

Vers de nouvelles conceptions intégrées du fonctionnement de la mémoire

Towards novel integrative conceptions of memory functioning

Christine Bastin

GIGA-CRC in vivo imaging, Université de Liège, Belgique

Christine Bastin, GIGA-CRC in vivo imaging, Université de Liège, Quartier Agora, Allée du 6 Août, 8,
B30, B-4000 Liège, Belgique. Email : Christine.Bastin@ulg.ac.be. Tel.: +32 4 366 23 69.

L'étude des capacités altérées et des fonctions préservées dans l'amnésie, initiée par l'étude du cas H.M., a mené au développement de modèles de l'organisation de la mémoire. Ces modèles influents [1, 2] proposent une vue modulaire où différentes formes de mémoire possèdent leur propre substrat cérébral et peuvent être atteintes de manière spécifique en cas de lésion cérébrale. Ainsi, une amnésie consécutive à une atteinte du lobe temporal interne se caractérise par une altération de la mémoire épisodique, laissant intacts la mémoire sémantique, la mémoire à court terme, les apprentissages implicites, la mémoire procédurale et les capacités de discrimination perceptive. Récemment, cependant, de nombreuses études ont remis en question cette vision modulaire et amènent à revoir notre manière de concevoir l'organisation de la mémoire. A l'heure actuelle, les recherches en neurosciences cognitives s'orientent vers une vision intégrée où différentes formes de mémoire ainsi que des processus non-mnésiques partagent une même base neuronale et les mêmes représentations cognitives. Ces recherches ont été mises à l'honneur lors de la première conférence de Neurosciences Cognitives de la Mémoire, organisée à l'Université de Liège, les 23 et 24 mars 2017 (<http://events.ulg.ac.be/rfnworkshop>).

Fractionnement du lobe temporal interne

Actuellement, les chercheurs en neurosciences cognitives visent à comprendre les fonctions de régions cérébrales spécifiques. Ainsi, le rôle des différentes structures du lobe temporal interne (hippocampe, cortex périrhinal, cortex entorhinal et cortex parahippocampique) suscite un intérêt marqué depuis l'observation qu'une atteinte sélective de l'hippocampe entraîne des troubles mnésiques différents d'une atteinte plus étendue du lobe temporal interne [3]. En particulier, le rôle de l'hippocampe se distingue du rôle du cortex périrhinal, comme démontré par de rares cas de double dissociation. En effet, une atteinte sélective de l'hippocampe, préservant le cortex périrhinal, perturbe la capacité à se souvenir des détails relatifs à l'encodage d'un événement (fonction de recollection) sans atteindre la capacité à juger de l'occurrence de l'événement sur base d'un

sentiment de familiarité. Inversement, une lésion limitée au cortex périrhinal qui préserve l'hippocampe s'accompagne d'une perturbation de la fonction de familiarité sans diminution de la fonction de recollection [4, 5]. De manière très intéressante, une lésion du cortex périrhinal n'empêche pas seulement d'identifier la familiarité due à l'exposition aux stimuli dans la tâche expérimentale (familiarité relative). La patiente NB, décrite initialement par Bowles, et al. [4], a également des difficultés à estimer la familiarité générée par l'exposition répétée à des informations [6]. Ainsi, suite à une phase d'encodage où des mots sont répétés 1, 3, 5, 7, 9 ou 11 fois, elle estime de manière inexacte la fréquence avec laquelle les mots ont été présentés. De plus, elle manifeste des difficultés lorsqu'il s'agit de juger la familiarité des concepts acquis au cours de sa vie (par exemple, « dans quelle mesure êtes-vous familier avec le concept de « pomme » ?). Le cortex périrhinal serait donc sensible à des variations de familiarité pour des informations à la fois dans le cadre de tâches de mémoire épisodique et de jugements sémantiques.

L'implication commune du cortex périrhinal dans l'évaluation de la familiarité relative et dans des traitements de nature conceptuelle est également observée dans plusieurs études. Ainsi, dans des études en potentiels évoqués, les jugements de familiarité relative et les traitements conceptuels génèrent tous les deux un effet électrophysiologique précoce (400 ms) [7, 8]. Chez les patients avec Trouble Cognitif Léger, l'amplitude de cet effet corrèle spécifiquement avec le degré d'atrophie du cortex périrhinal [9]. En outre, l'amorçage conceptuel induit une modification de l'activation du cortex périrhinal en IRMf [10] et est significativement corrélé aux jugements de familiarité [11]. Enfin, en mémoire sémantique, le cortex périrhinal apparaît particulièrement utile lorsqu'il s'agit de distinguer des concepts possédant de nombreux traits communs [12].

