

Les conceptions "multisystèmes" de la mémoire : principales bases empiriques et évolutions actuelles

*Francis Eustache, Béatrice Desgranges,
Bérengère Guillery et Karine Lebreton*

Résumé

Certaines conceptions modernes de la mémoire considèrent que cette fonction cognitive est formée de différents systèmes. Après avoir précisé le concept de système de mémoire, nous développons l'un des modèles les plus utilisés en neuropsychologie – celui proposé par Tulving. L'article présente également des illustrations récentes venant à l'appui des conceptions multisystèmes de la mémoire, notamment dans le domaine de la pathologie humaine et de l'imagerie fonctionnelle cérébrale. Les évolutions actuelles de ces modèles sont ensuite discutées.

Mots clés : Mémoire épisodique, mémoire sémantique, mémoire déclarative, mémoire procédurale, mémoire implicite, hippocampe, cortex préfrontal, imagerie fonctionnelle cérébrale

Key words: Episodic memory, semantic memory, declarative memory, procedural memory, implicit memory, hippocampus, prefrontal cortex, functional neuroimaging.

« Je sentis avant de penser : c'est le sort commun de l'humanité. Je l'éprouvai plus qu'un autre. J'ignore ce que je fis jusqu'à cinq ou six ans ; je ne sais comment j'appris à lire ; je ne me souviens que de mes premières lectures et de leur effet sur moi : c'est le temps d'où je date sans interruption la conscience de moi-même. »

J.-J. Rousseau, *Les confessions*
(livre premier, p. 36 ; 1712-1728)

INTRODUCTION

Des conceptions "multisystèmes" de la mémoire ont été proposées de longue date par des philosophes, en particulier par Descartes et Maine de Biran (voir Schacter, 1987 ; Eustache, Desgranges et Lechevalier, 1994, pour revues). A la fin du XIX^{ème} siècle et au début du XX^{ème} siècle, ce point de vue a rassemblé des philosophes comme Bergson (voir Jaffard, Claverie et Andrieu, 1998, pour revue), les premiers "psychologues scientifiques" comme Ribot, Ebbinghaus et W. James, et les auteurs qui ont donné naissance à la neuropsychologie de la mémoire comme Korsakoff et Claparède (voir Eustache, Desgranges et Lechevalier, 1995a ; Eustache, Desgranges et Messerli, 1996 a et b, pour revues). Les développements théoriques et méthodologiques font considérer cette période comme le premier grand âge d'or de la psychologie de la mémoire. Le béhaviorisme qui a dominé la psychologie scientifique pendant la première moitié du XX^{ème} siècle s'est détourné de ces conceptions pour mettre l'accent sur la description de diverses formes de conditionnement et d'apprentissage. Il a fallu attendre la naissance de la psychologie cognitive et de la neuropsychologie cognitive pour retrouver les thèmes chers aux auteurs du premier âge d'or : unité ou pluralité de la mémoire humaine, conscience et mémoire.

Cet article expose, dans un premier temps, comment ce nouveau courant s'est progressivement structuré pour aboutir à des théories d'ensemble de la mémoire humaine. Les thèses de Tulving sont particulièrement

développées. Dans un deuxième temps, plusieurs exemples récents venant à l'appui des conceptions multisystèmes seront exposés. Enfin, nous évoquerons les évolutions actuelles qui visent une approche intégrée de la mémoire humaine.

LES SYSTÈMES DE MÉMOIRE

Après un relatif désintérêt pour les conceptions plurielles de la mémoire pendant la période béhavioriste, la psychologie cognitive, et plus encore la neuropsychologie cognitive, ont rapporté de nombreux faits empiriques en faveur d'une mémoire formée de différentes composantes. Les principaux arguments proviennent des dissociations mises en évidence dans les syndromes amnésiques (Eustache, Lechevalier et Viader, 1996c, pour revue) et plus récemment dans les syndromes démentiels (Eustache et Desgranges, 1997, pour revue). Les travaux pionniers de B. Milner avec le patient HM ont joué un rôle moteur dans cette approche structurale renouvelée de la mémoire humaine (Scoville et Milner, 1957 ; Milner, Corkin et Teuber, 1968). Ces études ont produit une floraison de concepts descriptifs. Dans le même temps s'est engagée une réflexion sur la notion de système de mémoire (Sherry et Schacter, 1987).

Ces conceptions multisystèmes ont donné lieu, chez les neuropsychologues et les neurobiologistes, à de nombreux débats qui ont conduit à une synthèse féconde dans l'ouvrage de Schacter et Tulving (1996). Pour ces auteurs, les systèmes ne peuvent pas être assimilés à des formes de mémoire, ni à des processus mnésiques, ni à des tâches, ni à des expressions de la mémoire. Il n'existe pas de règle absolue pour postuler l'existence d'un système de mémoire mais plusieurs critères théoriques et opérationnels peuvent être avancés. Sur un plan théorique, les systèmes de mémoire diffèrent quant à leurs principes de fonctionnement (ils s'opposent ainsi sur différents vecteurs, par exemple : traitement sémantique vs. répétitions, rapidité vs. progressivité, flexibilité vs. rigidité) et au type d'information traitée (par exemple : informations verbalisables ou fortement imageables vs. informations non verbalisables et actions, épisodes spécifiques vs. invariants). Toutefois, plusieurs sys-

tèmes participent au traitement de l'information dans une situation donnée, ce qui souligne l'importance de l'analyse des tâches lors d'une évaluation de la mémoire. Les systèmes de mémoire seraient sous la dépendance de structures cérébrales et/ou de mécanismes neuronaux différents, ce qui n'exclut pas des interactions fortes. Les systèmes et les sous-systèmes correspondent à deux niveaux hiérarchiques (Schacter et Tulving, 1996). Les sous-systèmes, qui partagent les principales règles opératoires avec leur système superordonné, se distinguent essentiellement les uns des autres par le type d'information qu'ils traitent et par leurs localisations cérébrales. Par exemple, le système de représentations perceptives (ou *PRS* pour *Perceptual Representation System* ; Tulving et Schacter, 1990, voir infra) sous-tend les effets d'amorçage perceptif. Il peut être fractionné en trois sous-systèmes distincts : le PRS de la forme visuelle des mots, le PRS de la forme auditive des mots et le PRS des descriptions structurales des objets. Ces sous-systèmes partagent les propriétés qui caractérisent le *PRS* superordonné : ils opèrent à un niveau pré-sémantique, ils sous-tendent des expressions non-conscientes de la mémoire, ils sont préservés chez les patients amnésiques, ils semblent avoir une base neuronale corticale. Cependant, chaque sous-système manipule un type différent d'information perceptive et correspond à une localisation cérébrale spécifique. Enfin, ces systèmes et ces sous-systèmes comprennent différentes composantes dont l'organisation et le fonctionnement doivent être spécifiés.

