, S., Rother, C., & Wood, K. (2007). *Do life-logging technologies support memory for the past?: an experimental study using sensecam*. Paper presented at the Proceedings of the SIGCHI conference on Human factors in computing systems.

- Sestieri, C., Shulman, G. L., & Corbetta, M. (2017). The contribution of the human posterior parietal cortex to episodic memory. *Nature Reviews Neuroscience*, *18*(3), 183.
- Shannon, B. J., & Buckner, R. L. (2004). Functional-anatomic correlates of memory retrieval that suggest nontraditional processing roles for multiple distinct regions within posterior parietal cortex. *Journal of Neuroscience*, *24*(45), 10084-10092.
- Sheldon, S., McAndrews, M. P., Pruessner, J., & Moscovitch, M. (2016). Dissociating patterns of anterior and posterior hippocampal activity and connectivity during distinct forms of category fluency. *Neuropsychologia*, *90*, 148-158.
- Shimamura, A. P., Jurica, P. J., Mangels, J. A., Gershberg, F. B., & Knight, R. T. (1995). Susceptibility to memory interference effects following frontal lobe damage: Findings from tests of paired-associate learning. *Journal of cognitive neuroscience*, *7*(2), 144-152.
- Simons, J. S., & Spiers, H. J. (2003). Prefrontal and medial temporal lobe interactions in long-term memory. *4*(8), 637.
- Smith, S. A. (2019). Virtual reality in episodic memory research: A review. *Psychonomic bulletin & review*, *26*(4), 1213-1237.
- Spaniol, J., Davidson, P. S., Kim, A. S., Han, H., Moscovitch, M., & Grady, C. L. (2009). Event-related fMRI studies of episodic encoding and retrieval: meta-analyses using activation likelihood estimation. *Neuropsychologia*, *47*(8-9), 1765-1779.
- Speer, N. K., Zacks, J. M., & Reynolds, J. R. (2007). Human brain activity time-locked to narrative event boundaries. *Psychological science*, *18*(5), 449-455.
- Sperling, G. (1960). The Information Available in Brief Visual Presentations. *Psychological Monographs*, *74*(11), 1-29. doi:DOI 10.1037/h0093759
- Sperling, G. (1963). A model for visual memory tasks. *Hum Factors*, *5*(1), 19-31. doi:10.1177/001872086300500103
- Spiers, H. J., & Maguire, E. A. (2007). A navigational guidance system in the human brain. *Hippocampus*, *17*(8), 618-626.
- Squire, L. R. (1986). Mechanisms of memory. *Science*, *232*(4758), 1612-1619.
- Squire, L. R. (1992). Declarative and nondeclarative memory: multiple brain systems supporting learning and memory. *J Cogn Neurosci*, *4*(3), 232-243. doi:10.1162/jocn.1992.4.3.232
- Squire, L. R. (2004). Memory systems of the brain: a brief history and current perspective. *Neurobiol Learn Mem*, *82*(3), 171-177. doi:10.1016/j.nlm.2004.06.005
- Squire, L. R., & Alvarez, P. (1995). Retrograde amnesia and memory consolidation: a neurobiological perspective. *Current opinion in neurobiology*, *5*(2), 169-177.
- Squire, L. R., Wixted, J. T., & Clark, R. E. (2007). Recognition memory and the medial temporal lobe: a new perspective. *Nat Rev Neurosci*, *8*(11), 872-883. doi:10.1038/nrn2154
- Squire, L. R., & Zola-Morgan, S. (1991). The medial temporal lobe memory system. *Science*, *253*(5026), 1380-1386.
- St-Jacques, P. L., Olm, C., & Schacter, D. L. (2013). Neural mechanisms of reactivation-induced updating that enhance and distort memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(49), 19671-19678.