Outre la familiarité et les traitements conceptuels, le cortex périrhinal a également été impliqué dans les traitements perceptifs et la mémoire à court terme. En effet, les patients amnésiques dont la lésion englobe le cortex périrhinal présentent des déficits dans des tâches de discrimination perceptive lorsqu'il s'agit d'identifier des objets ou des visages pouvant être confondus [13]. Par contre, les patients amnésiques dont la lésion ne touche que l'hippocampe réussissent parfaitement

ces tâches. Par ailleurs, une étude en IRMf a rapporté la même activation du cortex périrhinal lorsque les participants devaient identifier un intrus parmi trois visages (discrimination perceptive) et lorsqu'ils devaient reconnaître des visages étudiés (mémoire épisodique) [14]. Enfin, Race, et al. [15] ont montré que la mémoire à court terme pour des visages étaient perturbées chez des patients amnésiques dont la lésion concernait toutes les structures du lobe temporal interne, tandis qu'elle était intacte suite à une lésion limitée à l'hippocampe.

De la même manière que le cortex périrhinal semble impliqué dans plusieurs fonctions mnésiques et non-mnésiques, l'hippocampe interviendrait également au-delà de la mémoire épisodique. En effet, les patients amnésiques hippocampiques démontrent des déficits dans des tâches de discrimination perceptive et des tâches de mémoire à court terme lorsque le matériel consiste en scènes [16] ou implique des relations (par exemple, objet-localisation spatiale) [17]. De plus, ces patients échouent dans une variété d'autres tâches, telles que la navigation spatiale, l'imagination de scénarios futurs et la prise de décision [16].

L'ensemble de ces travaux suggèrent donc que l'amnésie du lobe temporal interne ne se limite pas à une atteinte de la mémoire épisodique. Elle peut également affecter la mémoire sémantique, la mémoire à court terme et la discrimination perceptive. Cependant, ce ne sera le cas que pour certains matériels et selon l'implication du cortex périrhinal ou non dans la lésion, indiquant une spécialisation des différentes régions du lobe temporal interne selon la nature des représentations engagées par la tâche.

La mémoire épisodique : Un vaste réseau cérébral

La mémoire épisodique ne dépend pas que du lobe temporal interne, mais implique un vaste réseau de structures cérébrales. Parallèlement aux recherches explorant le rôle de certaines régions spécifiques, beaucoup de recherches actuelles en neurosciences cognitives tentent de comprendre comment l'interaction des différentes régions permet le souvenir des événements vécus. Une piste

actuelle concerne notamment la réactivation du contenu des souvenirs. De nombreuses études en IRMf tirent parti de nouvelles méthodes d'analyse, comme les analyses multivariées de patterns d'activations, pour montrer que les régions cérébrales qui ont traité les stimuli à l'encodage (par exemple, les régions occipitales pour les détails visuels) sont réactivées lors de la récupération. En l'absence de stimuli, il devient dès lors possible de décoder quelles informations un individu récupère sur base du profil d'activation cérébrale. Une autre technologie, les enregistrements EEG intracrâniens, généralement issus d'électrodes implantées chez des patients épileptiques, offre une approche extrêmement pointue de la réactivation des contenus mémorisés. Ces enregistrements permettent de prédire la formation ou la récupération de souvenirs au niveau de chaque essai, ainsi que d'identifier avec précision le déroulement temporel des réponses neuronales à travers les différentes régions mesurées [18, 19].

Via ce vaste réseau, la mémoire épisodique reçoit l'influence de nombreux autres processus, tels que le contrôle exécutif lié aux régions fronto-pariétales. Une source d'influence encore mal connue est la métacognition, et plus spécifiquement l'influence des attentes sur les stratégies et la performance mnésique. Selon certaines conceptions, le cerveau formerait constamment des prédictions sur ce qu'il pourrait percevoir ou récupérer et l'erreur de prédiction serait un moteur important de la mémorisation [20]. Quelques études ont mis en évidence l'effet des attentes sur les performances mnésiques. Par exemple, McCabe and Balota [21] ont présenté des mots de fréquence moyenne mélangés soit à des mots de haute fréquence, soit à des mots de basse fréquence lors de la phase de test. Les participants rapportaient plus souvent une expérience de recollection pour les mots de fréquence moyenne lorsqu'ils avaient été testés parmi les mots de haute fréquence, parce qu'ils dépassaient le niveau attendu de mémorabilité compte-tenu du contexte (les mots de haute fréquence étant de plus faible mémorabilité que ceux de basse fréquence). Dans une étude en IRMf, O'Connor, et al. [22] ont montré que le cortex pariétal inférieur était très sensible à la concordance entre les attentes et la réalité, et détectait les erreurs de prédiction, sans lien avec l'exactitude de la performance mnésique.