L'existence hypothétique de systèmes de mémoire repose également sur des critères opérationnels stricts. Une convergence de dissociations et de doubles dissociations doit être systématiquement recherchée dans des études de cas uniques et de séries de patients et confrontée à d'autres sources d'inférences : expérimentation animale, imagerie fonctionnelle cérébrale, manipulations de variables en psychologie expérimentale, dissociations phylogénétiques, ontogénétiques, psychopharmacologiques ...

DES SYSTÈMES AUX MODÈLES MULTISYSTÈMES

Il n'existe pas de consensus sur le nombre et la nature des systèmes de mémoire. L'organisation d'ensemble ainsi que les relations entre les

systèmes diffèrent également selon les modèles (voir, par exemple, les conceptions de Squire et collaborateurs ; Eustache et al., 1996c, pour revue).

Les conceptions de Tulving sont parmi les plus utilisées en neuropsychologie de la mémoire. En 1972, Tulving distinguait une mémoire épisodique et une mémoire sémantique et cette opposition prenait la forme d'une organisation en parallèle (comme dans le modèle de Squire). Ensuite, Tulving (1984, 1985) a intégré la mémoire procédurale et adopté une conception "par emboîtement", la mémoire procédurale se situant au niveau inférieur et la mémoire épisodique au niveau supérieur de la hiérarchie. Tulving apporte des arguments ontogénétiques et phylogénétiques à l'appui de l'organisation par emboîtement de ces trois systèmes. De plus, les profils de perturbation rencontrés dans les principales pathologies de la mémoire sont compatibles avec cette organisation, les systèmes de niveau supérieur étant les plus vulnérables. Ainsi, le syndrome amnésique (pur), pour Tulving (contrairement à Squire), se caractérise par une perturbation sélective de la mémoire épisodique. D'autres patients présentent des troubles associés de la mémoire sémantique sans perturbation de la mémoire procédurale. Mais cette organisation exclut *a priori* l'éventualité des doubles dissociations puisque les systèmes de haut niveau dépendent des systèmes de bas niveau. Dans l'article de 1985, Tulving fait correspondre trois formes de conscience à chacun de ces trois systèmes de mémoire. La conscience anoétique se situe à une extrémité du continuum (c'est une absence de conscience). La conscience noétique, caractérisant la mémoire sémantique, rend possible une conduite introspective sur le monde. Enfin, le terme d'auto-noétique s'applique à la mémoire épisodique. Ce concept signifie que l'individu prend conscience de sa propre identité et de son existence dans le temps subjectif s'étendant du passé au futur. Dans des publications ultérieures, Tulving a adjoint deux systèmes supplémentaires : la mémoire de travail et le système de représentations perceptives (Tulving, 1995). Ce modèle comprend ainsi cinq systèmes organisés de façon hiérarchique. La mémoire procédurale est un système mnésique implicite chargé de l'encodage, du stockage et de la récupération d'habiletés de différentes natures. Le système de représentations perceptives permet d'améliorer la capacité d'identifier perceptivement un stimulus et sous-tend les effets

d'amorçage perceptif et lexical (Tulving et Schacter, 1990). La mémoire sémantique correspond à la mémoire des concepts et des connaissances générales indépendamment de leur contexte d'acquisition. Elle permet au sujet de construire des modèles mentaux du monde, modèles qui peuvent être manipulés indépendamment de tout acte comportemental. La mémoire de travail est un système qui permet le maintien temporaire et la manipulation de l'information lors de la réalisation de différentes tâches cognitives. Enfin, la mémoire épisodique permet d'acquérir des informations sur des événements personnellement vécus associés à leur contexte temporo-spatial, et offre la possibilité de voyager mentalement dans le temps.

Le modèle en cinq systèmes de Tulving fournit une vision harmonieuse de la structure de la mémoire humaine fondée sur un grand nombre de données. De plus, l'organisation monohiérarchique donne des indications sur son fonctionnement d'ensemble. Toutefois, la classification par emboîtement résiste mal à différents faits neuropsychologiques, tout particulièrement à certains profils de patients atteints d'un syndrome démentiel (voir Desgranges, Eustache, Rioux, de la Sayette et Lechevalier, 1996 ; Eustache et al., 1996c, pour revues), ou victimes de séquelles d'encéphalite herpétique (voir, par exemple, De Renzi, Liotti et Nichelli, 1987). Certains patients présentent ainsi une atteinte prédominante de la mémoire sémantique sans perturbation majeure de la mémoire épisodique (c'est notamment le cas des patients atteints de démence sémantique en début d'évolution). D'autres perturbations, comme des atteintes prédominantes de la mémoire procédurale, s'accordent mal avec l'organisation hiérarchique trop rigide préconisée par le modèle. Ces contraintes – et notamment l'impossibilité d'intégrer des doubles dissociations – ont conduit Tulving (1995) à proposer des aménagements substantiels et judicieux résumés dans l'acronyme SPI (pour Sériel, Parallèle et Indépendant). L'originalité du nouveau modèle structural, qui comporte toujours cinq systèmes organisés hiérarchiquement, est d'intégrer des concepts issus de l'approche fonctionnelle. Selon ce modèle SPI, l'encodage comporte une dimension sérielle (l'encodage dans un système dépend de la qualité de l'encodage dans le système inférieur), le stockage s'effectue en parallèle dans les différents systèmes et la récupération des informations stockées dans un système est indé-

pendante de la récupération dans les autres systèmes. Ainsi, ce modèle prédit que l'encodage d'une information dans un système "inférieur" (par exemple la mémoire sémantique) peut se réaliser même si l'encodage dans le système supérieur (la mémoire épisodique) est défaillant, mais non l'inverse. En revanche, au niveau de la récupération, les prédictions du modèle SPI sont sensiblement différentes de celles du modèle précédent. Par exemple, le modèle SPI n'exclut pas les troubles de la récupération d'informations sémantiques sans trouble de la récupération en mémoire épisodique. Ainsi, il permet de rendre compte de certaines doubles dissociations rencontrées dans les pathologies démentielles.