- St Jacques, P., Rubin, D. C., LaBar, K. S., & Cabeza, R. (2008). The short and long of it: neural correlates of temporal-order memory for autobiographical events. *J Cogn Neurosci*, *20*(7), 1327-1341. doi:10.1162/jocn.2008.20091
- St. Jacques, P. L., Conway, M. A., Lowder, M. W., & Cabeza, R. (2011). Watching my mind unfold versus yours: An fMRI study using a novel camera technology to examine neural differences in self-projection of self versus other perspectives. *Journal of cognitive neuroscience*, *23*(6), 1275-1284.
- Staresina, B. P., Duncan, K. D., & Davachi, L. (2011). Perirhinal and parahippocampal cortices differentially contribute to later recollection of object-and scene-related event details. *Journal of Neuroscience*, *31*(24), 8739-8747.
- Staresina, B. P., Gray, J. C., & Davachi, L. (2008). Event congruency enhances episodic memory encoding through semantic elaboration and relational binding. *Cerebral cortex*, *19*(5), 1198-1207.
- Suddendorf, T., & Corballis, M. C. (2007). The evolution of foresight: What is mental time travel, and is it unique to humans? *Behavioral and brain sciences*, *30*(3), 299-313.
- Suzuki, K., Yamadori, A., Hayakawa, Y., & Fujii, T. (1998). Pure topographical disorientation related to dysfunction of the viewpoint dependent visual system. *Cortex*, *34*(4), 589-599.
- Suzuki, M., Fujii, T., Tsukiura, T., Okuda, J., Umetsu, A., Nagasaka, T., . . . Yamadori, A. (2002). Neural basis of temporal context memory: a functional MRI study. *Neuroimage*, *17*(4), 1790-1796. Retrieved from <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12498752>
- Suzuki, W. L., & Amaral, D. G. (1994). Perirhinal and parahippocampal cortices of the macaque monkey: cortical afferents. *Journal of comparative neurology*, *350*(4), 497-533.

- Svoboda, E., McKinnon, M. C., & Levine, B. (2006). The functional neuroanatomy of autobiographical memory: a meta-analysis. *Neuropsychologia*, *44*(12), 2189-2208.
- Swallow, K. M., Barch, D. M., Head, D., Maley, C. J., Holder, D., & Zacks, J. M. (2011). Changes in events alter how people remember recent information. *Journal of cognitive neuroscience*, *23*(5), 1052-1064.
- Swallow, K. M., Zacks, J. M., & Abrams, R. A. (2009). Event boundaries in perception affect memory encoding and updating. *Journal of Experimental Psychology: General*, *138*(2), 236.
- Szpunar, K. K., Watson, J. M., & McDermott, K. B. (2007). Neural substrates of envisioning the future. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(2), 642-647.
- Thavabalasingam, S., O'Neil, E. B., & Lee, A. C. (2018). Multivoxel pattern similarity suggests the integration of temporal duration in hippocampal event sequence representations. *Neuroimage*, *178*, 136-146.
- Thavabalasingam, S., O'Neil, E. B., Tay, J., Nestor, A., & Lee, A. C. (2019). Evidence for the incorporation of temporal duration information in human hippocampal long-term memory sequence representations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(13), 6407-6414.
- Thomson, D. M., & Tulving, E. (1970). Associative Encoding and Retrieval - Weak and Strong Cues. *Journal of Experimental Psychology*, *86*(2), 255-&. doi:DOI 10.1037/h0029997
- Tolman, E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychol Rev*, *55*(4), 189-208. doi:10.1037/h0061626
- Trimble, M. R., & Cavanna, A. E. (2008). The role of the precuneus in episodic memory. *Handbook of Behavioral Neuroscience*, *18*, 363-377.
- Tse, D., Langston, R. F., Kakeyama, M., Bethus, I., Spooner, P. A., Wood, E. R., . . . Morris, R. G. (2007). Schemas and memory consolidation. *Science*, *316*(5821), 76-82.
- Tse, D., Takeuchi, T., Kakeyama, M., Kajii, Y., Okuno, H., Tohyama, C., . . . Morris, R. G. (2011). Schema-dependent gene activation and memory encoding in neocortex. *Science*, *333*(6044), 891-895.