Vers des modèles intégratifs de la mémoire

Les données récentes en neurosciences cognitives révèlent la complexité du fonctionnement cognitif, où certaines régions cérébrales participent à diverses fonctions mnésiques et non-mnésiques et où l'expérience riche de récupération des souvenirs vécus personnellement repose sur l'interaction entre de nombreuses régions cérébrales. Ces données appellent de nouvelles modélisations du fonctionnement de la mémoire tenant compte de la nature des représentations traitées par différentes régions cérébrales (il existe actuellement quelques propositions théoriques centrées sur le lobe temporal interne [12, 16, 17]) et des mécanismes non-mnésiques (tels que la métacognition) qui contribuent à façonner notre expérience mnésique.

Références

- [1] Tulving E. How many memory systems are there ? *Am Psychol* 1985; 40: 385-398.
- [2] Squire LR. Memory systems of the brain: a brief history and current perspective. *Neurobiol Learn Mem* 2004; 82: 171-177.
- [3] Aggleton JP, Shaw C. Amnesia and recognition memory : A re-analysis of psychometric data. *Neuropsychologia* 1996; 34: 51-62.
- [4] Bowles B, Crupi C, Pigott S, et al. Double dissociation of selective recollection and familiarity impairments following two different surgical treatments for temporal-lobe epilepsy. *Neuropsychologia* 2010; 48: 2640-2647.
- [5] Barbeau EJ, Pariente J, Felician O, Puel M. Visual recognition memory: a double anatomo-functional dissociation. *Hippocampus* 2011; 21: 929-934.
- [6] Bowles B, Duke D, Rosenbaum RS, et al. Impaired assessment of cumulative lifetime familiarity for object concepts after left anterior temporal-lobe resection that includes perirhinal cortex but spares the hippocampus. *Neuropsychologia* 2016; 90: 170-179.
- [7] Meyer P, Mecklinger A, Friederici AD. Bridging the gap between the semantic N400 and the early old/new memory effect. *Neuroreport* 2007; 18.
- [8] Bader R, Mecklinger A, Hoppstadter M, Meyer P. Recognition memory for one-trial-unitized word pairs: evidence from event-related potentials. *Neuroimage* 2010; 50: 772-781.
- [9] Hoppstadter M, King AV, Frolich L, et al. A combined electrophysiological and morphological examination of episodic memory decline in amnesic mild cognitive impairment. *Front Aging Neurosci* 2013; 5: 51.
- [10] Dew IT, Cabeza R. A broader view of perirhinal function: from recognition memory to fluency-based decisions. *J Neurosci* 2013; 33: 14466-14474.
- [11] Wang WC, Yonelinas AP. Familiarity is related to conceptual implicit memory: an examination of individual differences. *Psychon Bull Rev* 2012; 19: 1154-1164.
- [12] Clarke A, Tyler LK. Understanding What We See: How We Derive Meaning From Vision. *Trends Cogn Sci* 2015; 19: 677-687.
- [13] Lee AC, Bussey TJ, Murray EA, et al. Perceptual deficits in amnesia: challenging the medial temporal lobe 'mnemonic' view. *Neuropsychologia* 2005; 43: 1-11.
- [14] O'Neil EB, Barkley VA, Köhler S. Representational demands modulate involvement of perirhinal cortex in face processing. *Hippocampus* 2013; 23: 592-605.
- [15] Race E, LaRocque KF, Keane MM, Verfaellie M. Medial temporal lobe contributions to short-term memory for faces. *J Exp Psychol Gen* 2013; 142: 1309-1322.
- [16] Clark IA, Maguire EA. Remembering Preservation in Hippocampal Amnesia. *Annu Rev Psychol* 2016; 67: 51-82.
- [17] Yonelinas AP. The hippocampus supports high-resolution binding in the service of perception, working memory and long-term memory. *Behav Brain Res* 2013; 254: 34-44.
- [18] Hohne M, Jahanbekam A, Bauckhage C, et al. Prediction of successful memory encoding based on single-trial rhinal and hippocampal phase information. *Neuroimage* 2016; 139: 127-135.
- [19] Barbeau EJ, Chauvel P, Moulin CJ, et al. Hippocampus duality: Memory and novelty detection are subserved by distinct mechanisms. *Hippocampus* 2017; 27: 405-416.
- [20] Henson RN, Gagnepain P. Predictive, interactive multiple memory systems. *Hippocampus* 2010; 20: 1315-1326.
- [21] McCabe DP, Balota DA. Context effects on remembering and knowing: The expectancy heuristic. *J Exp Psychol Learn* 2007; 33: 536-549.
- [22] O'Connor AR, Han S, Dobbins IG. The inferior parietal lobule and recognition memory: expectancy violation or successful retrieval? *J Neurosci* 2010; 30: 2924-2934.