De nombreuses données viennent à l'appui des conceptions multisystèmes de la mémoire et plusieurs exemples récents illustrent la suite de ce chapitre.

LES CONCEPTIONS MULTISYSTÈMES DE LA MÉMOIRE : QUELQUES ÉVIDENCES

Les effets de lésions précoces de l'hippocampe

Vargha-Khadem, Gadian, Watkins, Connely, Van Paesschen et Mishkin (1997) ont rapporté les observations de trois jeunes patients atteints de lésions précoces limitées à l'hippocampe. Ces patients présentaient une amnésie antérograde et obtenaient des résultats faibles à différents tests classiques explorant la mémoire épisodique. De plus, ils étaient pratiquement incapables de rappeler les événements de leur vie. En revanche, ces patients avaient acquis un bon niveau de langage et de connaissances générales sur le monde et avaient réalisé un cursus scolaire normal. Ces connaissances sémantiques avaient ainsi été acquises *de novo* malgré une mémoire épisodique inopérante. Ces résultats permettent de dépasser différentes limites inhérentes aux études portant sur des patients devenus amnésiques à l'âge adulte, en particulier le fait qu'ils aient acquis de nombreuses connaissances sémantiques avant leur amnésie, ou encore que ces patients aient mis en place des stratégies de réorganisation pour compenser leurs déficits, ce qui fait que les résultats obtenus sont difficilement transposables au sujet normal.

Ces observations de Vargha-Khadem et collaborateurs présentent un intérêt théorique fondamental et novateur souligné par différents théoriciens de la mémoire (voir le numéro d'*Hippocampus*, Eichenbaum, 1998 ; Mishkin, Vargha-Khadem et Gadian, 1998 ; Tulving et Markowitsch, 1998 ; Squire et Zola, 1998). Pour Tulving et Markowitsch, il existerait d'une part un recouvrement entre mémoire épisodique et mémoire sémantique qu'ils proposent d'appeler la mémoire déclarative, et d'autre part une mémoire épisodique "unique". Le système déclaratif serait un système cognitif complexe et flexible, hautement structuré, contenant des informations propositionnelles et représentationnelles.

La caractéristique fondamentale de la mémoire épisodique est de permettre le souvenir conscient des expériences antérieures. L'emphase est portée sur l'expérience subjective du souvenir plutôt que sur l'exactitude du souvenir de l'événement rappelé (voir Schacter, 1999). La mémoire épisodique est la seule forme de mémoire qui, au moment du rappel, est orientée vers le passé. La récupération d'un souvenir en mémoire épisodique implique "un voyage dans le temps" au travers de son propre passé, associé à la conscience auto-néotique. Selon ces conceptions, la mémoire épisodique serait sous-tendue par un réseau de structures cérébrales parmi lesquelles l'hippocampe et les structures voisines (cortex rhinal et para-hippocampique), formant un système organisé hiérarchiquement, joueraient un rôle clé. L'hippocampe occuperait le sommet de la hiérarchie et serait caractérisé par la plus grande convergence d'informations et la plus riche quantité d'associations (Mishkin et al., 1998). Cette structure serait étroitement connectée à différentes régions cérébrales néocorticales stockant les représentations des souvenirs.

La dissociation épisodique / sémantique dans l'ictus amnésique idiopathique

L'ictus amnésique idiopathique est un syndrome neurologique de pronostic favorable dont la physiopathologie demeure mal connue. Il se caractérise par une amnésie massive d'apparition brutale, sans trouble de la conscience et sans déficit neurologique ni neuropsychologique associé, d'une durée de quelques heures. L'ictus amnésique constitue un modèle

d'étude de la mémoire particulièrement intéressant. En effet, il s'agit d'un trouble de la mémoire épisodique apparemment isolé, survenant chez un individu par ailleurs en bonne santé, et en l'absence de phénomène de réorganisation, tant cognitive que neurobiologique, qui caractérise au contraire le syndrome amnésique permanent.

Le problème posé est de savoir si ces patients, profondément amnésiques pendant la période d'ictus, sont capables d'encoder et de maintenir les informations en mémoire sémantique (Guillery et al., en préparation). Un paradigme de résolution de phrases difficilement compréhensibles inspiré de Auble, Francks et Soraci (1979) et de McAndrews, Glisky et Schacter (1987) a été proposé à une patiente CP, âgée de 62 ans, alors qu'elle se trouvait à la phase aiguë d'un ictus amnésique. Par exemple, dans une épreuve dérivée du test de Grober et Buschke, elle obtenait un score de 1/16 en rappel libre et un score de 8/16 en reconnaissance. Le lendemain, alors qu'elle avait récupéré ses facultés mnésiques, elle ne rappelait aucun mot de la liste initiale en rappel libre et seulement deux mots de la liste initiale en reconnaissance, ce qui montre bien l'intensité de l'amnésie lors de la phase d'ictus.