- Tubridy, S., & Davachi, L. (2011). Medial temporal lobe contributions to episodic sequence encoding. *Cereb Cortex*, *21*(2), 272-280. doi:10.1093/cercor/bhq092
- Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. *Organization of memory*, *1*, 381-403.
- Tulving, E. (1983). Ecphoric Processes in Episodic Memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, *302*(1110), 361-371. doi:DOI 10.1098/rstb.1983.0060
- Tulving, E. (1984). Precis of elements of episodic memory. *Behavioral Brain Sciences*, *7*(2), 223-238.
- Tulving, E. (1985a). *Elements of episodic memory*. New York: Oxford university press.
- Tulving, E. (1985b). Memory and Consciousness. *Canadian Psychology-Psychologie Canadienne*, *26*(1), 1-12. doi:DOI 10.1037/h0080017
- Tulving, E. (2001). Episodic memory and common sense: how far apart? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *356*(1413), 1505-1515.
- Tulving, E. (2002). Episodic memory: from mind to brain. *Annu Rev Psychol*, *53*(1), 1-25. doi:10.1146/annurev.psych.53.100901.135114
- Tulving, E., Kapur, S., Markowitsch, H. J., Craik, F., Habib, R., & Houle, S. (1994). Neuroanatomical correlates of retrieval in episodic memory: auditory sentence recognition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *91*(6), 2012-2015.
- Tulving, E., & Kroll, N. (1995). Novelty assessment in the brain and long-term memory encoding. *Psychonomic bulletin review*, *2*(3), 387-390.
- Tulving, E., & Markowitsch, H. J. (1998). Episodic and declarative memory: role of the hippocampus. *Hippocampus*, *8*(3), 198-204.
- Tulving, E., & Schacter, D. L. (1990). Priming and human memory systems. *Science*, *247*(4940), 301-306.
- Tulving, E., & Thomson, D. M. (1973). Encoding Specificity and Retrieval Processes in Episodic Memory. *Psychological review*, *80*(5), 352-373. doi:DOI 10.1037/h0020071
- Tzeng, O. J. L., & Cotton, B. (1980). A Study-Phase Retrieval Model of Temporal Coding. *Journal of Experimental Psychology-Human Learning and Memory*, *6*(6), 705-716. doi:Doi 10.1037/0278-7393.6.6.705
- Uddin, L. Q., Supekar, K., Amin, H., Rykhlevskaia, E., Nguyen, D. A., Greicius, M. D., & Menon, V. (2010). Dissociable connectivity within human angular gyrus and intraparietal sulcus: evidence from functional and structural connectivity. *Cerebral cortex*, *20*(11), 2636-2646.

- Underwood, B. J. (1957). Interference and forgetting. *Psychological review*, *64*(1), 49.
- Utevsky, A. V., Smith, D. V., & Huettel, S. A. (2014). Precuneus is a functional core of the default-mode network. *Journal of Neuroscience*, *34*(3), 932-940.
- van Kesteren, M. T., Fernández, G., Norris, D. G., & Hermans, E. J. (2010). Persistent schema-dependent hippocampal-neocortical connectivity during memory encoding and postencoding rest in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *107*(16), 7550-7555.
- van Kesteren, M. T., Ruiter, D. J., Fernández, G., & Henson, R. N. (2012). How schema and novelty augment memory formation. *Trends in neurosciences*, *35*(4), 211-219.
- Vargha-Khadem, F., Gadian, D. G., Watkins, K. E., Connelly, A., Van Paesschen, W., & Mishkin, M. (1997). Differential effects of early hippocampal pathology on episodic and semantic memory. *Science*, *277*(5324), 376-380.
- Vilberg, K. L., & Rugg, M. D. (2007). Dissociation of the neural correlates of recognition memory according to familiarity, recollection, and amount of recollected information. *Neuropsychologia*, *45*(10), 2216-2225.
- Vilberg, K. L., & Rugg, M. D. (2008). Memory retrieval and the parietal cortex: a review of evidence from a dual-process perspective. *Neuropsychologia*, *46*(7), 1787-1799.