Des phrases difficiles à comprendre ont été proposées à la patiente de la façon suivante (voir Tableau 1). Après deux phrases exemples où les principes de l'épreuve étaient expliqués, dix phrases ont été proposées successivement à la patiente pendant la phase d'ictus avec pour consigne de tenter de les expliquer. Ainsi, face à la phrase "les cordes étaient atteintes car la fumée était importante", la patiente CP donna la réponse suivante : "les cordes des pompiers sont atteintes par le feu". L'examineur donna alors les mots clés "cordes vocales" et la patiente trouva la solution convenable : "la fumée de tabac atteint les cordes vocales". Face à la phrase : "les vêtements sont abîmés car le panneau a disparu", la patiente ne donna aucune explication spontanément. Mais après les mots clés "peinture fraîche", elle répondit : "Ah oui, le vêtement est taché car il n'y a plus de panneau". La procédure fut prolongée ainsi pour les dix phrases et les dix mots clés de l'épreuve. Après une heure et demie (délai augmenté du fait de la passation de différents examens médicaux), les dix phrases lui ont été proposées à nouveau. La patiente n'a exprimé aucun souvenir conscient les concernant et ne reconnaissait pas la pièce où avaient été proposés les premiers tests neuropsychologi-

Tableau 1
Paradigme de résolution de phrases difficilement compréhensibles

<i>Phrases d'exemple</i>	<i>Mots clés</i>
Le bonhomme maigrit quand les nuages s'écartèrent	bonhomme de neige
Les cornes se rétractèrent quand il rentra dans sa maison	escargot
Les enfants enlevèrent leur pull car le niveau montait	thermomètre
* Le bédouin est triste car la bosse rapetisse	dromadaire
* La femme ne peut plus rien voir car ses balais sont tordus	essuie-glace
* L'homme faiblit car les extrémités étaient trop lourdes	altère
<i>Phrases cibles</i>	<i>Mots clés</i>
Les cordes étaient atteintes car la fumée était trop importante	cordes vocales
L'immeuble s'écroula car la mesure était trop élevée	échelle de Richter tremblement de terre
L'homme ne put se faire entendre au moment où la lumière s'éteignit	foudre
Pour prouver qu'il avait perdu du poids, il envoya la photo de ses pieds	pèse personne
* Le dîner est possible car le fil est collant	toile d'araignée
* Les vêtements sont abîmés car le panneau a disparu	peinture fraîche
* Le dîner n'a pas été mangé car le bois était déformé	restaurant chinois
* Les notes sont fausses car la couture a lâché	baguettes
* Ça sent mauvais à cause des piquets	cornemuse
* La meule de foin est importante car la toile s'est déchirée	grève des éboueurs parachute

* Phrases issues de Auble, Franks et Soraci (1979).

La compréhension des phrases a été évaluée auprès de 20 sujets témoins âgés de 20 à 30 ans. Le pourcentage de réponses spontanées correctes varie de 55 à 70 pour les phrases d'exemple et de 0 à 30 pour les phrases cibles.

La passation de cette épreuve se décompose en trois phases: une phase d'étude et deux phases de test. La première phase de test est proposée cinq minutes après la phase d'étude. La seconde phase de test se déroule après un délai de 12 à 24 heures. Chaque phase comprend deux phrases d'exemple différentes et la totalité des phrases cibles. La procédure de passation est identique dans les trois phases. Le patient doit d'abord expliquer la signification des phrases présentées sachant qu'un mot ou une expression clé permet de préciser le sens de chaque phrase. Si le patient ne peut répondre, l'examineur lui donne le mot ou l'expression clé afin de lui permettre de trouver la solution. En cas d'échec, l'examineur explique de nouveau la phrase puis demande au patient de reformuler la signification jusqu'à ce qu'il ait compris la totalité des phrases. L'effet d'amorçage mesuré lors de chaque phase de test correspond au nombre de phrases comprises sans le mot ou l'expression clé moins le nombre de phrases comprises spontanément lors de la phase d'étude.

Table 1
Sentence puzzles with appropriate cues

ques. En revanche, elle a été capable d'expliquer spontanément (c'est-à-dire sans mot clé) cinq phrases alors qu'elle n'avait expliqué spontanément qu'une seule phrase lors de la phase d'étude. Pour les deux exemples précédents, elle a expliqué d'emblée les phrases en donnant les réponses suivantes : "les cordes vocales sont atteintes à cause de la fumée de cigarette" et "le panneau de peinture, un monsieur s'est assis sur un banc fraîchement peint". Ces réponses montrent la possibilité d'intégrer de nouvelles connaissances en mémoire sémantique alors que la mémoire épisodique est totalement inefficace.

Les études d'activation en imagerie fonctionnelle cérébrale

Depuis quelques années, les méthodes d'imagerie fonctionnelle cérébrale fournissent des données précieuses à l'appui des conceptions multisystèmes de la mémoire. Ainsi, la question de l'indépendance entre

mémoire épisodique et mémoire sémantique trouve des éléments de réponse non négligeables dans les données des études d'activation chez le sujet sain. Les travaux concernant ces deux types de mémoire sont extrêmement nombreux et ont parfois été menés dans un climat plutôt polémique. Ils convergent cependant vers l'implication du cortex préfrontal et de l'hippocampe de façon bilatérale dans la mémoire épisodique (Desgranges, Baron et Eustache, 1998a, pour revue), et celle des cortex préfrontal et temporo-pariétal gauches dans la mémoire sémantique. En ce qui concerne la mémoire épisodique, les activations du cortex préfrontal et de l'hippocampe ont conduit à l'élaboration de deux modèles, un pour chacune de ces structures. Le modèle HERA (Hemispheric Encoding / Retrieval Asymmetry) met l'accent sur l'implication préférentielle du cortex préfrontal gauche dans l'encodage, et droit dans la récupération des informations épisodiques (Tulving, Kapur, Craik, Moscovitch et Houle, 1994). Ce modèle a, depuis 1994, été critiqué, nuancé et enrichi, suscitant par exemple la création de nouvelles hypothèses comme le "HERA étendu" (Buckner, 1996), ou encore le modèle CARA de Nolde, Johnson et Raye (1998) qui met l'accent sur l'implication du cortex préfrontal gauche (en plus du droit), dès lors que la tâche de rappel est complexe, qu'il s'agisse de rappel libre, de rappel indicé ou de reconnaissance. Actuellement, le modèle HERA et ses prolongements suscitent encore des polémiques mais restent capables de rendre compte de nombreuses données d'études d'activation réalisées chez le sujet sain.