- Wagner, A. D., Schacter, D. L., Rotte, M., Koutstaal, W., Maril, A., Dale, A. M., . . . Buckner, R. L. (1998). Building memories: remembering and forgetting of verbal experiences as predicted by brain activity. *Science*, *281*(5380), 1188-1191.
- Wagner, A. D., Shannon, B. J., Kahn, I., & Buckner, R. L. (2005). Parietal lobe contributions to episodic memory retrieval. *Trends in cognitive sciences*, *9*(9), 445-453.
- Walker, M. P., & Stickgold, R. (2004). Sleep-dependent learning and memory consolidation. *Neuron*, *44*(1), 121-133.
- Wang, Q. (2004). The emergence of cultural self-constructs: autobiographical memory and self-description in European American and Chinese children. *Developmental psychology*, *40*(1), 3.
- Wang, Q. (2008). Being American, being Asian: The bicultural self and autobiographical memory in Asian Americans. *Cognition*, *107*(2), 743-751.
- Wang, Q., & Brockmeier, J. (2002). Autobiographical remembering as cultural practice: Understanding the interplay between memory, self and culture. *Culture Psychology*, *8*(1), 45-64.
- Wang, Q., & Conway, M. A. (2004). The stories we keep: Autobiographical memory in American and Chinese middle-aged adults. *Journal of personality*, *72*(5), 911-938.
- Wang, Q., & Conway, M. A. (2013). Autobiographical memory, self, and culture. In *Memory and Society* (pp. 19-38): Psychology Press.
- Wang, W.-C., Ranganath, C., & Yonelinas, A. P. (2014). Activity reductions in perirhinal cortex predict conceptual priming and familiarity-based recognition. *Neuropsychologia*, *52*, 19-26.
- Weis, S., Specht, K., Klaver, P., Tendolkar, I., Willmes, K., Ruhlmann, J., . . . Fernández, G. (2004). Process dissociation between contextual retrieval and item recognition. *Neuroreport*, *15*(18), 2729-2733.
- Wheeler, M. A. (1995). Improvement in Recall over Time without Repeated Testing - Spontaneous-Recovery Revisited. *Journal of Experimental Psychology-Learning Memory and Cognition*, *21*(1), 173-184. doi:Doi 10.1037/0278-7393.21.1.173
- Wheeler, M. A., Stuss, D. T., & Tulving, E. (1997). Toward a theory of episodic memory: the frontal lobes and autonoetic consciousness. *Psychol Bull*, *121*(3), 331-354. doi:10.1037/0033-2909.121.3.331
- Wheeler, M. E., & Buckner, R. L. (2004). Functional-anatomic correlates of remembering and knowing. *Neuroimage*, *21*(4), 1337-1349.
- Williams, J. M., Barnhofer, T., Crane, C., Herman, D., Raes, F., Watkins, E., & Dalgleish, T. (2007). Autobiographical memory specificity and emotional disorder. *Psychol Bull*, *133*(1), 122-148. doi:10.1037/0033-2909.133.1.122
- Williams, J. M., & Broadbent, K. (1986). Autobiographical memory in suicide attempters. *J Abnorm Psychol*, *95*(2), 144-149. doi:10.1037//0021-843x.95.2.144
- Wilson, B. A., Berry, E., Gracey, F., Harrison, C., Stow, I., Macniven, J., . . . Young, A. W. (2005). Egocentric disorientation following bilateral parietal lobe damage. *Cortex*, *41*(4), 547-554.
- Wilson, D. A. (2009). Pattern separation and completion in olfaction. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1170*, 306.
- Winocur, G., & Moscovitch, M. (2011). Memory transformation and systems consolidation. *Journal of the International Neuropsychological Society*, *17*(5), 766-780.
- Wixted, J. T. (2004). The psychology and neuroscience of forgetting. *Annu. Rev. Psychol.*, *55*, 235-269.