Le modèle HIPER (hippocampus / encoding / retrieval) a été proposé plus récemment en synthèse d'une revue de la littérature (Lepage, Habib et Tulving, 1998). Il propose que la partie antérieure de l'hippocampe est préférentiellement impliquée dans l'encodage et la partie postérieure, dans la récupération des informations épisodiques. Comme le modèle précédent, il permet de rendre compte de nombreux résultats et fait aussi l'objet de critiques (Schacter et Wagner, 1999). Les rôles respectifs du cortex préfrontal et de l'hippocampe ont par ailleurs été débattus, et cette question a présidé à l'élaboration du protocole de Schacter, Alpert, Savage, Rauch et Albert (1996). Les auteurs ont contrasté deux tâches de reconnaissance, l'une de mots ayant été auparavant encodés une fois et traités superficiellement (il s'agissait donc d'une tâche difficile) et l'autre

de mots encodés quatre fois et traités sémantiquement (dans ce cas la tâche était facile). La tâche difficile entraînait des activations du cortex préfrontal et la tâche facile, de l'hippocampe d'où la proposition suivante : le cortex préfrontal est impliqué dans le rappel stratégique et l'hippocampe, dans le rappel ephorique. D'autres structures sont régulièrement activées par les tâches de mémoire épisodique, en particulier le cortex cingulaire et le thalamus (qui font partie du circuit de Papez), le cortex temporo-pariétal (qui semble constituer une grande partie du réseau sous-tendant les représentations mnésiques), le precuneus (qui joue un rôle dans l'imagerie mentale) et le cervelet (dont le rôle dans différents processus cognitifs est de plus en plus admis).

Les études concernant la mémoire sémantique ont d'emblée souligné l'implication du cortex préfrontal gauche (Petersen, Fox, Posner, Mintun et Raichle, 1988) et du cortex temporo-pariétal gauche (Frith, Friston, Liddle et Frackowiak, 1991). Pour le premier, l'accent est porté, tantôt sur un rôle limité à l'accès aux représentations lexico-sémantiques, tantôt sur un rôle plus spécifique de traitement sémantique (en particulier pour le cortex préfrontal antérieur, Buckner, 1996). Le cortex temporo-pariétal gauche semble jouer un rôle dans le stockage des représentations sémantiques. Là aussi, d'autres structures sont régulièrement activées par les tâches de mémoire sémantique, en particulier le cortex cingulaire antérieur et le cervelet.

Au total, ces deux mémoires sont sous-tendues par un ensemble de structures cérébrales distribuées dont certaines sont communes et certaines sont spécifiques à la mémoire épisodique. Ces données vont à l'encontre d'une conception structurale radicale où les mémoires seraient totalement autonomes, mais elles sont en plein accord avec l'hypothèse d'une organisation hiérarchique avec, au sommet de la hiérarchie, la mémoire épisodique (voir également Dalla Barba, Parlato, Jobert, Samson et Pappata, 1998).

L'étude de Squire, Ojemann, Miezin, Petersen, Videen et Raichle (1992), déjà ancienne, avait bien montré l'implication de l'hippocampe et du cortex préfrontal droit lors d'une tâche de rappel indicé (explicite) d'une liste de mots présentés antérieurement, en fournissant comme indices les trois premières lettres de ces mots (trigrammes). Cette étude comprenait une autre situation expérimentale où les mots étaient rap-

pelés, toujours à partir de trigrammes, mais de façon implicite. Dans ce cas, la consigne donnée au sujet était d'évoquer le premier mot qui venait à l'esprit à partir des trigrammes présentés (dont un fort pourcentage correspondait au début des mots présentés lors de la phase d'étude, avant la mesure TEP). En comparaison à une tâche de génération de mots à partir de trigrammes nouveaux, la tâche de mémoire implicite entraînait une activation hippocampique et une déactivation dans le cortex occipital droit, au niveau du gyrus lingual, interprétée par les auteurs comme une moindre activité neuronale nécessaire au traitement d'un stimulus déjà perçu. Ce second résultat montre que les effets d'amorçage s'accompagnent principalement d'une diminution de l'activité cérébrale dont la signification neurophysiologique est en accord avec l'interprétation cognitive selon laquelle le traitement d'un item bénéficie de sa perception préalable. Dans cette étude de Squire et collaborateurs, l'activation de l'hippocampe a été attribuée à la participation de la mémoire explicite, ce qui constitue une limite de ce travail. De plus, l'épreuve de complètement de trigrammes présente un statut théorique imprécis puisque les effets d'amorçage mis en évidence dans ce cadre relèvent vraisemblablement à la fois de la mémoire sémantique et du système de représentations perceptives (voir Desgranges, Lebreton et Eustache, 1998b).

Dans notre équipe, nous avons étudié les substrats neuronaux du système de représentations perceptives qui sous-tendrait l'amorçage perceptif des dessins en effectuant une étude d'activation en TEP à l'aide d'un paradigme d'identification perceptive (Lebreton, Desgranges, Beaudoin, Lochon, Baron et Eustache, 1999 ; Figure 1). La condition d'amorçage perceptif comprend deux phases, séparées par une tâche distractive de comptage à rebours d'une durée de 2 minutes destinée à limiter l'intervention de la mémoire explicite. Lors de la phase d'étude (avant la mesure TEP), 35 dessins sont présentés successivement au centre de l'écran d'un ordinateur pendant 3 secondes, séparés par un intervalle de 0.5 seconde. Le sujet doit effectuer un traitement perceptif consistant à indiquer si le dessin est plutôt orienté vers la droite ou vers la gauche. Puis, lors de la phase de test, pendant la mesure TEP, les sujets réalisent une tâche d'identification tachistoscopique de dessins. Ils doivent identifier, en les dénommant à haute voix, 40 dessins présentés très briève-

ment (30 msec.) ou dire le mot "passe" quand ce n'est pas possible. En effet, le temps de présentation des dessins est fixé de manière à ce que la performance de base des sujets à cette tâche soit comprise entre 20 et 40% de réussite. Parmi les 40 dessins, 30 sont des cibles (dessins préalablement traités) et 10 sont des distracteurs. Au contraire, dans la condition de référence, les 40 dessins n'ont pas été étudiés précédemment.

Figure 1. Principe général du paradigme d'amorçage perceptif.




CONDITIONS	PHASE D'ETUDE (avant TEP)	PHASE DE TEST (pendant TEP)
AMORCAGE PERCEPTIF	 Indiquer l'orientation (droite ou gauche)	 Dénommer le dessin
REFERENCE	Aucun traitement	 Dénommer le dessin

Figure 1. General design of the perceptual priming paradigm.

Les performances des sujets révèlent un effet d'amorçage significatif : les dessins amorcés sont toujours mieux perçus que les dessins nouveaux (67.96% et 29.63% de réussite, respectivement). Concernant les mesures TEP, la comparaison entre la condition d'amorçage et la condition de référence montre que cet effet s'accompagne essentiellement de diminutions du débit sanguin cérébral dans quatre principales régions : au niveau du gyrus lingual droit, du cervelet gauche, du lobe temporal droit

et du gyrus parahippocampique gauche. Ces déactivations sont en accord avec les résultats de Squire et collaborateurs mais cette fois-ci sans activation de l'hippocampe. Ainsi à l'instar de Schacter et al. (1996), les précautions méthodologiques opérées pour éviter l'intervention de la mémoire explicite (dessins présentés une seule fois et tâche distractive) ont permis d'éliminer l'activation hippocampique. Par ailleurs, la forte composante perceptive du paradigme utilisé associée à la nature du traitement requis suggère que le cortex occipital droit pourrait être le site du PRS visuel. Cette interprétation est étayée par les travaux réalisés par Marsolek, Kosslyn et Squire (1992) avec la technique de présentation en champ visuel divisé qui montrent que l'amplitude des effets d'amorçage est plus grande lorsque les items sont présentés dans le champ visuel gauche (hémisphère droit) que dans le champ visuel droit. Concernant le cervelet gauche, son implication dans les effets d'amorçage est plus inattendue et n'a jamais été rapportée, mais ce résultat confirme le rôle de cette structure dans les processus cognitifs (Fiez, 1996).

Les corrélations cognitivo-métaboliques

Les différents résultats qui viennent d'être rapportés, provenant d'études d'activations chez le sujet sain, soulignent l'implication de diverses structures cérébrales dans des systèmes de mémoire. Nous avons également valorisé, dans notre équipe, une autre approche qui vise à mettre en correspondance, sous la forme de corrélations cognitivo-métaboliques, d'une part des scores obtenus par des sujets à des tâches cognitives et, d'autre part, des valeurs métaboliques recueillies au repos grâce à la TEP (Eustache, Desgranges et Baron, 1999, pour revue). L'obtention de corrélations significatives est assujettie à une variabilité des profils à la fois cognitifs et métaboliques et, de ce fait, tout du moins dans les exemples présentés ici, à la présence de déficits. Cette approche a été appliquée à la maladie d'Alzheimer (Desgranges et al., 1998c). Chez 19 patients atteints de démence légère à modérée, les résultats à un test de fluence sémantique sont corrélés au métabolisme cérébral de vastes régions néocorticales, à la fois frontales et temporo-pariétales, de l'hémisphère gauche. Ces régions peuvent être considérées comme

responsables du déficit de la mémoire sémantique dans la maladie d'Alzheimer. Dans le même groupe de patients, les corrélations concernant une tâche de mémoire épisodique, le rappel d'histoire, sont localisées dans le gyrus cingulaire postérieur gauche et dans l'hippocampe gauche. Ce résultat montre donc l'atteinte d'un autre système de mémoire dans la maladie d'Alzheimer.

La même approche a été appliquée à une population de 19 sujets sains d'âge différents (Baron, Desgranges, Landeau, Mezenge, Petit-Taboué et Eustache, 1997). Les corrélations, concernant là aussi une épreuve de rappel d'histoire sont localisées, cette fois-ci, principalement dans le cortex préfrontal bilatéral. Il s'agit d'un résultat en accord avec les caractéristiques des modifications mnésiques liées à l'âge, et avec le rôle du cortex préfrontal dans certains aspects de la mémoire épisodique, notamment les stratégies d'encodage et de récupération de l'information.

L'imagerie fonctionnelle cérébrale fournit aujourd'hui des données novatrices provenant, d'une part, des études d'activation chez le sujet sain et, d'autre part, des corrélations cognitivo-métaboliques dont nous avons rapporté quelques exemples. La confrontation de ces deux types de données est particulièrement intéressante. Leur signification a été discutée dans un article récent de Tulving, Habib, Nyberg, Lepage et McIntosh (1999). Ces auteurs appellent des "what sites", les localisations observées dans les études d'activations. Ces "what sites" soulignent essentiellement les structures cérébrales impliquées dans une tâche, sans qu'elles soient pour autant indispensables à sa réalisation.

Tulving et collaborateurs appellent des "how sites", les localisations observées dans les études de corrélations. Ces sites de corrélations sont liés au niveau d'exactitude des performances des sujets. Ils peuvent être considérés comme indispensables aux processus cognitifs qui sont globalement déficitaires dans la population étudiée. Ces sites de corrélations se modifient en fonction du profil neuropsychologique de la population étudiée, comme l'indiquent les résultats obtenus avec les patients Alzheimer et les sujets sains d'âge différent. Cette approche permet ainsi une analyse fine des performances cognitives des sujets et, en relation avec les données de l'imagerie cérébrale, constitue une nouvelle méthode de neuropsychologie fonctionnelle (voir Eustache et al., 1995b, 1999).