- Wixted, J. T. (2007). Dual-process theory and signal-detection theory of recognition memory. *Psychological review*, *114*(1), 152.
- Wixted, J. T., & Ebbesen, E. B. (1991). On the form of forgetting. *Psychological science*, *2*(6), 409-415.
- Wixted, J. T., & Mickes, L. (2010). A continuous dual-process model of remember/know judgments. *Psychological review*, *117*(4), 1025.
- Wolbers, T., Hegarty, M., Büchel, C., & Loomis, J. M. (2008). Spatial updating: how the brain keeps track of changing object locations during observer motion. *Nature neuroscience*, *11*(10), 1223.
- Woodruff, C. C., Johnson, J. D., Uncapher, M. R., & Rugg, M. D. (2005). Content-specificity of the neural correlates of recollection. *Neuropsychologia*, *43*(7), 1022-1032.
- Worsley, K. J., Marrett, S., Neelin, P., Vandal, A. C., Friston, K. J., & Evans, A. C. (1996). A unified statistical approach for determining significant signals in images of cerebral activation. *Human brain mapping*, *4*(1), 58-73.
- Yassa, M. A., & Stark, C. E. (2011). Pattern separation in the hippocampus. *Trends in neurosciences*, *34*(10), 515-525.
- Yntema, D. B., & Trask, F. P. (1963). Recall as a search process. *Journal of verbal learning verbal behavior*, *2*(1), 65-74.
- Yonelinas, A. P. (2001). Components of episodic memory: the contribution of recollection and familiarity. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, *356*(1413), 1363-1374. doi:10.1098/rstb.2001.0939
- Yonelinas, A. P. (2002). The nature of recollection and familiarity: A review of 30 years of research. *Journal of Memory and Language*, *46*(3), 441-517. doi:10.1006/jmla.2002.2864
- Yonelinas, A. P., Otten, L. J., Shaw, K. N., & Rugg, M. D. (2005). Separating the brain regions involved in recollection and familiarity in recognition memory. *Journal of Neuroscience*, *25*(11), 3002-3008.
- Zacks, J. M., Speer, N. K., Swallow, K. M., Braver, T. S., & Reynolds, J. R. (2007). Event perception: a mind-brain perspective. *Psychological bulletin*, *133*(2), 273.
- Zacks, J. M., Speer, N. K., Swallow, K. M., & Maley, C. J. (2010). The brain's cutting-room floor: Segmentation of narrative cinema. *Frontiers in human neuroscience*, *4*, 168.
- Zacks, J. M., & Tversky, B. (2001). Event structure in perception and conception. *Psychological bulletin*, *127*(1), 3.
- Zeithamova, D., & Preston, A. R. (2017). Temporal proximity promotes integration of overlapping events. *Journal of cognitive neuroscience*, *29*(8), 1311-1323.
- Zola-Morgan, S., Squire, L. R., & Amaral, D. G. (1989). Lesions of the amygdala that spare adjacent cortical regions do not impair memory or exacerbate the impairment following lesions of the hippocampal formation. *Journal of Neuroscience*, *9*(6), 1922-1936.
- Zola-Morgan, S., Squire, L. R., Clower, R. P., & Rempel, N. L. (1993). Damage to the perirhinal cortex exacerbates memory impairment following lesions to the hippocampal formation. *Journal of Neuroscience*, *13*(1), 251-265.
- Zola, S. M., Squire, L. R., Teng, E., Stefanacci, L., Buffalo, E. A., & Clark, R. E. (2000). Impaired recognition memory in monkeys after damage limited to the hippocampal region. *Journal of Neuroscience*, *20*(1), 451-463.
- Zwaan, R. A., Langston, M. C., & Graesser, A. C. (1995a). The construction of situation models in narrative comprehension: An event-indexing model. *Psychological science*, *6*(5), 292-297.
- Zwaan, R. A., Magliano, J. P., & Graesser, A. C. (1995b). Dimensions of situation model construction in narrative comprehension. *Journal of experimental psychology: Learning, Memory, Cognition*, *21*(2), 386.