CONCLUSION

Les concepts utilisés dans cet article, mémoire épisodique, mémoire sémantique, système de représentations perceptives, mémoire procédurale, ne sont pas de simples mots pour délimiter des domaines de recherche en neuropsychologie de la mémoire. Il existe aujourd'hui de nombreux arguments cognitifs et neurobiologiques à l'appui des conceptions multi-systèmes de la mémoire. À notre avis, cette réalité doit constituer un préalable à toute théorie unifiée de la mémoire humaine. Toutefois, l'identification et la description de ces différents systèmes ne constituent qu'une étape. Les travaux actuels tentent d'explicitier les relations entre les systèmes, par exemple entre la mémoire de travail et les systèmes de mémoire à long terme ; entre la mémoire procédurale et les systèmes déclaratifs (Beaunieux, Desgranges et Eustache, 1998). Il est indispensable que l'approche structurale de la mémoire soit complétée d'une approche fonctionnelle visant à mieux comprendre les processus impliqués dans les différents systèmes et dans leurs interrelations. Le problème de l'évolution des traces mnésiques au fil du temps doit également être associé à ces modèles intégrés de la mémoire (par exemple les modélisations connexionnistes de la consolidation ; Squire et Alvarez, 1995 ; Murre, 1996 ; voir Piolino, Desgranges et Eustache, 1999, pour revue). Dans un proche avenir (voir par exemple Squire et Kandel, 1999), les théories de la mémoire devront pouvoir concilier les conceptions cognitives en termes de systèmes et de processus (rendant compte de niveaux intégrés de traitement de l'information) et les travaux neurobiologiques issus de l'approche moléculaire. Il est probable que cette vision unifiée conduise, dans les années qui viennent, à une meilleure compréhension de la structure et du fonctionnement de la mémoire humaine et à des retombées notables dans le domaine des maladies de la mémoire.

ABSTRACT

According to structural models, memory is composed of several systems. In this article, we define the concepts of memory systems and subsystems, and we develop the Tulving's model, the most currently

used in neuropsychology. We highlight the links between different types of memory and levels of consciousness. We also present some evidence in favor of these theories of memory, notably in the domain of human pathology (amnesic syndrome in children, transient global amnesia) and functional cerebral imaging using the activation paradigm and the approach of cognitivo-metabolic correlations.

BIBLIOGRAPHIE

- Auble, P. H., Francks, J. J., & Soraci, S. A. (1979). Effort toward comprehension: elaboration or "aha". *Memory and Cognition*, 7, 426-434.
- Baron, J.-C., Desgranges, B., Landeau, B., Mezenge, F., Petit-Taboué, M.-C., & Eustache, F. (1997). Mapping with SPM the neurobiological basis of episodic memory impairment of normal aging: a PET study of resting brain glucose utilization (rCMRGlc). *NeuroImage*, 5, S621.
- Beaunieux, H., Desgranges, B., & Eustache, F. (1998). La mémoire procédurale : validité du concept et des méthodes d'évaluation. *Revue de Neuropsychologie*, 8, 271-300.
- Buckner, R. L. (1996). Beyond HERA: Contributions of specific prefrontal brain areas to long-term memory retrieval. *Psychonomic Bulletin and Review*, 3, 149-158.
- Dalla Barba, G., Parlato, V., Jobert, A., Samson, Y., & Pappata, S. (1998). Cortical networks implicated in semantic and episodic memory: common or unique? *Cortex*, 34, 547-561.
- De Renzi, E., Liotti, M., & Nichelli, P. (1987). Semantic amnesia with preservation of autobiographic memory. A case report. *Cortex*, 23, 575-597.
- Desgranges, B., Baron, J.-C., & Eustache, F. (1998a). The functional neuroanatomy of episodic memory: The role of the frontal lobes, the hippocampal formation, and other areas. *NeuroImage*, 8, 198-213.
- Desgranges, B., Baron, J.-C., de la Sayette, V., Petit-Taboué, M.-C., Benali, K., Lechevalier, B., & Eustache, F. (1998c). The neural substrates of memory systems in Alzheimer's disease: a PET study of resting brain glucose utilization. *Brain*, 121, 611-631.
- Desgranges, B., Eustache, F., Rioux, P., de la Sayette, V., & Lechevalier, B. (1996). Memory disorders in Alzheimer's disease and the organization of human memory. *Cortex*, 32, 387-412.
- Desgranges, B., Lebreton, K., & Eustache, F. (1998b). Mémoire implicite et imagerie fonctionnelle cérébrale. *Psychologie Française*, 43, 97-110.

- Eichenbaum, H. B. (1998). Amnesia, the hippocampus, and episodic memory. *Hippocampus*, 8, 197.
- Eustache, F., & Desgranges, B. (1997). Les systèmes de mémoire dans la maladie d'Alzheimer. *Psychologie Française*, 42, 391-402.
- Eustache, F., Desgranges, B., Baron, J.-C. (1995b). L'hétérogénéité des troubles cognitifs et des altérations métaboliques cérébrales dans les états démentiels : une nouvelle source d'inférences en neuropsychologie. *Revue de Neuropsychologie*, 5, 201-223.
- Eustache, F., Desgranges, B., & Baron, J.-C. (1999). Les substrats neuronaux des modifications cognitives liées aux pathologies neurodégénératives et au vieillissement normal : Etudes en tomographie à positons. *Médecine Sciences*, 15, 467-474.
- Eustache, F., Desgranges, B., & Lechevalier, B. (1994). A propos des deux mémoires de M. Bergson : unité ou diversité de la mémoire humaine. In P. Fraisse & J. Segui (Eds.), *Les origines de la psychologie scientifique : centième anniversaire de l'Année Psychologique (1894-1994)* (pp. 99-122). Paris: P.U.F.
- Eustache, F., Desgranges, B., & Lechevalier, B. (1995a). La neuropsychologie de la mémoire entre conscience et inconscient. *Revue Internationale de Psychopathologie*, 18, 205-227.
- Eustache, F., Desgranges, B., & Messerli, P. (1996a). Ed. Claparède et la mémoire humaine. *Revue Neurologique*, 152, 602-610.
- Eustache, F., Desgranges, B., & Messerli, P. (1996b). Ed. Claparède, la mémoire implicite et l'inconscient. *Revue Internationale de Psychopathologie*, 23, 625-648.
- Eustache, F., Lechevalier, B., Viader, F. (1996c). *La mémoire: Neuropsychologie clinique et modèles cognitifs*. Bruxelles: De Boeck.
- Fiez, J. A. (1996). Cerebellar contributions to cognition, *Neuron*, 16, 13-15.
- Frith, C. D., Friston, K., Liddle, P. F., & Frackowiak, R. S. J. (1991). Willed action and the prefrontal cortex in man : a study with PET. *Proceedings of the Royal Society of London. Biological Sciences*, 244, 241-246.
- Jaffard, R., Claverie, B., & Andrieu, B. (1998). *Cerveau et mémoires : Bergson, Ribot et la neuropsychologie*. Bordeaux: Osiris.
- Lebreton, K., Desgranges, B., Beaudoin, V., Lochon, P., Baron, J.-C., & Eustache, F. (1999). Functional anatomy of perceptual priming and semantic priming with PET. *NeuroImage*, 6, S936.
- Lepage, M., Habib, R., & Tulving, E. (1998). Hippocampal PET activations of memory encoding and retrieval: the HIPER model. *Hippocampus*, 8, 313-322.

- Marsolek, C. J., Kosslyn, S. M., & Squire, L. R. (1992). Form-specific visual priming in the right cerebral hemisphere. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 18, 492-508.
- McAndrews, M. P., Glisky, E., & Schacter, D.L. (1987). When priming persists: Long-lasting implicit memory for a single episode in amnesic patients. *Neuropsychologia*, 25, 497-506.
- Milner, B., Corkin, S., & Teuber, H.L. (1968). Further analysis of the hippocampal amnesic syndrome: 14-year follow-up study of HM. *Neuropsychologia*, 6, 215-234.
- Mishkin, M., Vargha-Khadem, F., & Gadian, D. G. (1998). Amnesia and the organization of the hippocampal system. *Hippocampus*, 8, 212-216.
- Murre, J. M. J. (1996). TraceLink : a model of amnesia and consolidation of memory. *Hippocampus*, 6, 675-84.
- Nolde, S. F., Johnson, M. K., & Raye, C. L. (1998). The role of prefrontal cortex during tests of episodic memory. *Trends in Cognitive Sciences*, 2, 399-406.
- Petersen, S. E., Fox, P. T., Posner, M. I., Mintun, M., & Raichle, M. E. (1988). Positron emission tomographic studies of the cortical anatomy of single-word processing. *Nature*, 331, 585-589.
- Piolino, P., Desgranges, B., & Eustache, F. (1999). La mémoire autobiographique dans les modèles de la mémoire humaine. *Confrontations Psychiatriques* (sous presse).
- Rousseau, J.-J. (1712-1728). *Les confessions. Livre premier*. Paris: Gallimard, 1973.
- Schacter, D. L. (1987). Implicit memory: History and current status. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, 13, 501-518.
- Schacter, D. L. (1999). *A la recherche de la mémoire* (trad. B. Desgranges & F. Eustache). Bruxelles: De Boeck.
- Schacter, D. L., Alpert, N. M., Savage, C. R., Rauch, S. L., & Albert, M. S. (1996). Conscious recollection and the human hippocampal formation: Evidence from positron emission tomography. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 93, 321-325.
- Schacter, D. L., & Tulving E. (1996). *Les systèmes de mémoire chez l'animal et chez l'homme* (traduction B. Deweer). Marseille: Solal.
- Schacter, D. L., & Wagner, A. D. (1999). Medial temporal lobe activations in fMRI and PET studies of episodic encoding and retrieval. *Hippocampus*, 9, 7-24.
- Scoville, W. B., & Milner, B. (1957). Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 20, 11-21.

- Sherry, D. F., & Schacter, D. L. (1987). The evolution of multiple memory systems. *Psychological Review*, *94*, 439-454.
- Squire, L. R., & Alvarez, P. (1995). Retrograde amnesia and memory consolidation: a neurobiological perspective. *Current Opinion in Neurobiology*, *5*, 169-177.
- Squire, L. R., & Kandel, E. R. (1999). *Memory. From mind to molecules*. New York: Scientific American Library.
- Squire, L. R., Ojemann, J. G., Miezin, F. M., Petersen, S. E., Videen, T. O., & Raichle, M. E. (1992). Activation of the hippocampus in normal humans: A functional anatomical study of memory. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, *89*, 1837-1841.
- Squire, L.R., & Zola, S.M. (1998). Episodic memory, semantic memory, and amnesia. *Hippocampus*, *8*, 205-211.
- Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. In E. Tulving & W. Donaldson (Eds.), *Organization of memory* (pp. 381-403). New York: Academic Press.
- Tulving, E. (1984). Precis of elements of episodic memory. *The Behavioral and Brain Sciences*, *7*, 223-268.
- Tulving, E. (1985). How many memory systems are there? *American Psychologist*, *40*, 385-398.
- Tulving, E. (1995). Organization of memory: Quo vadis? In M. S. Gazzaniga (Ed.), *The cognitive neurosciences* (pp. 839-847). Cambridge, MA: The MIT Press.
- Tulving, E., Habib, R., Nyberg, L., Lepage, M., & McIntosh, A. R. (1999). Positron emission tomography correlations in and beyond medial temporal lobes. *Hippocampus*, *9*, 71-82.
- Tulving, E., Kapur, S., Craik, F. I. M., Moscovitch, M., & Houle, S. (1994). Hemispheric encoding/retrieval asymmetry in episodic memory: positron emission tomography findings. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, *91*, 2016-2020.
- Tulving, E., & Markowitsch, H. J. (1998). Episodic and declarative memory: role of the hippocampus. *Hippocampus*, *8*, 198-204.
- Tulving, E., & Schacter, D. L. (1990). Priming and human memory systems. *Science*, *247*, 301-306.
- Vargha-Khadem, F., Gadian, D. G., Watkins, K. E., Connely, A., Van Paesschen, W., & Mishkin, M. (1997). Differential affects of early hippocampal pathology on episodic and semantic memory. *Science*, *277*, 376-380.